حياة الحشرة والنبات

تأليف

Louis M. Schoonhoven
Joop J.A.van Loon
Marcel Dicke

ترجمة

الأستاذ الدكتور

نزار مصطفى الملاح

1438هـ 2017م

حياة الحشرة والنبات

ترجمة الأستاذ الدكتور نزار مصطفى الملاح

2017

Insect Plant Biology

BY

Louis M. Schoonhoven
Joop J.A.van Loon
Marcel Dicke

Translate

Prof. Dr.
Nazar M. AL-Mallah

2017 A.D. 1438 A.H.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

حياة الحشرة والنبات

تأليف

Louis M. Schoonhoven

Joop J.A.van Loon

Marcel Dicke

Wageningen University. The Netherlands

ترجمة

الأستاذ الدكتور

نزار مصطفى الملاح

جامعة الموصل

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

محفوظة جميع الحقوق

الطبعة الأولى

الكتاب: حياة الحشرة والنبات

تأليف:

Louis M. Schoonhoven, Joop J.A.van Loon, Marcel Dicke

ترجمه: أ. د. نزار مصطفى الملاح

سنة الطبع: 1438 هـ / 2017 م

قلم الجزائر | WWW.DZPEN.COM

الاهداء

الى من جاءا بي الى مدرسة الحياة وغادراها بعد ان ملاءا قلبي حبا وعشقا ابي وامي، افاض الله عليهما من رحمته

الى من زرعت في نفسي حب القراءة والكتابة

الى الفنار الذي كلما انحرفت بي سفينة الحياة اعادتها الى الطريق القويم

امي الرديفة خالتي ام ورقاء ادامها الله سندا لورقائها وحفظها نبراساً لأحفادها محمد ويحيى

المترجم

مقدمة الطبعة الأولى

ان النباتـات الخضـراء تغطـي معظـم اليابسـة علـى كوكـب الأرض والحشـرات تمثـل المستهلكات الدائمية للنبات. ان التداخلات بين النباتات في محاولة لتجنب الاستهلاك، ومحاولة الحشرات زيادة الاستفادة من الغذاء، هي موضوع هذا الكتاب. وهو موضوع واسع وغني، اذ ان مصادره الرئيسة بدأت خلال الـ 25 سنة الأخيرة وبتصاعد اسي. فضلا عن ان موضوع الكتاب بحد ذاته بشكل تحديا وذلك لان الأسس الت تقف وراء التداخلات ما بين الحشرة والنبات لازالت غير معروفة بشكل كبير. ان اهداف هذا الكتاب هو محاولة وضع الحقائق المتعددة المستنبطة من الدراسات التي أجريت في الـنظم البيئـة الطبيعـة والزراعيـة فـي مجـاميع ومحاولـة اظهـار الخطـوط العامـة لفهـم التداخلات الحشرية والنباتيـة. اننـا نأمـل مـن تـأليف هـذا الكتـاب تقديم خدمـة للطلبـة المهتمين بهذا الجانب من علم الحياة وان تكون قد سلطنا الضوء في هذا للعاملين في علم الحياة عامة.

ان الحاجة الـى زيـادة الإنتـاج الزراعـي والتقليل من استخدام مبيدات الحشرات، اجبرت علمـاء الحشـرات الزراعيـة علـى دراسـة العوامـل المؤديـة الـى اسـتمرار النباتـات المصابة بالحشرات الـى البقاء والاستمرار بالحياة على مر العصور، وهل يمكن تبني الدفاعات النباتية في الزراعة الحديثة لذلك، فان هذا الكتاب أيضـا يعمل علـى مساعدة علمـاء الحشـرات التطبيقين، البـاحثين عـن طرائـق جديـدة لحمايـة انتاجنـا اليـومي مـن الغذاء.

ان المعلومات الموجودة في المراجع الحالية هي من الوفرة بحيث يمكن الإحاطة بها بشكل كامل، لذلك فقد قمنا باختبار الدراسات الخاصة والمناسبة لمفردات الكتاب. هذه العمليـة طبعـا أدت الـى اهمـال بعـض التقـارير والدراسـات المهمـة وعليـة فأننـا نقـدم اعتذارنا، الا ان ذلك لم يمنعنا من طرح بعض الآراء والأفكار الشخصية.

أخيرا فأننا نرغب بإهداء هذا الكتاب الى ثلاثة رجال عظام كان لهم الأثر الكبير في تطوير افكارنا، ان هؤلاء الأشخاص هم الإباء المؤسسين لهذا العلم وهم: Jan de wilde و Vincent G. Dethier و John S. Kennedy والذين لولا جهودهم لما

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

وصلت معلوماتنا في مجال العلاقات الحشرية النباتية لما وصلت الية اليوم. شكرنا وتقديرنا لجميع الأشخاص الذين قدموا لنا المساعدة بجميع اشكالها من اجل اخراج الكتاب بالشكل الذي بين يدي القارئ ونخص منه بالذكر:

T. A. van Beek و J. Beetsma و M. Dicke و P. Harrewijn و M. Van Helden و J.C. van Lenteren و S. B. J. Menken و L. Messchendorp و C. Mollema و P.Roessingh و E. Stadler و A. Szentesi و W.F. Tjallingii و H. H. J. Veltuis

المؤلفون

بودابست، 1996

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

مقدمة الطبعة الثانية

ان التطور المتسارع الحاصل في المعرفة في مجال العلاقات الحشرية – النباتية منذ صدور الطبعة الأولى للكتاب جعلتنا نراجع بعض مفردات الكتاب وإعادة صياغة بعض الفقرات. ان الطبعة الحالية من الكتاب تختلف عن الطبعة الأولى في مسالتين الأولى هي مساهمة الدكتور Tibor Jermy وهو أحد مؤسسي علم العلاقات الحشرية النباتية ومؤلفي الكتاب، حيث قام بإغناء الكتاب من خلال بيان وجهة نظره وتصوره عن المعلومات التي وردت في الكتاب، لذا فن نقدم له عميق شكرنا وتقديرنا ونرجو له العمر المديد لتقديم المزيد من اجل تطوير هذا العلم.

اما نقطة الاختلاف الثانية عن الطبعة الأولى فأنها ترجع الى التغيرات الحديثة في الطرائق العلمية لدراسة طرائق التداخل بين الحشرات والنباتات وتداخل كل من الحشرات والنباتات مع عوامل البيئة المختلفة. ان دراسة التداخلات الحشرية النباتية على المستوى الجزئي أضاف بعدا جديدا لفهم تلم التداخلات.

عميق شكرنا وتقديرنا لمن قدم لنا المساعدة من خلال قراءته لفصول الكتاب والتعليق عليها ونخص منه بالذكر Tibor Jermy و Peter de Jong و Erich Städler و Ferddy Tjallingii. الشكر والتقدير لـ Hans Smid الذي قدم لنا العديد من الصور الرائعة، كما نشكر العديد من الأصدقاء الذين سمحوا لنا باستخدام العديد من رسوماتهم ومخططاتهم. الشكر والتقدير لمركز حياة السكان في جامعة امبريال البريطانية ومديره السيد Charles Godfray.

اخيرا نقدم شكرنا لجميع العاملين في قسم الإنتاج التابع لمطبعة جامعة اوكسفورد لما قدموه من جهد وعون لإخراج الكتاب بالشكل الذي يراه القارئ بين يديه.

المؤلفون

2005

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

مقدمة المترجم

خلال قيامي بعملية البحث وجمع المصادر الخاصة بموضوع العلاقات الحشرية النباتية من اجل تأليف كتاب في هذا المجال لحاجة المكتبية الزراعية العربية لمن يكتب في هذا المجال، قدم لي اخي وزميلي الأستاذ الدكتور اياد يوسف لحاج إسماعيل نسخة الكترونية من الكتاب الموسوم (Insect_Plant Biology) وبعد تصفح الكتاب والاطلاع على مفرداته وعلى الكم الكبير من المصادر التي اعتمدها المؤلفون من اجل تغطية موضوع التداخلات الحشرية النباتية، تخليت عن فكره التأليف وقررت القيام بترجمة هذا الكتاب لسد النقص الحاصل في هذا المجال في المكتبة الزراعية العربية. ان موضوع التداخلات بين الحشرات والنباتات يمثل شكل من أشكل تبادل المنفعة بين الطرفين، كما هو الحال بين الازهار والحشرات الملقحة هذا العلاقة شكلت البداية لإنجاز الدراسات الأولى في مجال التداخلات الحشرية النباتية وذلك قبل فرتين من الزمان. اما اليوم فنجد ان التداخلات الحشرية النباتية قد اخذت مداها الكامل من جميع النواحي الحياتية ودخل في تفسير تلك العلاقات والتداخلات علم الكيمياء وعلم الحياة الجزيئي وغيرها من فروع العلم الحديثة.

ان الكتاب الحالي يوضح افاق علم العلاقات الحشرية النباتية والذي تم تأليفه من قبل ثلاثة من الباحثين والمختصين في هذا المجال من خلال توحيد جهودهم وخبرتهم، مستعينين بكم كبير من المصادر النظرية والتطبيقية لإخراج هذا الكتاب بشكله الحالي، حيث يعد هذا الكتاب اليوم مرحبا مهما للطلاب وللباحثين.

ان الكتاب الحالي يسلط الضوء على اشكال العلاقات الموجودة بين الحشرات والنبات في الطبيعة وذلك بدءا من تركيب النبات وكيمياء النبات وإيجاد العائل واختياره، فضلا عن تناوله لموضوع التباين وفسلجة الحشرات. اما الفصول الأخيرة من الكتاب فقد اهتمت بتغطية علم بيئة ونشوء التداخلات والازهار، فيما تطرق الفصل الأخير الي كيفية تطبيق المعلومات المكتسبة في مجال العلاقات الحشرية النباتية من اجل تحقيق مكافحة امينة للآفات الحشرية لضمان زراعة مستدامة. ان هذا الكتاب بفصوله الثلاثة عشر ومصادره يعد مكتبة صغيره في مجال لعلاقات الحشرية النباتية.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

ولا يسعني وانا اضع خاتمة هذه المقدمة الا ان أتقدم بالشكر الجزيل والعرفان لكل من قدم لنا يد العون في ترجمة هذا الكتاب واخراجه بالشكل الذي بين يدي القارئ الكريم، واخص منهم بالذكر الأستاذ الدكتور اياد يوسف الحاج إسماعيل والدكتور عماد قاسم العبادي والسيدان احمد صلاح ومصطفى ناظم سالم.

والله الموفق

المترجم
الأستاذ الدكتور
نزار مصطفى الملاح

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

المحتويات

الموضوع	الصفحة
الاهداء	I
مقدمة الطبعة الأولى	III
مقدمة الطبعة الثانية	V
مقدمة المترجم	VII
الفصل الأول مقدمة	
تمهيد	3
زيادة الاهتمام لماذا؟	3
العلاقات بين الحشرات والنبات	5
العلاقة بالزراعة	5
بحوث الحشرات – النبات تضم العديد من الفروع الحيوية	6
المصادر	8
الفصل الثاني الحشرات العاشبة حصة لكل فرد	
تمهيد	11
تخصص النبات العائل	13
مدى العائل الغذائي ومدى العائل النباتي	20
التخصص على أجزاء النبات	23
العاشبات فوق سطح الأرض	23
العاشبات تحت سطح الأرض	27
عدد أنواع الحشرات لكل نوع نباتي	28

هل الحشرات العاشبة مصنفات نبات	31
النبات العائل أكثر من عائل غذائي	32
المناخ الدقيق حول النباتات	33
مدى ضرر الحشرة في الطبيعة وفي الأنظمة الزراعية	36
تعويض ضرر العاشبات	44
الخلاصات	46
المصادر	47
الفصل الثالث تركيب النبات وصلابة الحماية من العاشبات	
تمهيد	63
أنظمة تغذية الحشرات	63
سطح الورقة	67
خشونة الورقة النباتية	74
التراكيب المشتركة في العلاقات التعايشية	81
أورام النبات	82
معمارية النبات	85
الخلاصات	88
المصادر	89
الفصل الرابع كيمياء النبات، تنوع بلانهاية	
تمهيد	101
كيمياء حياتية النبات	102
القلويدات	105

الستيرويدات والتربينات	108
الفينولات	111
الكلوكوسينولات	115
السيانوجينات	116
كيمياء سطح الورقة	117
ابخرة النبات	120
تراكيز مركبات النبات الثانوية	125
تكاليف الإنتاج	129
الحجر	132
التباين المؤقت	135
تأثير الموقع والأسمدة	140
المقاومة المستحثة	145
تباين النمط الوراثي	158
الخلاصات	163
المراجع	164
المصادر	166
الفصل الخامس النباتات غذاء غير مثالي للحشرات	
تمهيد	201
النباتات غذاء دون المثالي	203
الأغذية الصناعية	211
الاستهلاك والاستخدام	213
التكافليات	237
تأثير الكائنات الدقيقة في نوعية العائل النباتي	240

تـأثير العائـل النبـاتي في حساسـية العاشـبات للممرضـات ومبيـدات الحشرات	244
عوامل البيئة وعلاقتها بنوعية العائل الغذائي	247
الخلاصات	251
المصادر	253
الفصل السادس انتخاب العـــائل النباتي كـيف تـجد الحشرة عـــائلها النبـــاتي	
تمهيد	277
مصطلحات	277
انتخاب العائل النباتي، عملية متسلسلة	279
اليات البحث	284
التوجه العوائل النباتية	289
أسس التحسس الكيميائي لتعقب رائحة العائل	307
حساسية أعضاء الشم وفسلجتها الكهربائية	312
البحث عن العائل النباتي في الطبيعة	319
الخلاصات	322
المصادر	324
الفصل السابع متى تتقبل الحشرة النبات	
تمهيد	347
طور الملامسة في انتخاب العائل النباتي	347
الصفات الفيزيائية العاملة للنبات خلال الملامسة	348

كيمياء النبات: تقييم التحسس الكيميائي بالملامسة	352
أهمية كيمياء النبات في انتخاب العائل النباتي	353
تنبيه التغذية ووضع البيض	355
تثبيط التغذية ووضع البيض	365
قبول النبات، الموازنة بين التحفيز والإعاقة	370
اسس التحسس الكيميائي بالملامسة في سلوك انتخاب العائل النباتي	371
مستقبلات المنبهات النموذجية	377
نشوء جهاز التحسس الكيميائي وتفضيل العوائل الغذائية	395
الخلاصات	398
المصادر	400
الفصل الثامن التنوع هو القاعدة في انتخاب العائل النباتي	
تمهيد	429
التباين الجغرافي	429
الاختلافات السكانية لنفس المنطقة	433
الاختلافات بين الأفراد	434
العوامل البيئية المسببة للتغيرات في تفضيل العائل النباتي	436
العوامل الداخلية المسببة للتغيرات في تفضيل العائل النباتي	440
الخبرة الحاثة للتغيرات في تفضيل العائل النباتي	444
الخبرة المسبقة والمبكرة للبالغات	459
معنوية التكيف للخبرة الحاثة للتغيرات في تفضيل العائل النباتي	460
الخلاصات	462
المصادر	464

الفصل التاسع جهاز الغدد الصماء للعاشبات والإصغاء لإشارات العائل النباتي	
تمهيد	483
النمو والتطور	484
التشكل	484
السكون	488
التكاثر	490
النضج	491
سلوك التزاوج	494
الخلاصات	499
المصادر	501
الفصل العاشر **علم بيئة العيش لفترة سوية؟**	
تمهيد	509
تأثيرات النباتات في الحشرات	511
تأثيرات العاشبات في النباتات	521
تداخل الحشرة – النبات فوق وتحت سطح الأرض	523
تداخل الحشرة – النبات والكائنات الدقيقة	524
تداخل الحشرة – النبات والفقريات	527
التداخل غير المباشرة للأنواع في المجتمعات	528
مرونة الأنماط المظهرية وتداخلات الأنواع	536
قوى المنتج ضد قوى المستهلك	538

شبكات الغذاء وشبكات المعلومات الكيميائية	541
المجتمعات	546
علم البيئة الجزيئي	553
الخلاصات	557
المصادر	559
الفصل الحادي عشر الصراع الأبدي بين الحشرات والنباتات	
تمهيد	581
التسجيلات الحفرية لتداخلات الحشرة – النبات	582
الاستنواع	587
التباين الوراثي في تفضيل الحشرات للعائل النباتي	395
التباين الوراثي في مقاومة النبات للحشرات	603
الانتخاب والتكيف	605
نشوء التنوع الحشري	607
نشوء التخصص للعائل النباتي	608
النشوء التبادلي للحشرات العاشبة وعوائلها النباتية	616
الخلاصات	622
المصادر	624
الفصل الثاني عشر تبادل المنفعة الممتاز بين الحشرات والأزهار	
تمهيد	641
تبادل المنفعة	643

ثبات الزهرة	647
حركيات التلقيح	658
حركة الملقحات بين النورة متعددة الأزهار	670
المنافسة	671
النشوء	674
حفظ الطبيعة	684
الاقتصاد	685
الخلاصات	687
المصادر	688
الفصل الثالث عشر كيف نطبق معرفتنا عن الحشرات والنباتات	
تمهيد	703
أي الأنواع الحشرية العاشبة تصبح افات ولماذا؟	704
مقاومة العائل النباتي	708
قلة الآفات في الزراعة المتعددة، لماذا؟	723
مبيدات الحشرات نباتية الاصل ومانعات التغذية	733
مكافحة الادغال بالحشرات العاشبة	741
الخلاصة	745
المصادر	747

الفصـل الأول

مقدمة

تمهيد

زيادة الاهتمام لماذا؟

العلاقات بين الحشرات والنبات

العلاقة بالزراعة

بحوث الحشرات – النبات تضم العديد من الفروع الحيوية

المصادر

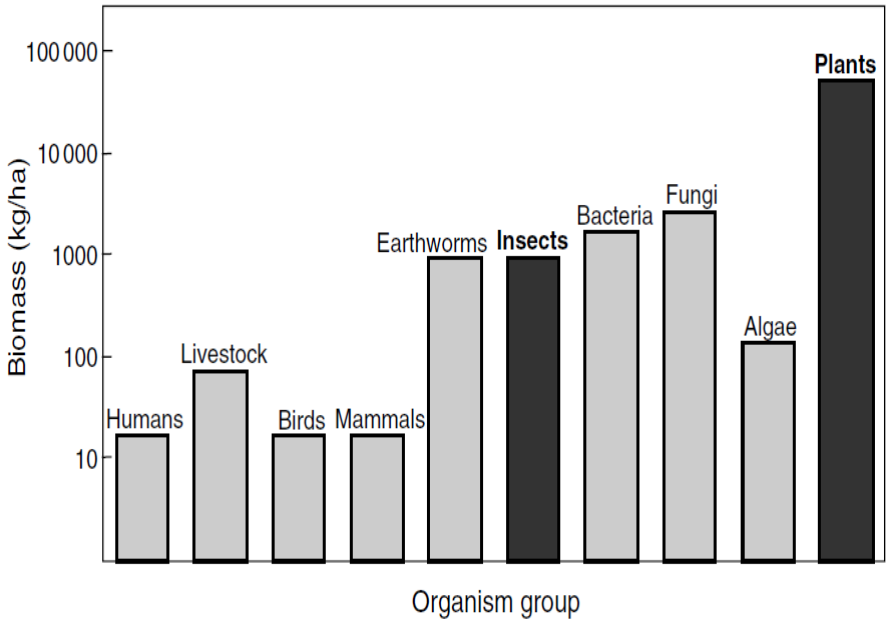
تمهيد

قبل قرن ونصف من الزمان تقريبا، شرح K.kirby و Spence في كتابهما علم الحشرات [3] طيران الفراشة البيضاء الكبيرة سعياً او بحثاً عن النبات المناسب لوضع البيض، حيث بدأت بالبحث عن نباتات اللهانة مستخدمة في ذلك غرائزها وبمجرد تمييزها لنبات اللهانة بدأت بوضع البيض، هذه العملية قادت المؤلفان إلى التساؤل عن العلاقة بين الحشرات والنبات هذه العلاقة لازالت موضع تسأل وبحث لحد ألان، لا بل أن السؤال الذي لازال مطروحاً هو كيف تمكنت الفراشة من تمييز نبات اللهانة عن بقية النباتات المجاورة وكان الجواب حينذاك أن الله قد علها ذلك ان العلاقة بين الحشرات العاشبة Herbivore وعوائلها النباتية أصبحت منذ فترة طويلة تحت التحليل العلمي الدقيق لتحديد أسباب انجذاب النوع الحشري لنوع ما او أنواع نباتية محددة، هذا الاهتمام والبحث العلمي في أسرار العلاقة بين الحشرات والنبات خاصة في مجال اليات انتخاب الحشرات لعائلها النباتي بدأ في اوائل القرن العشرين [1 و9] من قبل بعض علماء الأحياء، الا ان العمل الحقيقي بدأ منذ نصف قرن تقريباً حيث بدأ علماء الحيوان بتحليل الأسباب التي تقف وراء سلوك الحشرات وأليات تمييزها لعوائلها الغذائية وكانت النتائج المتحصل عليها مشجعة للاستمرار في مثل هذه الدراسات.

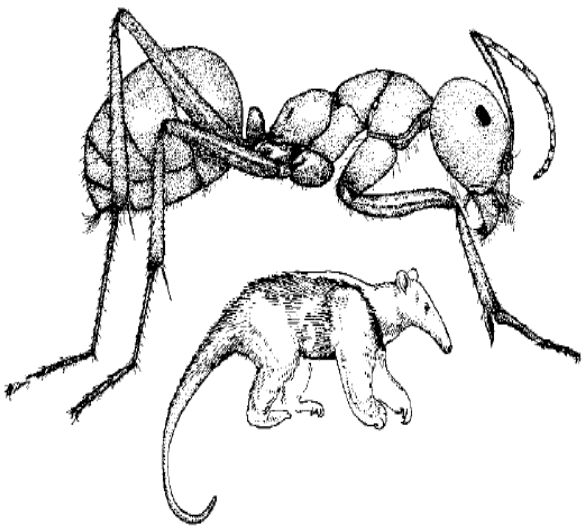
زيادة الاهتمام: لماذا؟ Increased attention: Why?

هناك العديد من الأسباب التي تدفع علماء الأحياء والمحاصيل الى الاهتمام بالتداخل ما بين الحشرات والنبات وذلك استناداً الى أساسيات المعرفة المرتبطة بالمحيط الحيوي للأرض وان العلاقات الموجودة بين الحشرات والنبات هي علاقة حاسمة ومهمة وذلك لوجود عامل كمي حيث ان المملكة النباتية وصف الحشرات يمثلان مجموعتان تقسيميتان كبيرتان جداً من الكائنات الحية من حيث عدد الأنواع التي تضمها المجموعتان وحجم الكتلة الحيوية Biomas. ان النباتات الخضراء تشكل الحجم الأكبر من المادة الحية (الشكل 1-1) وان الحشرات هي في المقدمة من حيث عدد الأنواع. عالم البيئة روبرت ماي Robert May [6] قام بعمل تقدير عام وذلك بحذف

الكائنات الفقرية بحيث يمكن القول ان جميع الكائنات الحيوانية المتبقية هي الحشرات وعليه فان الكتلة الحيوية لجميع الحشرات على سبيل المثال الموجودة في أراضي المناطق المعتدلة تزن عشرة أمثال وزن الفقريات الموجودة على اليابسة (الشكل 1-2).



الشكل (1-1): معدل الكتلة الحيوية للبشر ودواجنه والكتلة الحيوية المعتمدة للمجاميع الأخرى من الكائنات الموجودة في هكتارواحد في الولايات المتحدة. إن الحشرات هنا تضم مفصليات الأرجل الأخرى، علماً أن المقياس اللوغارتمي هو المستخدم (عن Pimental وAndow، 1984).



الشكل (1-2): إن الشكل يمثل الكتلة الحيوية لجميع سكان النمل واكل النمل. ان الكتلة الحيوية لجميع الفقريات الموجودة في منطقة الأمازون البرازيلية فأن وزن الكتلة الحيوية للنمل هي أربعة أضعاف كتلة الفقريات. وعند إضافة الحشرات الأخرى فأن النسبة تصبح 9: 1 (حشرات: فقريات). (عن R.I.Kohout وE.Wright)

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

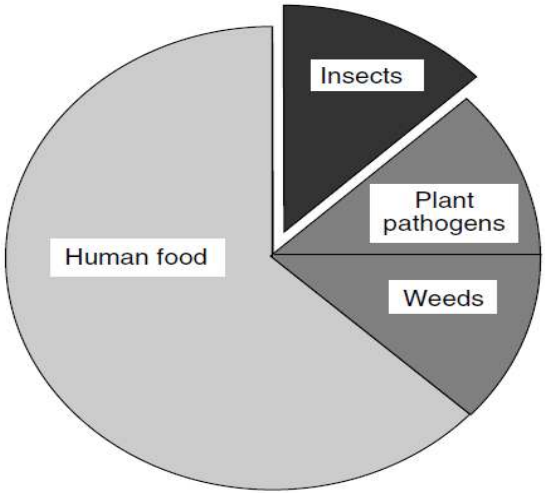
العلاقات بين الحشرات والنباتات

Relationships between insects and plants

ان العلاقات الموجودة بين امبراطوريتي الحشرات العاشبة والنباتات هي علاقات معقدة، وأن الحيوانات ومنها الحشرات لا يمكن ان يكون لها وجود مع غياب النباتات الخضراء التي تعد المصدر الاولي الغني بالطاقة المتمثلة بالمركبات اللازمة لنمو الكائنات متباينة التغذية. من جهة أخرى فإن تعرض او تعايش النباتات لفترة طويلة مع الحيوانات، أدى بطبيعة الحال الى نشوء هذا التنوع الكبير في عالم النبات. كما ان الحشرات هي الأخرى بما تمتلكه من تنوع هائل في الشكل وتاريخ حياتها تشكل إحدى القوى المهمة في تشكل عالم النبات. في حلقة دراسية للباحثان Ehrlich و Raven [1] حول العاشبات أشارا الى ان العاشبات تمثل واجهة كبيرة او رئيسة للتداخل مع النبات ادى الى نشوء هذا التنوع الكبير في أشكال الحياة الأرضية، وعليه يمكن القول ان العلاقات ما بين الحشرات والنباتات هي علاقات فريدة وهي مجال مثمر علمياً في الدراسات الحيوية.

العلاقات بالزراعة Relevance for agriculture

إن التداخل بين الحشرة والنبات ذو أهمية كبيرة من وجهة النظر التطبيقية اذ تبقى الحشرات، كما قد تزداد أهميتها كافات رئيسة على العديد من المحاصيل والمواد المخزونة، بغض النظر عن أخطارها البيئية وتكاليف مكافحتها (الشكل 1-3) وعليه فان هناك حاجة ملحة لفهم العوامل التي تحكم العلاقات بين الحشرات والنباتات بشكل أفضل وذلك للمساعدة في إيجاد الأسباب المؤدية الى نمو الآفة الحشرية، إن هذه المعرفة تعد مسالة اساسية في محاولة خلق ستراتيجيات مكافحة حيوية أمينة لمنع ظهور الحشرات بشكل وبائي. لذلك فإن العلاقات بين الحشرات والنبات تشكل حسب قول Lipke و Fraenkel [4] هي قلب علم الحشرات الزراعي.



الشكل (1-3): كمية الفقد في المحاصيل المقدرة قبل الحصاد بواسطة الحشرات 13% والامراض 12% والادغال 12 % في الولايات المتحدة (عن Pimentel، 1997).

بحوث الحشرة – النبات تضم العديد من فروع علم الحياة

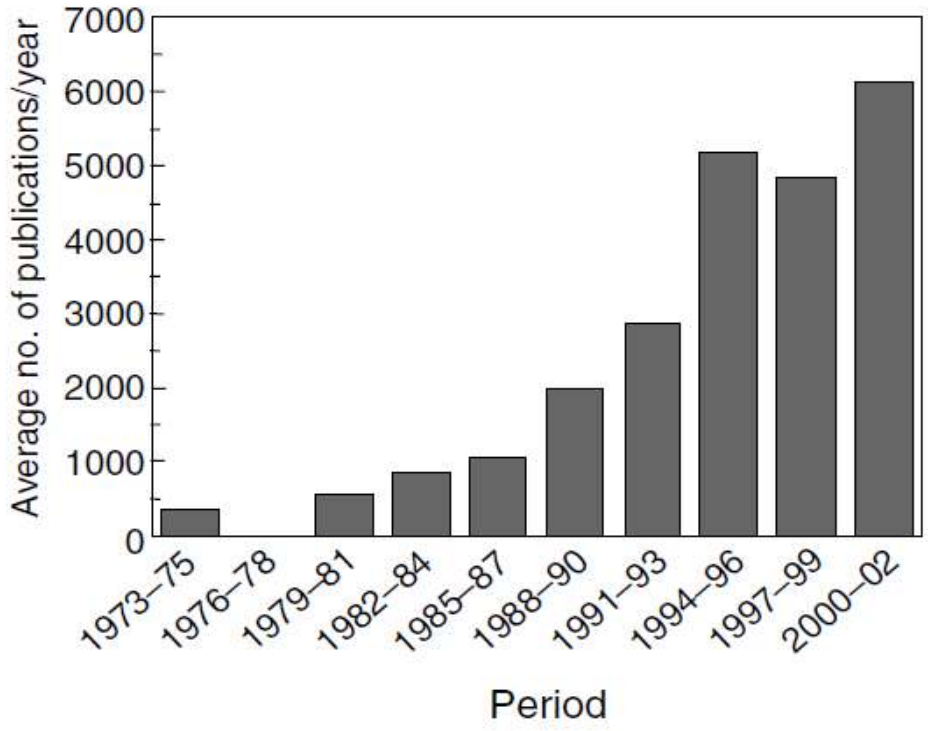
Insect – plant research involves many biological sub disciplines

ان التداخلات بين الحشرات والنبات تضم العديد من المشاكل بمستويات مختلفة من التحليل الحيوي. إذ أن التساؤلات مثل لماذا تلتهم يرقات اللهانة أوراق اللهانة ولكنها ترفض التغذية على أوراق البطاطا؟ ولماذا تكون بعض الغابات أكثر عرضة لظهور الحشرات فيها بشكل وبائي من غابات اخرى؟

إن مهمة الكتاب الحالي هو التركيز على التحليل الميكانيكي عند مستوى الكائن الحي وبضمنها الطرائق الفسلجية وعلم الحياة الجزيئي وعلم البيئة. ان استخدام طرائق العلوم أنفة الذكر تعد وسائل جيدة عندما تتكامل مع بعض لشرح سلوكية الحيوانات ومنها الحشرات وعلاقاتها بالنبات وكما في بقية فروع علم الحياة فإن الطلبة المختصين بدراسة التداخلات بين الحشرات والنبات غالباً ما يتساءلون عن كيف How؟ ولماذا Why؟ مثل كيف تميز الحشرات عائلها النباتي وكيف تتجنب العاشبات النباتات السامة وكيف لا يؤثر فيها المركبات السامة الموجودة في بعض النباتات التي تتغذى عليها، ولماذا تحتوي النباتات الصحراوية على تربينات Terpenoids أكثر من الأنواع النباتية الموجودة في اراضي المراعي، والى أي حد تمكنت الحشرات من تحفيز عملية نشوء النباتات الزهرية. إن موضوع التداخلات بين الحشرة والنبات هو من المواضيع

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الواسعة جداً والتي يصعب تغطيتها في مثل هذا الكتاب وبهذا الحجم. وسبب ذلك يرجع الى النمو المتسارع لاهتمام وعمل البحوث المنجزة في مجال العلاقة بين الحشرات والنبات (الشكل 1–4) فضلاً عن الكثير من المراجع والكتب التي تناولت علاقة الحشرات بالنبات (الملحق A) والتي صدرت خلال العقود الثلاثة الأخيرة. ان كمية المعلومات المتوفرة اليوم لا يمكن جمعها وهضمها من قبل شخص واحد لذلك فإن الكتاب الحالي هو محاولة لاستنساخ الاسس العامة لموضوع علاقة الحشرات بالنباتات موضحاً ذلك بالعديد من الامثلة.



الشكل (1-4): المراجع الأولية من عام 1973 الى تموز 2003 مأخوذة عن قاعدة معلومات الـ CAB. الأعمدة تمثل غدد المطبوعات في السنة المطابقة لموضوع العلاقة بين الحشرات والنبات.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

References المصادر

1. Ehrlich, P.R. and Raven, P.H. (1964). Butterflies and plants: a study in coevolution. Evolution, 18, 586–608.
2. Errera, L. (1886). Un ordre de recherche trop ne´glige´. L'efficacite´ des structures de´fensives des plantes. Comptes Rendus des Se´ances de la Socie´te´ Royale de Botanique Belgique, 25, 80–99.
3. Kirby, W. and Spence, W. (1863). An introduction to entomology (7th edn). Longman, Green, Longman, Roberts & Green, London.
4. Lipke, H. and Fraenkel, G.S. (1956). Insect nutrition. Annual Review of Entomology, 1, 17–44.
5. Marquis, R.J. (2004). Herbivores rule. Science, 305, 619–21.
6. May, R.M. (1988). How many species are there on earth? Science, 241, 1441–9.
7. Pimentel, D. and Andow, D.A. (1984). Pest management and pesticide impacts. Insect Science and its Application, 5, 141–9.
8. Pimentel, D. (ed.) (1997). Techniques for reducing pesticides: environmental and economic benefits. Wiley, Chichester.
9. Verschaffelt, E. (1910). The cause determining the selection of food in some herbivorous insects. Proceedings Royal Academy, Amsterdam, 13, 536–42. (Reprinted in Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, 100, 362–68, 1997.

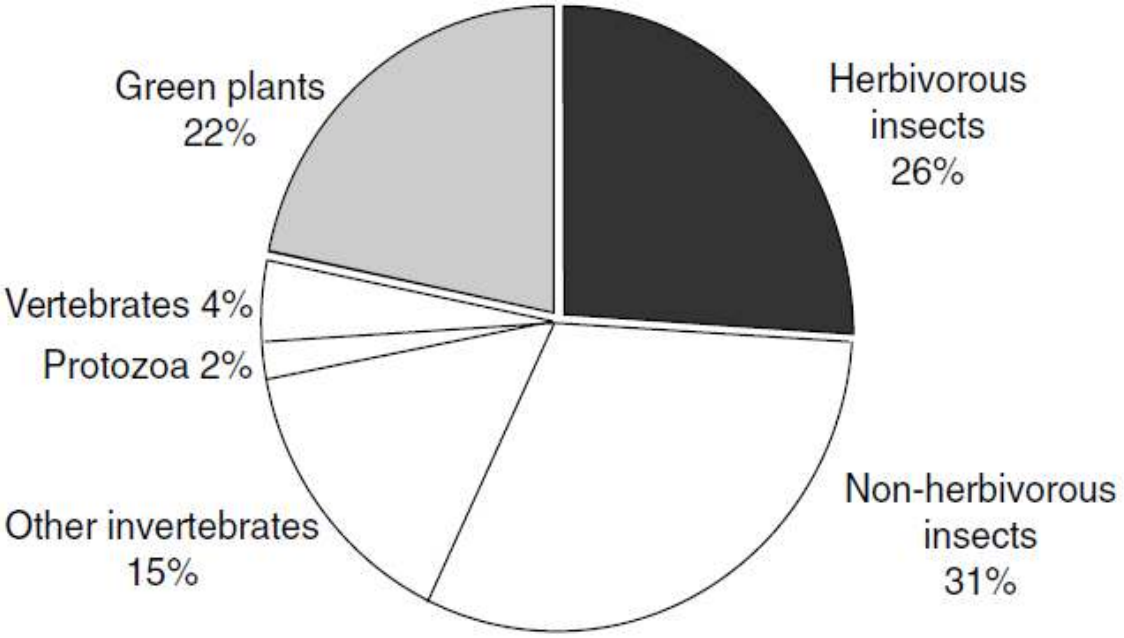
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الفصـل الثاني
الحشـرات العـاشبة حصة لكل فـرد

تمهيد
تخصص النبات العائل
مدى العائل الغذائي ومدى العائل النباتي
التخصص على أجزاء النبات
العاشبات فوق سطح الأرض
العاشبات تحت سطح الأرض
عدد أنواع الحشرات لكل نوع نباتي
هل الحشرات العاشبة مصنفات نبات
النبات العائل أكثر من عائل غذائي
مدى ضرر الحشرة في الطبيعة وفي الأنظمة الزراعية
تعويض ضرر العاشبات
الخلاصات
المصادر

تمهيد

تحتوي الحشرات على أكبر عدد من الأنواع التي يمكن ان يحتويها أي صف أخر من الكائنات الحية الموجودة على الأرض وتشكل الحشرات مع النباتات الخضراء أكبر كتلة حيوية على الأرض. وان نصف الأنواع الحشرية الموجودة تتغذى على النباتات الحية أي ان أكثر من 400 ألف نوع حشري هي عاشبة او نباتية التغذية Phytophagous تعيش على ما يقرب من 300 ألف نوع من النباتات الوعائية (الشكل 2-1).



الشكل (2-1): نسب أنواع الحيوانات والنباتات ضمن المجاميع التقسيمية الرئيسية باستثناء الفطريات والطحالب والمايكروبات (عن Strong وآخرون، 1984) (113).

استناداً الى بعض التقديرات الحديثة، فإن مجموع عدد الانواع الحشرية المتوقع وجودها هو الأكبر من ذلك المتوقع سابقاً حيث يعتقد انه يتراوح ما بين 4-10 مليون نوع [82، 85] وإذا كان الرقم الأخير يمثل او يعكس الحقيقة، فإن عدد النباتات التي تقابل ذلك العدد من الأنواع الحشرية ستكون هي الأخرى كبيرة جداً. إن نسبية تقديرات عدد الأنواع النباتية والحشرية يمكن ملاحظتها في المطبوعات المتخصصة بتمييز الأنواع

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

المتشابهة باستخدام تعاقب الـ DNA حيث ان تطبيق هذه التقنية وضعتنا أمام اهمية إعادة حساباتنا فيما يتعلق بعدد الأنواع التي تضمها كل مجموعة تقسيمية من الكائنات الحية. مثال ذلك اظهرت تقنية تمييز الأنواع باستخدام تقنية تحليل الـ DNA ان الفراشة المسماة *Astraptes fulgertor* هي عشرة أنواع مستترة، وان يرقاتها تتغذى على انواع نباتية مختلفة [53]. تتباين الرتب الحشرية نباتية التغذية في نسب الأنواع العاشبة التي تعود لتلك الرتب، إذ يلاحظ من الجدول (2-1) ان جميع الأنواع التابعة للرتب حرشفية الأجنحة ومستقيمة الأجنحة ورتبة Phasmida نباتية التغذية او عاشبة وتليها رتبتي نصفية الأجنحة ورتبة هدبية الأجنحة إذ تبلغ نسبة الأنواع العاشبة فيهما 95%، كما يتبين من الجدول (2-1). مما سبق يتضح

الجدول (2-1): عدد الأنواع العاشبة في بعض الرتب الحشرية.

Insect order	Total no. of species	Herbivorous species	
		No.	%
Coleoptera	349 000	122 000	35
Lepidoptera	119 000	119 000	100
Diptera	119 000	35 700	30
Hymenoptera	95 000	10 500	11
Hemiptera	59 000	53 000	90
Orthoptera	20 000	19 900	100
Thysanoptera	5 000	4 500	90
Phasmida	2 000	2 000	100

العدد الهائل من الأنواع الحشرية التي تهاجم النباتات، وعليه فإنه ليس من المستغرب ان تهاجم الحشرات جميع النباتات الوعائية الموجودة على اليابسة، وان كل نوع نباتي

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

منها يحمل عدد من الحشرات العاشبة، الا ان هذا لا يعني عدم وجود بعض النباتات القديمة النشوء مثل نبات كرفس البئر المسمى *Ginkgo biloba* المعروف بالمتحجر الحي Living fossil (الشكل 2-2) والسرخسيات Ferns خالية من الحشرات ونبات رجِل الذئب Lycopods ([61 و104]) والطحالب ([66 و108 و110]) والاشنات ([66 و78]) وفطر عش الغراب (22) الا انها قد تشكل غذاء لبعض الحشرات على الاقل.



الشكل (2-2): نبات كرفس البئر المسمى *Ginkgo biloba* المعروف بالمتحجر الحي Living fossil.

تخصص النبات العائل Host-plant specialization

إن إحدى الصفات المميزة للعلاقات الحشرية النباتية هو الدرجة العالية من التخصص المميزة للغذاء بين الأنواع الحشرية العاشبة، حيث تشكل هذه الظاهرة قلب هذه العلاقات وان كل الشروحات التي سيتم التطرق لها في الفصول القادمة تدور حول هذا الموضوع. لذلك فإن من المفيد هنا ان نأخذ بنظر الاعتبار درجة تخصص او عدم التخصص في غذاء الحشرات العاشبة، إن من المعروف ان الحشرات العاشبة او نباتية التغذية تقسم بحسب العوائل التي تتغذى عليها الى ما يأتي:-

1-) حشرات وحيدة العائل Monophagous insects:- مجموعة الحشرات التي وجدت في الطبيعة متغذية على نوع نباتي واحد او على عدد محدد من الأنواع النباتية القريبة جداً من بعضها. مثال ذلك العديد من يرقات حرشفية الأجنحة والعديد من حشرات نصفية وغمدية الأجنحة يمكن ان تقع ضمن هذه المجوعة.

2-) حشرات قليلة العوائل الغذائية Oligophagous insects:- وهي مجموعة الحشرات التي تتغذى على عدد من الأنواع النباتية التي تعود لنفس العائلة مثال فراشة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

اللهانة البيضاء *Pieris brassicae* وخنفساء كولورادو البطاطا *Leptinotarsa decemlineata*، اذ ان الحشرة الأولى تتغذى على نباتات العائلة الصليبية، فيما تتغذى الحشرة الثانية على نباتات العائلة الباذنجانية.

3-) حشرات عديدة العوائل الغذائية Polyphagous insects:- الحشرات التي تتغذى على العديد من العوائل النباتية التي تعود للعديد من العائلات النباتية مثال ذلك منْ الخوخ الأخضر *Myzus persicae* حيث سجل انه يتغذى خلال الصيف على أكثر من 50 نوع نباتي تعود للعديد من العائلات النباتية.

إن التقسيم أعلاه هو تقسيم اعتباطي وذلك للأسباب الآتية:-

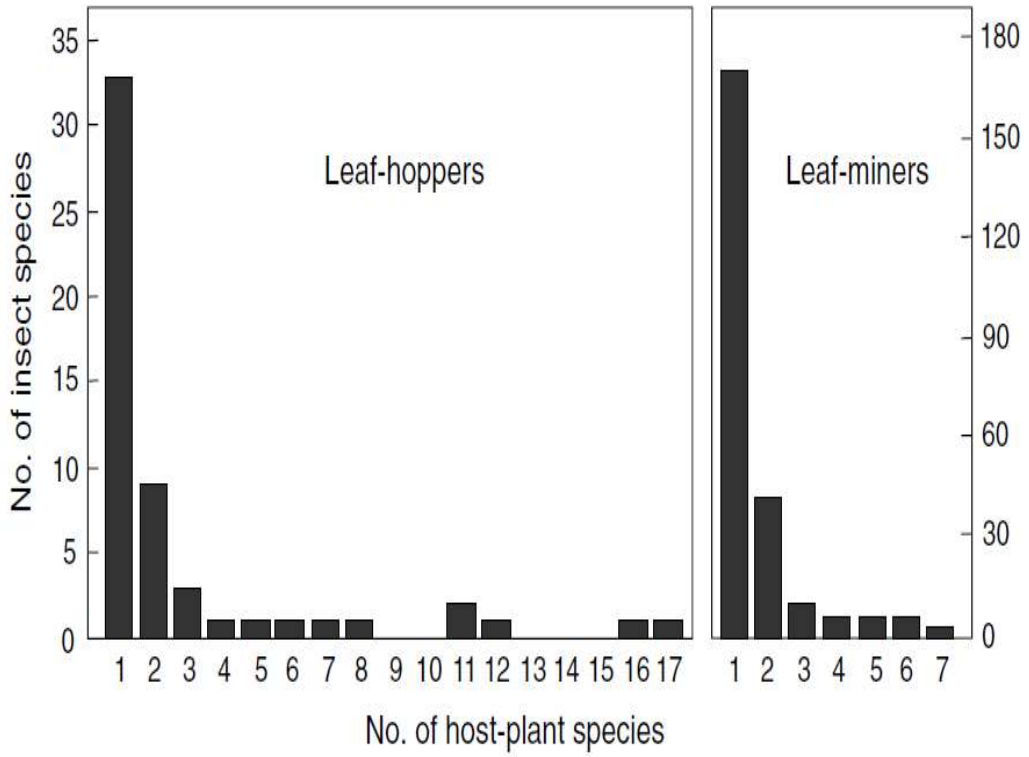
1-) من الصعوبة بمكان الحفاظ على الحدود الدقيقة لتعريفات الـ Monophagous والـ Oligophagous و Polyphagous وذلك لوجود تدرج عالي بين الأنواع الحشرية التي تتغذى على نوع نباتي واحد وبين الأنواع التي تستهلك عادة العديد من الأنواع النباتية المتباينة بشكل كبير.

2-) إن أفراد النوع الحشري الواحد تظهر درجات متباينة من التفضيل للعائل النباتي في المناطق المختلفة التي تنتشر فيها افراد النوع الحشري. وكذلك الحال في اختيارها للعائل النباتي مقارنة بالمجموعة السكانية ككل (13، 57، 87).

إن تخصص الحشرات على العائل النباتي هو القاعدة وليس الاستثناء، إذ ان هناك اقل من 10% من الأنواع العاشبة تتغذى على أنواع نباتية تقع في أكثر من ثلاثة عائلات نباتية (9)، ففي دراسة لـ 5000 نوع حشري عاشب او نباتي التغذية في بريطانيا وجد ان أكثر من 80% من تلك الأنواع هي أنواع متخصصة، إن المجاميع الحشرية المختلفة قد تظهر درجات متباينة من التخصص. حيث وجد ان 25 نوعاً من حشرات مستقيمة الأجنحة البريطانية كان 51% متعددة العوائل الغذائية Polyphagous وأن 41% تعد متغذيات على الحشائش والسعد. وعلى العكس من ذلك فإن 76% من أنواع المنْ البريطانية كانت احادية العائل الغذائي و18% قليلة العوائل الغذائية Oligophagous و6% فقط عديدة العوائل الغذائية Polyphagous.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

إن الأنواع أحادية العائل الغذائي Monophagous شائعة ايضاً في ناخرات الأوراق وقافزات الأوراق (الشكل 2-3).

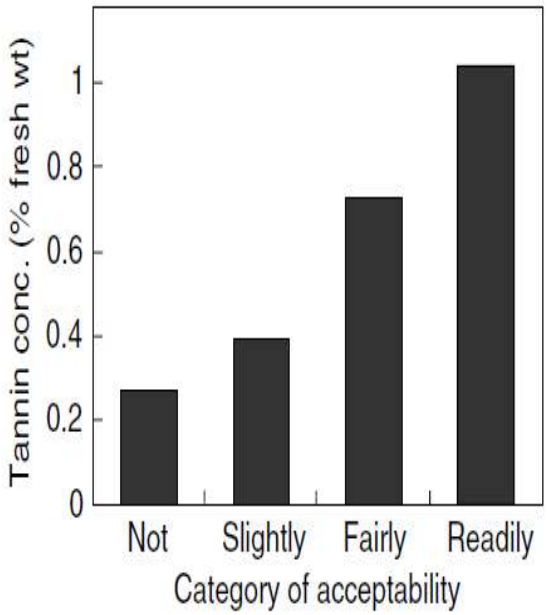


الشكل (2-3): أن معظم ناخرات وقافزات الأوراق على الأشجار البريطانية هي أحادية العائل الغذائي (عن Crawley، 1985) (25).

بشكل عام يمكن القول ان معظم رتب الحشرات التي تضم انواعاً نباتية التغذية تسود فيها ظاهرة التخصص. وبالرغم من ان العديد منها ان لم يكن معظم انواع قافزات الحشائش تتغذى اعتيادياً على أكثر من نوع يعود لأكثر من عائلة نباتية [16]. من جهة أخرى يمكن اعتبار العديد من الأنواع الحشرية قليلة او عديدة العوائل الغذائية أنواع وحيدة العائل الغذائي عند النظر اليها من زاوية أخرى، مثال ذلك فراشة اللهانة البيضاء القليلة العوائل الغذائية تنجذب الى نباتات العائلة الصليبية وان هذا الانجذاب يرجع الى احتواء نباتات هذه العائلة على نوعية معينة من الكيميائيات النباتية تسمى الـ Glucosinolate، هذه الفراشة كانت تنجذب ايضاً الى نبات الـ *Resed* sp. الذي يعود الى عائلة أخرى وذلك لاحتوائه على مادة Glucosinolate الموجودة في الانواع النباتية، الا ان استخدام مصطلح بهذا المدى الضيق ادى الى اهمال حقيقة ان

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

هناك العديد من الصفات النباتية التي تلعب دوراً مهماً في انتخاب الحشرة لعائلها النباتي. نفس الحالة السابقة يمكن ان تنطبق على يرقات الفراشة ذات الذنب البني Browntail المعروفة بالاسم *Euproctis chrosrrhoea* المتعددة العوائل الغذائية [44] حيث وجد ان يرقاتها تتغذى بشكل جيد على أوراق الأشجار التي تحتوي على مادة التانين Tanin في أوراقها (الشكل 2-4).



الشكل (2-4): يرقات عديدة العوائل للفراشة ذات الذنب البني تفضل أوراق الأشجار ذات المحتوى العالي من التانين حيث تم تقسيم 61 نوع نباتي الى أربعة مجاميع حسب محتوى أوراقها من التانين وملاحظة درجة انجذاب اليرقات للتغذية عليها (عن Grevillius، 1905) (46).

إن مدى العائل الغذائي لنوع حشري معين ربما يرجع الى الصفات الحيوية مثل الصفات المظهرية والفسلجية والعوامل الغذائية وغيرها من الصفات المرتبطة بالعائل النباتي، ولغرض توضيح ذلك، فإن هناك العديد من العلاقات ما بين الحشرات العاشبة والنباتات، مثال ذلك نلاحظ ان الحشرات التي تعيش على النباتات العشبية تظهر درجة عالية من التخصص مقارنة بالحشرات التي تعيش على الأشجار والشجيرات. (الجدول 2-2) [14، 41].

إن الجدول التالي يوضح حقيقة ان الأنواع النباتية العشبية أكثر تنوعاً، مثال ذلك في دورة الحياة والمحتوى الكيميائي من النباتات الخشبية، هذه الصفات تعني ان الحشرات المتخصصة قد تكيفت لهذه التباينات او الاختلافات بشكل أفضل من تكيف الحشرات غير المتخصصة. مسألة أخرى مهمة في مجال التخصص على العائل النباتي هو

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

العلاقة بين المدى الغذائي للحشرة وحجم الجسم. حيث يلاحظ من الجدول (2–3) ان الأنواع الحشرية الأصغر حجماً تكون بشكل عام أكثر تخصصاً من الأنواع الحشرية الكبيرة [70 و80].

الجدول (2-2): تخصص حشرات حرشفية الأجنحة على العوائل العشبية والخشبية (Futuyma، 1976) (41).

	No. of species	% specialists
Moths and butterflies in Great Britain		
On herbaceous plants	143	69
On woody plants	229	54
Butterflies in North America		
On herbaceous plants	110	88
On woody plants	53	68

أما الملاحظة الثالثة في مسألة التخصص على العائل هي ان الحشرات العاشبة ذات المدى العائلي الضيق عادة تفضل الأوراق حديثة النمو، فيما تفضل يرقات الحشرات عديدة العوائل الغذائية Polyphagous الأوراق الناضجة لعوائلها النباتية ان الأوراق حديثة النمو تكون مغذية بشكل أكبر [107] ولكنها في نفس الوقت تحتوي على نسب عالية من مركبات النبات الثانوية السامة مقارنة بالأوراق الناضجة [14]. إن الملاحظات الثلاثة السابقة يمكن ان تعكس بعض الأسس الحيوية في مجال التخصص على العائل النباتي، كما يوضح تلك الملاحظات ان تكرار حدوث حالات

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

التخصص العالي على العائل النباتي يكون أكثر في بعض المراتب التقسيمية مقارنة بمراتب أخرى (الجدول 2-3).

الجدول (2-3): نسبة الأنواع الحشرية ضمن المجموعة التقسيمية التي تتغذى على النباتات تعود لجنس مفرد او عائلة مفردة او على أكثر من عائلة (عن Mattson واخرون، 1988) (76).

Insect group	No. of species	% of species feeding on		
		One plant genus only	One plant family only	More than one plant family
Psyllidae (Diptera)	78	94	3	0
Aphididae (Homoptera)	445	91	7	2
Scolytidae (Coleoptera)	NA	59	38	3
Diaspididae (Homoptera)	64	58	8	34
Thysanoptera	88	56	15	29
Nymphalidae (Lepidoptera)	88	56	11	33
Lycaenidae (Lepidoptera)	89	55	14	31
Pieridae (Lepidoptera)	43	33	53	14
Papilionidae (Lepidoptera)	89	25	21	54
Other Macrolepidoptera	430	17	23	60

ملاحظة:- يلاحظ من الجدول ان المجاميع الخمسة الأولى من الحشرات تمثل الحشرات الصغيرة مقارنة بالمجاميع الأخرى، وان الارتباط بين الحجم والمدى العائلي كان منخفضاً.

إن الاختيار بين ان تكون الحشرات متخصصة او عامة Generalist تعتمد على عدد كبير من العوامل المتباينة، وأنه لازال أمامنا طريق طويل لفهم جميع تلك العوامل قبل ان نفهم مثلاً لماذا تكون أكثر فراشات عائلة Lycaenidae الموجودة في المناطق الاستوائية عامة أكثر منها متخصصة مقارنة بأنواع نفس العائلة الموجودة في المناطق المعتدلة، لماذا يحدث العكس في عائلة Papilionidae أي تكون أكثر

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

أنواعها الاستوائية متخصصة [102]. أن الأنواع الحشرية متعددة العوائل الغذائية، تتغذى على عدد كبير ومتباين من الأنواع النباتية، ولكنها بالتأكيد لن تتقبل كل النباتات الخضراء دون تفضيل او تمييز (الجدول 2-4).

الجدول (2-4): عدد الأنواع النباتية المصابة بأنواع حشرية متعددة العوائل الغذائية.

Insect species	No. of plant species infested	No. of plant families	Reference
Bemisia tabaci (cotton whitefly)	506	74	17
Lymantria dispar (gypsy moth)	>500	>22	68
Schistocerca gregaria (desert locust)	>400	53	8, 120
Lygus lineolaris (tarnished plantbug)	385	55	131
Popilia japonica (Japanese beetle)	>300	79	90
Liriomyza trifolii (serpentine leaf-miner)	>400	25	109

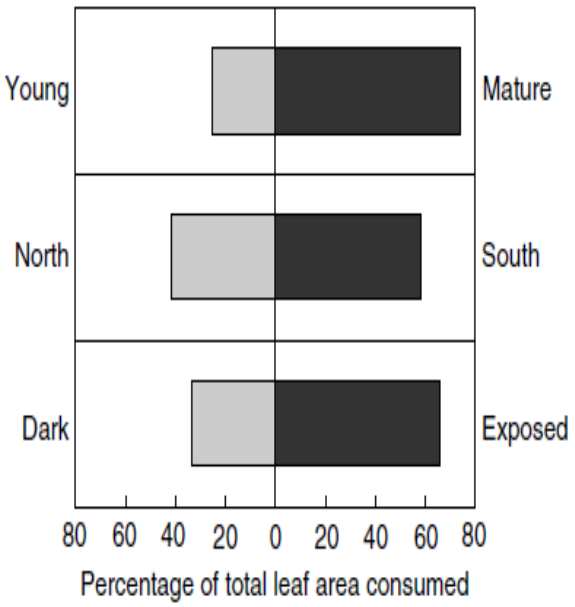
ملاحظة:- إن أمثلة الحشرات متعددة العوائل الغذائية تعود لخمسة رتب مختلفة.

وأن النباتات التي تقع خارج مدى العوائل الغذائية للحشرات قليلة ومتعددة العوائل الغذائية تكون مرفوضة من قبل تلك الحشرات ويصعب التغذية عليها وحتى في حالة غياب العوائل الغذائية المناسبة. أن الأنواع الحشرية قليلة او متعددة العوائل الغذائية غير قادرة على التمييز بين النباتات التي تقع ضمن العوائل الغذائية التي تخصصت بالتغذية عليها، وفي المقابل ذلك فإن هناك درجة من التفضيل بين العوائل الغذائية، مثال ذلك الجراد الصحراوي *Schistocerca gregaria* الذي يتغذى [1] على مدى واسع جداً من النباتات التي تعود لعائلات نباتية مختلفة، تظهر نوع من التفضيل حيث وجد انها كانت تتغذى بكميات قليلة على بعض النباتات فيما تستهلك كميات أكبر من

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

نباتات أخرى [15]. حشرة أخرى من ذوات المدى الغذائي الواسع هي يرقات العثة الغجرية Gypsy moth المعروفة بالاسم العلمي *Lymantria dispar* تفضل أنواع معينة من أشجار البلوط في اختيار موقع التغذية حيث انها تفضل التغذية على أوراق أشجار الالدر المعرضة للشمس أكثر من الأوراق الموجودة في الظل كما انها تفضل التغذية على الأوراق الناضجة مقارنة بالأوراق حديثة النمو (الشكل، 2-5). حشرات أخرى إضافة لما سبق أظهرت هي الأخرى نوع من التفضيل [111].

مما سبق يتبين ان الأنواع الحشرية عامة التغذية الـ Generalist هي أنواع ذات امتياز مقارنة بالأنواع المتخصصة وذلك لأنها تمتلك مدى غذائي أوسع مما يمنحها فرصة أكبر للبقاء مقارنة بالأنواع المتخصصة على مدى محدود من العوائل الغذائية [59].



الشكل (2-5): في اختبار الاختيار لأوراق الالدر *Alnus glutinosa* المقدمة ليرقات الفراشة الغجرية حيث فضلت اليرقات الأوراق الناضجة على الأوراق الصغيرة والأوراق المأخوذة من الجهة الجنوبية للشجرة على المأخوذة من الجهة الشمالية والأوراق المعرضة للشمس على تلك المحفوظة في الظلام لمدة 24 ساعة (عن Schoonhoven، 1977) (99).

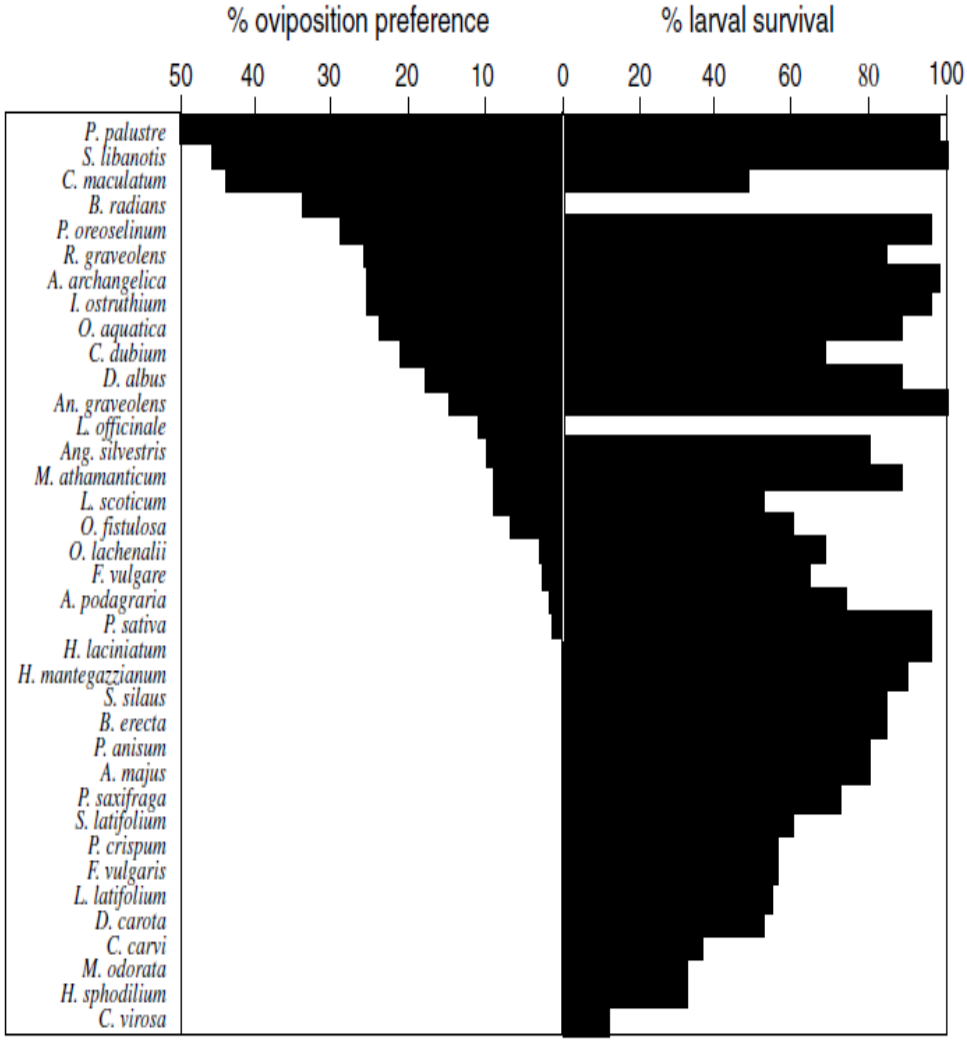
مدى العائل الغذائي ومدى العائل النباتي

Food – plant range and host – plant range

في العديد من الأنواع الحشرية العاشبة تسعى الإناث الواضعة للبيض الى اختيار النبات العائل الذي ستضع بيضها عليه وبما يضمن تغذية الذرية الناتجة من البيض، والسؤال الذي يطرح نفسه هنا فيما إذ كان العائل النباتي الذي اختارته الأنثى الواضعة للبيض هو النبات المناسب والمثالي كعائل غذائي لذريتها أم لا؟ وذلك على الرغم من

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

أنه يمكن التوقع بان مديات العائل النباتي والعائل الغذائي هي مديات متشابهة الى حد كبير، الا ان هذا التشابه قد لا يصل الى حد تطابق او التشابه المثالي. هذه الملاحظة أظهرت ان سلوك الأنثى الواضعة للبيض في اختيار العائل النباتي لوضع البيض تحكمه اجزاء مختلفة من المجين الوراثي الـ Genome منها تلك الاجزاء المشفرة المسؤولة عن سلوك اختيار العائل الغذائي من قبل اليرقة [127]، ومن الممتع هنا القول ان المدى الغذائي لليرقة أوسع من مدى العائل النباتي المقبول من قبل الأنثى الأم لاستخدامها كبيئة لوضع البيض الشكل (2-6) [45].



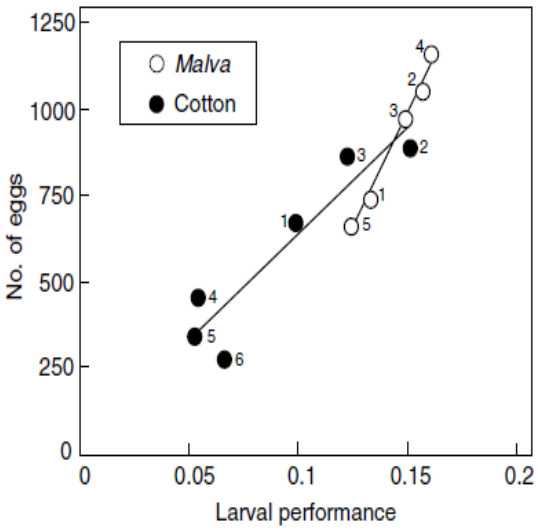
الشكل (2-6): انثى فراشة ذنب السنونو *Papilio machoon* اظهرت تفضيل متدرج في وضع البيض (يسار) إن معظم النباتات كانت مناسبة كعائل غذائي لليرقات (يمين) وذلك بالرغم من ان الأنثى وضعت البيض على النبات *Bifora radians* الذي يدعم نمو اليرقات. كما ان نسبة عالية من اليرقات بقيت حية على بعض الأنواع النباتية والتي لم يتم اختيارها من قبل الأنثى لوضع البيض (عن Wiklund، 1975) (127).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

من الواضح مما سبق أن الانتخاب الطبيعي الحاصل في الطبيعة سيمنع حدوث فرق كبير بين مدى العوائل النباتية المفضلة من قبل الأنثى لوضع البيض وبين مدى العوائل الغذائية المناسبة لنمو الذرية الناتجة من البيض، لذلك فإن العديد من الدراسات تساءلت فيما إذا كان هناك تطابق كامل بين تفضيل إناث الحشرات العاشبة لعوائل نباتية معينة لوضع البيض وبين العوائل التي تفضلها اليرقات كعوائل غذائية ام لا؟ وذلك على أساس البقاء حية والنمو والتكاثر، وبشكل عام يمكن القول ان هناك علاقة جيدة بين تفضيل الأنثى لوضع البيض على النباتات التي يكون أداء ذريتها عليها جيداً [67]. هذه العلاقة تنطبق ايضاً على اختيار الأنثى بين الأنواع النباتية المختلفة وبين الأجزاء النباتية للنوع النباتي الواحد (الشكل 2-7) وذلك على الرغم من ان يرقات الـ *Papilio machoon* أظهرت نسبة بقاء عالية Survival rates على النباتات المقبولة من قبل الأمهات الا ان هذا لا يعني وجود عدم تماثل ما بين النباتات او العوائل النباتية المفضلة لوضع البيض من قبل الاناث وبين العوائل المفضلة من قبل اليرقات (الشكل 2-6). هناك ايضاً العديد من العلاقات الضعيفة في مجال تفضيل العوائل النباتية لوضع البيض وبين أداء اليرقات الناتجة من البيض على تلك العوائل. ان هذا الارتباط او العلاقة الصعبة قد تكون غير مقبولة من وجهة نظر الانتخاب الطبيعي وذلك لان الإناث تختار أفضل العوائل لتغذية ذريتها لضمان استمرار نوعها [60] إذ أظهرت الدراسات وجود ارتباط موجب بين اختيار العائل النباتي لوضع البيض وبين اداء اليرقات على العائل الغذائي (105) مثال ذلك وجد ان عدة إناث مختلفة من فراشة الـ *Euphydryas editha* تعود لنفس المجموعة السكانية أظهرت تفضيل متباين للعوائل النباتية لوضع البيض عليها، وكان أداء اليرقات الناتجة من البيض الموضوع على تلك العوائل النباتية جيداً، أي ان اختيار الأمهات كان موفقاً.

مما سبق يمكن القول ان حالات عدم التطابق ربما يرجع الى عدم التكيف او التكيف الناقص الذي يرجع بدوره الى تباين الاليلات الوراثية التي تلعب دوراً في تفضيل العائل لوضع البيض او قد يرجع الى اسباب غير معروفة لحد الان [122].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



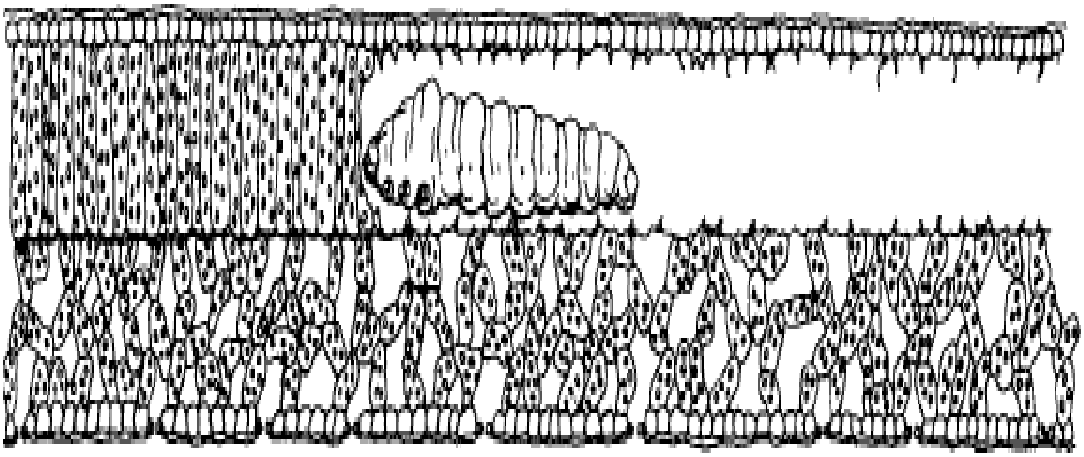
الشكل (2-7): الارتباط بين عدد البيض الموضوع من قبل حشرة *Crocidosema plebejana* على نباتي القطن Cotton والخباز Malva، وأداء اليرقات (محسوبة على أساس القابلية على الزيادة rc) وقد تم تقديم النباتين للتغذية عليها في المراحل المختلفة لنمو اليرقات، وقد وجد ان هناك ارتباط عالي بين قبول التباين كوسط لوضع البيض واداء اليرقات (عن Hamilton و Zalucki، 1993) (47).

التخصص على الاجزاء النباتية Specialization on plant parts

اولاً) العاشبات فوق سطح الأرض Above – ground Herbivory:- إن الحشرات العاشبة قد تفضل جميع الأجزاء النباتية التي تخصصت بالتغذية عليها، إضافة الى تخصصها بالتغذية على الأجزاء النباتية التي تشغلها او تحتلها من عائلها النباتي. إن الحشرات التابعة لأنواع معينة نادراً ما يتطابق مدى العائل النباتي والعائل الغذائي فيها خاصة التي ذكرت في المراجع [39، 50، 116] وكمثال لما سبق فإن معظم التقارير أشارت الى التطابق السيء Bad fit ما بين تفضيل وضع البيض على العوائل النباتية وبين تفضيل اليرقات للعوائل الغذائية والذي تم تحديده من خلال دراسة الارتباط بين متوسط التفضيل لوضع البيض على جميع اجزاء النوع النباتي الذي تهاجمه بشكل متساوي، إذ أن العديد من اليرقات والخنافس وقافزات الحشائش هي متغذيات على الأوراق وتستهلك أجزاء من الورقة النباتية، حشرات أخرى تكون ذات متطلبات غذائية اكثر تخصصاً، لذلك فإن بق النبات مثلاً يخترق بأجزاء فمه خلايا البشرة وهضم محتويات الخلايا بينما تقوم حشرات المنْ بالحصول احتياجاته الغذائية من امتصاص العصارة النباتية السارية في أنسجة اللحاء، اما بَقُ الرغوة او البصاق Spittlebugs وقافزات الأوراق من عائلة Cicadellidae [47] فيتغذى على العصارة الموجودة في الأوعية الخشبية، كذلك فإن الحشرات الناخرة للأوراق تعيش وتتغذى بين

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

طبقتي البشرة العليا والسفلى للورقة النباتية حيث تعمل على تدمير طبقة الخلايا البارانشميمة (الشكل 2-8).

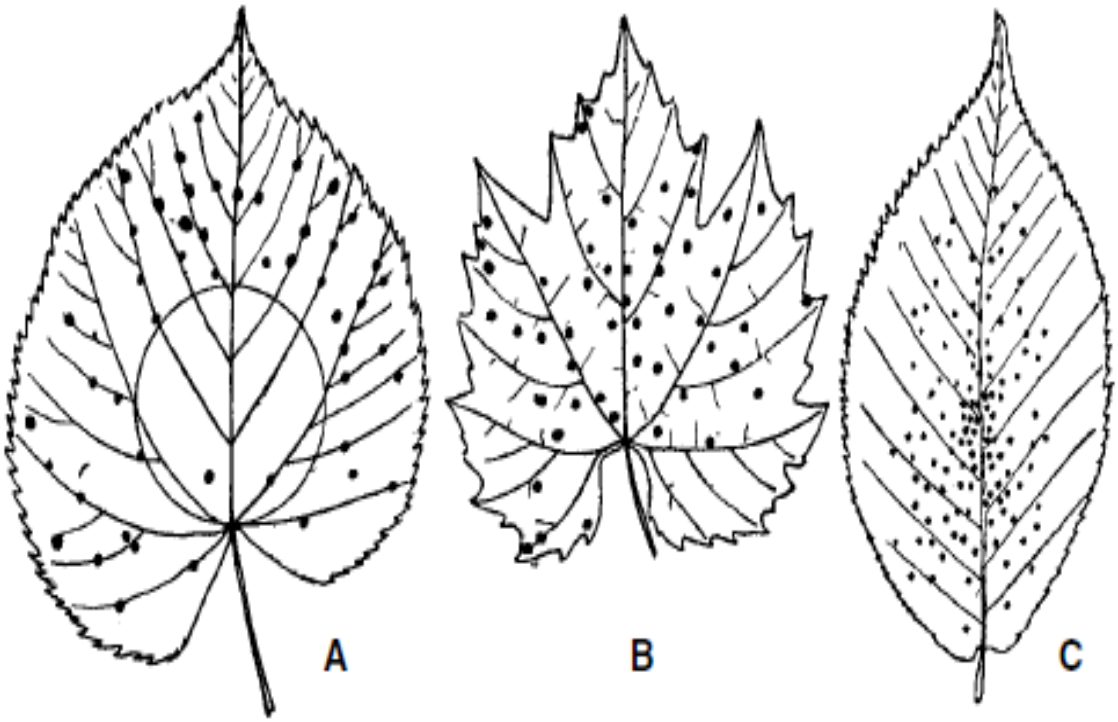


الشكل (2-8): مقطع عرضي لورقة نباتيه تحوي على يرقة من غمدية الأجنحة تنمو في الطبقة العمادية لنسيج البارانشيما (عن Evans E.A، 1984).

إن الأنواع المختلفة من الناخرات قد تحفر في الطبقات المختلفة لبرانشيما أوراق أشجار البتولا Birch، حيث أن أوراق هذه الأشجار تهاجم من قبل نوعين من الناخرات من رتبة غشائية الأجنحة، إحداهما النوع *Fenusa pumila* الذي تتغذى يرقاته على كامل طبقة الميزوفيل، فيما تتغذى يرقات النوع *Nesia nana* على خلايا الطبقة العمادية للنسيج البرانشيمي [18، 97]. والأكثر من ذلك فإن العديد من أنواع ناخرات الاوراق تفضل اجزاء معينة من الورقة النباتية حيث نجد ان بعض الناخرات تصنع انفاقها قرب العرق الوسطي للورقة فيما أخرى تصنع أنفاقها في محيط الورقة (الشكل 2-9) وذلك بسبب ان الأجزاء المختلفة من الورقة لها مذاق مختلف وأنها تظهر صفات فيزيائية متباينة لا تؤثر فقط على الناخرات ولكنها توثر على عملية ابتلاع او تناول الأجزاء النباتية او الورقية.

إن العديد من يرقات بعض أنواع العث مثل الـ (*Catocala* spp.) والـ *Lymantria dispar*) تستطيع التمييز بين الأجزاء النباتية القاعدية والجانبية والطرفية لأوراق عوائلها النباتية (الشكل 2-10) [42].

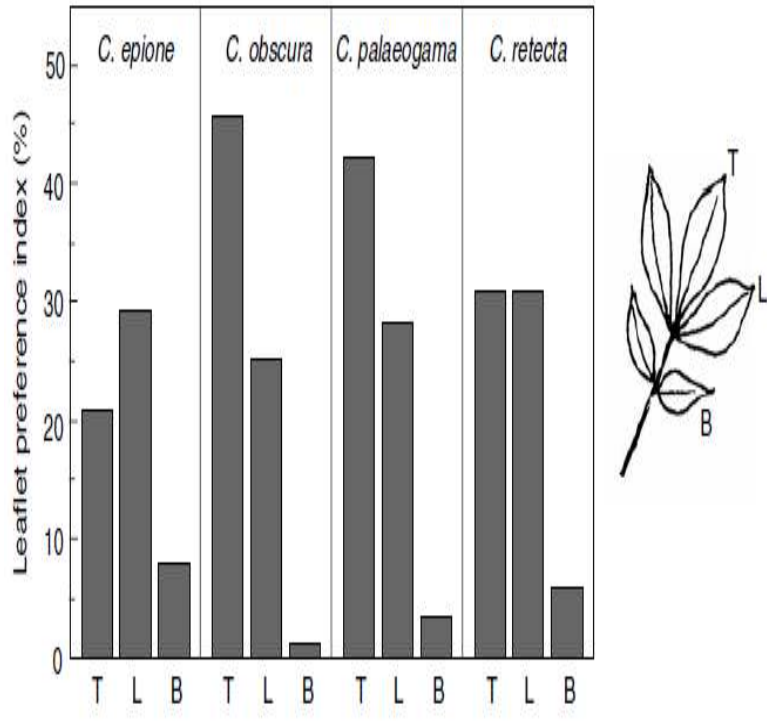
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



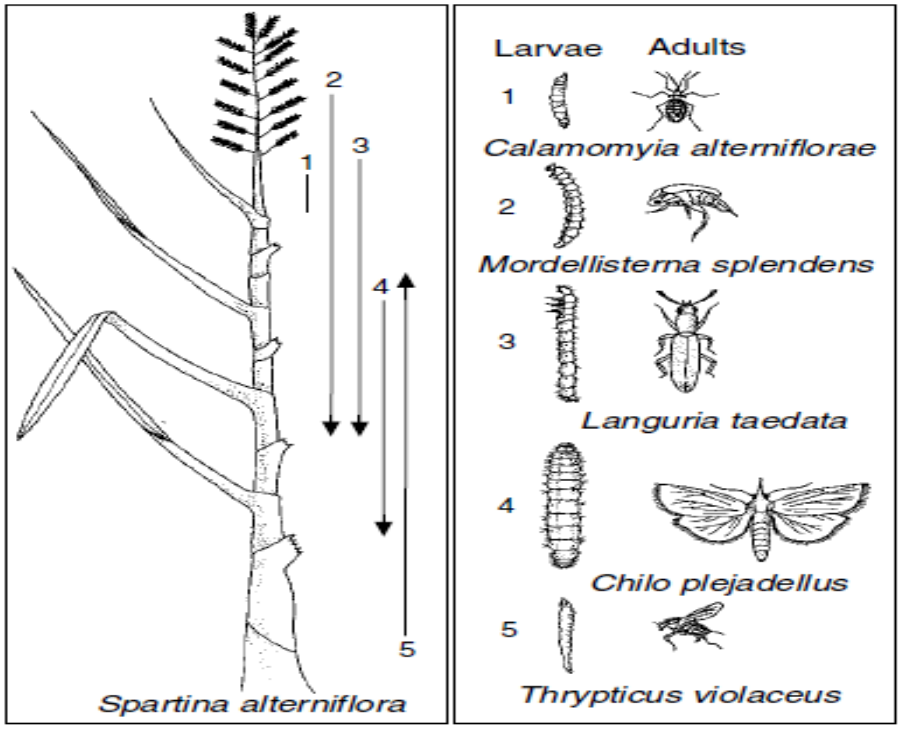
الشكل (2-9): توزيع الانفاق على ثلاثة عوائل (A) 50 نفق للناخرة *Brachys* على أوراق الـ Lime (*Tillia* sp.) (B) 50 نفق للناخرة *viticordifollella* على العنب (C) 100 نفق للناخرة *Lithocolletis ostryaarella* على نبات الـ *Ostrya* sp. (عن Frost، 1942) (40).

إن سيقان النبات تحمل هي الأخرى العديد من أنواع الحفارات التابعة لرتب حرشفية وثنائية وغمدية الأجنحة (الشكل 2-4) وان قلف النباتات الخشبية يصاب بالعديد من خنافس القلف التابعة لعائلة Scolytidae وعائلات حشرية اخرى. ان خشب سيقان الأشجار تحتوي على يرقات بعض حشرات حرشفية وغمدية وغشائية الأجنحة قد تكيفت لهذا النوع من الغذاء غير المتوازن، بينما أنواع حشرية أخرى تكيفت كمتغذيات متخصصة على الازهار او الثمار او البذور فضلاً عن ان العديد من أنواع الحشرات التي تعود لرتب مختلفة تعمل على تكوين أورام على الأجزاء النباتية المختلفة [128]، هذه الأمثلة تظهر كيف ان جميع أجزاء النبات تجهز الحشرات باحتياجاتها الغذائية والبيئية.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل (2-10): يرقات أربعة أنواع من الـ spp *Catocala* حيث تأكل اقل من الجزء القاعدي للأوراق (B) مقارنة بالجزء الطرفي (T) والجزء الجانبي (L) من أوراق أشجار الجوزية (عن Gall، 1987 (42).



الشكل (2-11): حفارات السيقان المرتبطة بنبات *Spartina alterniflora* في مراحل مختلفة من النمو حيث يلاحظ ان أنواع مختلفة من الحفارات احتلت أجزاء مختلفة من الساق كما موضح بالخطوط المرقمة الموجودة الى يمين ساق النبات (عن Strong وآخرون، 1984) (113).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

إن التكيفات المختلفة التي لانهاية لها لبعض الأنسجة النباتية وعلى الأقل لحد ما تعود للعوامل الغذائية، إذ أت القيمة الغذائية للأجزاء النباتية المختلفة وحتى الأنسجة المختلفة هي من التباين بحيث اننا نجد ان معظم الحشرات الصغيرة هي حشرات متخصصة وانه كلما صغر حجم الحشرات العاشبة كلما أصبحت احتياجاتها من الأنسجة التي تفي بمتطلباتها الغذائية دقيقة. مثال ذلك وجد ان يرقات الآفة الحشرية متعددة العوائل الغذائية *Mamestra configurata* التي تتغذى على قرنات السلجم وهو أحد عوائلها النباتية بقيت هذه اليرقات صغيرة وأظهرت زيادة في نسبة الموت بلغت 30% وذلك بالمقارنة بيرقات نفس النوع التي تغذت على المجموع الخضري للسلجم. من جهة أخرى وجد ان يرقات *Dasinura brassica* كانت متخصصة في التغذية على قرنات السلجم وأنها تعيش فقط على القرنات [2] ان العوامل الغذائية ليست هي فقط العامل المحدد للتخصص في التغذية على جزء معين من النبات وان هناك العديد من العوامل الفسلجية والبيئية التي يمكن ان تلعب دوراً في هذا المجال.

ثانياً) عاشبات تحت سطح الأرض Below-Ground Herbivory:- معلومات علمية حديثة اشارات الى ان مجموع الكتلة الحيوية الموجودة تحت أقدامنا هي اكبر بكثير من تلك الموجودة فوق سطح الارض. وان جذور النبات تشكل العنصر الأساس غير المرئي في هذا العالم وكذلك الحشرات المرتبطة به. إن الحياة تحت الأرضية للغابات وأراضي الحشائش هي حياة مليئة بالنشاط وذلك لان المتر المربع الواحد من تربة هذه الأراضي يحوي ما بين 100-500 ألف من الحشرات ومفصليات الأرجل الأخرى. وان عدد لا بأس به من تلك المفصليات يتغذى على الجذور وهي بطبيعة الحال عبارة عن مرآة تعكس العلاقات التي تصنعها الحشرات مع الاجزاء النباتية الموجودة تحت سطح الأرض.

ان بعض الحشرات المتغذية على الجذور مثلاً تعيش في التربة مثل اليرقات الجعالية الـ Grubs التي تتغذى على الشعيرات الجذرية، فيما يرقات حشرات أخرى تحفر مباشرة في الجذور مثال ذلك يرقات ذباب البصل وذباب الجزر وذباب جذور اللهانة أما أنواع السيكادا وبعض أنواع المنّ فإنها تثقب جذور النبات للحصول على

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

احتياجاتها الغذائية من عصارة الجذور [230]. أن الأضرار التي تحدثها الحشرات السابقة وغيرها في الجذور تؤدي الى خفض كفاءة الجذور في تزويد المجموع الخضري باحتياجاته من الماء والغذاء والعناصر المعدنية وتكون نتيجته حدوث اختزال في نسبة نمو الأجزاء الخضرية للنبات فوق سطح الأرض [72]. وعندما تكون إصابة الجذور شديدة فان ذلك يؤدي الى انخفاض انتاجية النبات. كذلك فان إصابة الجذور بالحشرات قد يؤثر على الحشرات التي تهاجم المجموع الخضري للنبات والعكس هو الصحيح وذلك من خلال تأثيرها في كيمياء وانسجة النبات، مثال ذلك وجد ان إصابة جذور الرز بسوسة الرز المائية *Lissarhoptrus oryzophilus* ادى الى خفض نسبة نمو دودة الخريف الجياشة *Spodoptera frugiperda* التي تتغذى على أوراق الرز المصابة وبالعكس من ذلك فان التغذية الشديدة على أوراق الرز من قبل دودة الخريف الجياشة اثرت بشكل سلبي على نمو يرقات سوسة جذور الرز المائية [118]. إن الاضرار التي تحدثها العاشبات لجذور النبات قد يؤثر بشكل غير مباشر في الدفاعات النباتية. اذ وجد ان نباتات القطن ذات الجذور المصابة بالديدان السلكية *Agriotes lineatus* ادى الى زيادة إنتاج رحيق الأزهار الى عشرة امثال ما انتجته نباتات القطن السليمة هذه الزيادة في إنتاج الرحيق جذب المزيد من النمل الذي يعمل على حماية النبات من مهاجمة الحشرات العاشبة الموجودة فوق سطح الارض [124]. إن قلة الدراسات الخاصة بعاشبات الجذور من الحشرات ربما يرجع الى انها غير مرئية لوجودها تحت سطح الارض على العائل. ان التخصص موجود في العاشبات الحشرية تحت سطح الأرض كالتخصص الذي لاحظناه في الحشرات على الأجزاء الخضرية للنبات فوق سطح الأرض، وان من الواضح ايضاً انه قد تم دراسة الاليات التي تقف وراء ظاهرة التخصص أكثر من دراسة العوامل المحددة لمهاجمة الحشرات لجزء معين من النبات.

عدد الانواع الحشرية لكل نوع نباتي

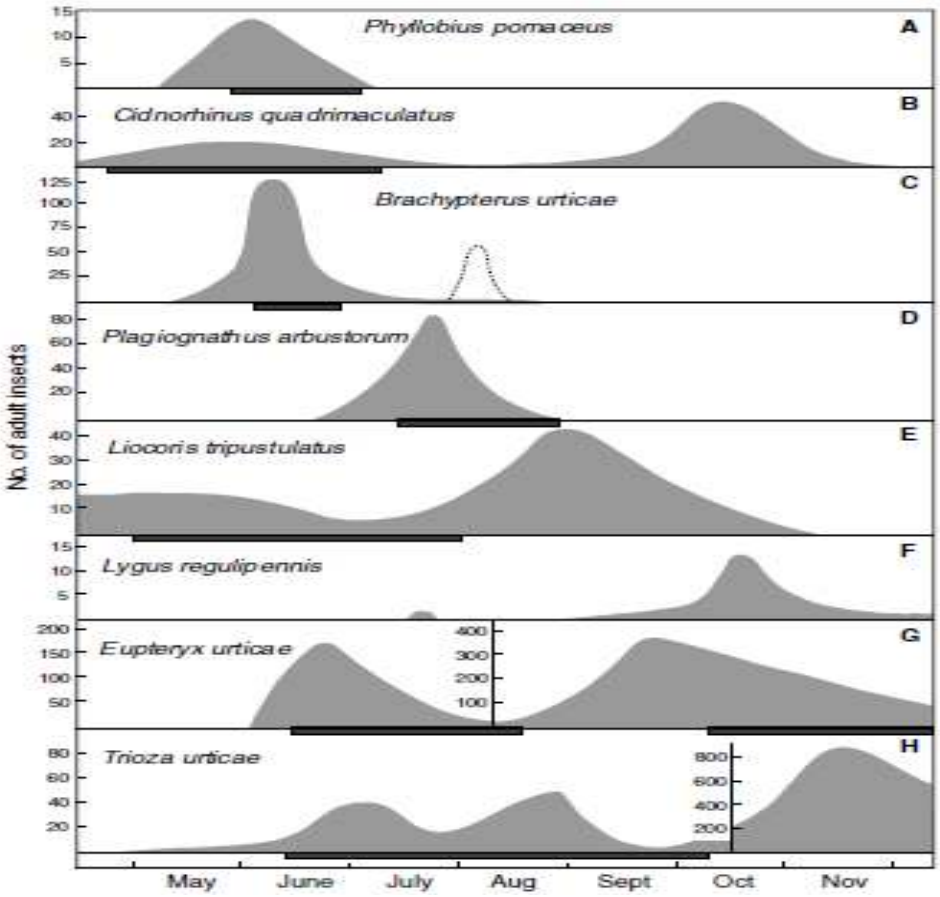
Number of insect species per plant species

إن عدد أنواع الحشرات العاشبة ضمن التقديرات المحافظة يزيد عن عدد أنواع النباتات

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الوعائية (الشكل 2-1) وذلك لان الأنواع الحشرية ما عدا الأنواع وحيدة العائل الغذائي توجد عادة على أكثر من نوع نباتي واحد، وعليه فإن من المتوقع ان يحمل النوع النباتي الواحد اكثر من نوع حشري كما ملاحظ او موجود في الطبيعة. إن وجود عدة أنواع حشرية مختلفة على نفس النبات لا يعني بالضرورة انها تتنافس مباشرة فيما بينها وذلك لأنها تتوزع على أجزاء النبات وبشكل منفصل عن بعضها. كما انها قد تنفصل زمنياً أي في وقت او موسم ظهورها على النبات، مثال ذلك النبات المسمى بالقراص Nettle واسمه العلمي *Urtica dioica* عائل نباتي لثمانية انواع حشرية هذه الأنواع وبسبب تباين دورات حياتها فإن زيادة اعداد سكانها على نبات القراص تحدث في اوقات مختلفة من الموسم وكنتيجة لذلك فإن هناك عدد محدود من التداخل بين الذروات السكانية التي قد تحدث للأنواع على نبات القراص (الشكل 2-12) [27].

إن نبات حشيشة الشفاء Tansy واسمه العلمي هو *Tanacetum vulgare* هو نبات زينة يمتاز بأنه يحمل أكبر عدد من الأنواع الحشرية مقارنة بالنباتات الأخرى، إذ بلغ عدد الأنواع المتغذية 143 نوعاً (الجدول 2-5) وان 31 نوع منها تعد متغذيات متخصصة على نبات القراص. كذلك وجد ان هناك 423 نوع حشري يتغذى على نوعين من أشجار البلوط وعلى العكس من ذلك وجد ان نبات الطقوس Yew (*Taxus baecata*) من الصنوبريات يهاجم او تتغذى عليه ستة أنواع من الحشرات فقط [62]، وبالطبع فإن جميع النباتات تتم زيارتها من قبل الحشرات بشكل مستمر، الا أن مجموعة صغيرة من الأنواع الحشرية العاشبة تصنع علاقات دائمة مع النباتات. الباحث Kagan كمثال سجل وجود 400 نوع حشري مختلف من العاشبات في أحد حقول فول الصويا في ولاية إلينوي الأمريكية، الا ان العدد الحقيقي الذي استعمر حقل فول الصويا لم يزد عن 40 نوعاً [65]. إن التباين في عدد الأنواع الحشرية المرتبطة بنباتات معينة ربما يرجع الى تباين تاريخ حياتها أي النباتات ودرجة توفرها وانتشارها في الطبيعة (الشكل 2-13) وفترة نشوءها وتكييفها مع البيئة وحجمها وشكلها وكفاءة اليات دفاعاتها [17 و62]، إن العلاقة بين العوائل السابقة وبين الأنواع

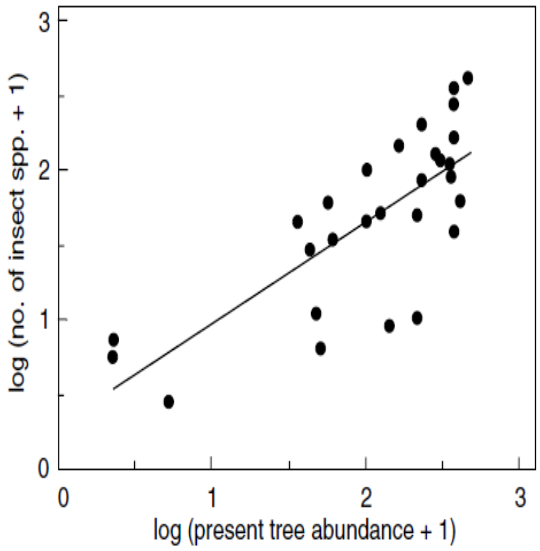


الشكل (2-12) نموذج لدورات حياة ثلاثة أنواع من غمدية الأجنحة (A – C) وثلاثة أنواع من مختلفة الأجنحة (F-D) ونوعين من متشابهة الأجنحة (H-G) تتغذى على نبات القراص، كما تم تحديدها من خلال العينات الأسبوعية للحشرات الكاملة (عن Davis، 1983) (27).

الجدول (2-5): تجمع الحشرات العاشبة على نبات حشيشة الشفاء *Tanacetum vulgare* مقسمة على اساس ستراتيجيات تغذيتها (عن Schmitz، 1998) (98).

	n	%
Total no. of species	143	
Monophagous	19	14
Oligophagous	64	46
Polyphagous	57	41
No. of tissue feeders	89	62
No. of sucking species	54	38
Local, incl. parenchyma	28	20
Phloem	23	16
Xylem	3	2
Ectophagous	92	64
Endophagous	51	36

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل (2-13): العلاقة بين توفر الاشجار في بريطانيا وعدد الأنواع الحشرية التي تقطن او تعيش على انواع الاشـــجار (عـــن Kenndey و Southwood، 1984) (62).

هل الحشرات العاشبة: هي مصنفات للنبات؟

Herbivorous insects: are they plant taxonomists?

أن ظـاهرة التخصـص علـى العائـل النبـاتي تتطلـب قيـام الحشـرة بالبحـث عـن العائـل النباتي وتمييزه حتى في حالة نمو ذلك العائل النباتي في وسط غطاء نباتي متنوع بشكل كبير. المؤلف J.H.Fabre ذكر في أحد كتبه المشهورة في مجال سلوك الحشرات، حيث أشار الى ان الإناث الواضعة للبيض تمتلك (غريزة نباتية) تساعدها في تمييز عائلها النباتي [33]. إن الحشرات قليلة العوائل الغذائية Oligophagous تكون قادرة بطريق او بأخر على تمييز العلاقات التقسيمية للنبات مما يمكن الحشرة من قبول الأنواع القريبة من بعضها [100]، فعندما تم اختبار التفضيل الغذائي لقافز الأوراق *Aphrophora alni* وذلك بتعريض القافز لثمانية انواع من عوائلها النباتية الطبيعية ظهر ان الحشرة تمكنت من تقسيم الأنواع النباتية بحسب الجنس والعائلة التي تنتمي لها كل نوع كما يفصل بينها عالم التصنيف [84]. أن الغريزة النباتية لدى بعض أنواع المتغذيات المتخصصة، تساعد في كثير من الاحيان علماء النبات في عدم الوقوع ي اخطاء تصنيفية او تصحيح بعض الأخطاء. مثال ذلك وجد ان يرقات الحشرة *Thyridia* sp. كانت تتغذى على نبات *Brunsfelsia* sp. من عائلة Scrophulariaceae، الا ان علماء تصنيف يعرفون ان يرقات الـ *Thyridia* sp.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

تتغذى فقط على نباتات العائلة الباذنجانية، هذه المعلومة دفعت علماء تصنيف النبات الى نقل الجنس *Brunsfelsia* spp. الى العائلة الباذنجانية [55]. امثلة اخرى عديدة في هذا المجال تم الاشارة اليها في العديد من المصادر استطاع من خلالها مصنفوا النبات من حل الكثير من الألغاز المرتبطة بعملية تصنيف الحشرات ([1، 30، 56، 37]).

أن ما سبق يقود الى الخلاصة القائلة بأن الحشرات وحيدة العائل الغذائي وقليلة العوائل الغذائية، هي مصنفات نباتية رائعة وذلك من خلال غريزتها النباتية التي تساعدها على تمييز العلاقات التصنيفية في عالم النبات. أن معلوماتنا الحالية في مجال الكيمياء النباتية Phytochemistry يمكن ان توضح قابلية الحشرات لتمييز الأنواع النباتية القريبة جداً من بعضها، وأن الحشرات لا تبحث عن النباتات التي تم تقسيمها او تصنيفها من قبلنا. الى مستوى النوع والجنس او العائلة، ولكنها أي الحشرات تقوم بتصيف النوع النباتي استناداً الى مقطعه او محتواه الكيميائي الذي يلبي متطلبات النوع الحشري. ان المقطع الكيميائي قد يكون مجاله او مداه ضيق وهو محدد بنوع نباتي معين او قد يكون ذو مدى أوسع يشمل جنساً معيناً او حتى عائلة معينة من النباتات. وعليه فإن المحتوى الكيميائي للنبات هو العامل الرئيس والحاسم في منهم العلاقات والتداخلات التي يمكن ان يصنعها عالم النبات مع عالم الحشرات المزيد من المعلومات نجدها في الفصول (4–7).

العائل النباتي أكثر من عائل غذائي

Host plant is more than food plant

(إن العائل النباتي هو ليس شيئاً تتغذى عليه الحشرة فقط ولكنه شيء او نبات تعيش عليه الحشرة) هذه المقولة أشار اليها الباحث J.S.Kennedy [63] وتشير الى أهمية تمييز التسهيلات التي يمكن ان يوفرها او يقدمها النبات العائل للحشرة والتي تشمل الكثير من العوامل الحيوية وغير الحيوية من غير عملية توفير الغذاء للحشرة. ان معيشة الحشرات على النبات تجابه بالعديد من التحديات تتمثل في المنافسة من قبل كائنات تعيش على نفس النبات ومن الأعداء الطبيعية والظروف المناخية الدقيقة والتأثيرات المستحثة من قبل المسببات المرضية على النبات العائل وغيرها من

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

العوامل. وكمثال لما سبق وجد ان يرقات حشرة الـ *Platyperia virginalis* التي جمعت من نبات الشوكران Hemlock وهو واحد من العوائل النباتية لهذه اليرقات متعددة العوائل الغذائية وظهر ان نسبة التطفل عليها وصلت الى 83% من قبل ذباب التاكينا Tachinids فيما بلغت نسبة التطفل على هذه اليرقات 50% عند جمعها من على نبات الترمس الموجود في نفس الموقع [31]. وعليه فان هذا التطفل العالي على اليرقات الموجودة على نبات الشوكران إذا لم يعوض ببعض الفوائد الفسلجية والبيئية لليرقات، فإن من المتوقع هو قيام الحشرة بمحاولة تجنب هذا العائل وتفضيل الترمس الذي يماثل الشوكران من حيث القيمة الغذائية لليرقات.

أن الحشرات قد تفضل احياناً العوائل النباتية التي قد لا توفر الاحتياجات الغذائية المثالية للحشرات وذلك لعدم زيارتها من قبل الأعداء الطبيعية وبذلك توفر لها مساحة خالية من الأعداء الطبيعية. ان مثل هذه النباتات توفر نسبة بقاء جيدة للحشرات أكثر من النباتات المغذية حيث تكون الحشرات العاشبة معرضة للتطفل [70، 86، 106]. أن الدراسات المنجزة حول دور العائل النباتي في حماية او عدم حماية الحشرات من التطفل [69] هذه الدراسات أظهرت وجود تأثير كبير للعائل النباتي في نسبة التطفل وأنها تمثل قوة انتخابية في تحديد المدى الغذائي للحشرات العاشبة. إن مستويات التطفل المختلفة على المراتب النباتية المختلفة قد تكون ناتجة عن الاختلافات المظهرية بين النباتات مثل وجود او عدم وجود الشعيرات الغدية Trichomes او الشعيرات الأخرى، هذه الصفة وغيرها تؤثر بشكل واضح في كفاءة الاعداء الطبيعية للحشرات كما تم شرحه في الفصل الثالث والعاشر. في مثال تغذية يرقات حشرة *Grammia geneura* من عائلة Arctiidae وهي من العاشبات العامة على نباتات غير مثالية فسلجياً في محتواها الغذائي وذلك لخفض نسبة الموت بعد التطفل وقد فضلت اليرقات التغذية على خليط من الانواع النباتية وقد لوحظ انها تركز في التغذية على انواع معينة زودتها بالعديد من المركبات الكيميائية التي ساعدت على زيادة احتمالية بقاءها حية بعد التطفل عليها [103]. من الامثلة السابقة يتبين ان تفضيل العائل النباتي لا يعتمد على نوعية الغذاء بل ايضاً على العوامل البيئية.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

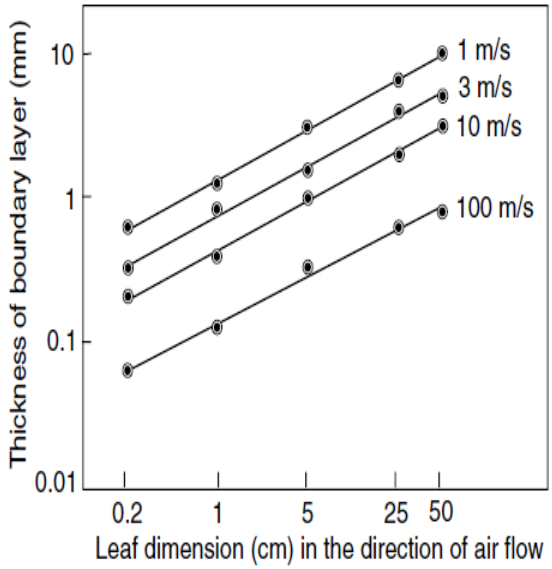
المناخ الدقيق حول النباتات Microclimates around plants

إن النبات يجهز الكائنات المتعايشة عليه بالظروف المناخية الدقيقة الذي يختلف بالتأكيد عن مقاييس الأنواء الجوية القياسية والذي يتعرض له الغطاء النباتي. إن لأسطح النبات طبقات من الهواء ذات درجات حرارة ورطوبة نسبية تتأثر كثيراً بعمليات التركيب الضوئي وعمليات النتح وهي تختلف عن درجات حرارة ورطوبة البيئة المحيطة والأكثر من ذلك هو احتمال وجود نسبة او مستويات عالية من التربينات الاحادية Monoterpenes في طبقات الهواء المحيطة بأسطح النبات حيث تنبعث من الكيزتكل حتى في حالة غلق الثغور التنفسية [81] إن سمك الطبقات الهوائية المحيطة بسطح الورقة النباتية قد لا تزيد عن ملمترات وفي أفضل الأحوال بضع سنتمترات (الشكل 2-14) تعتمد على سرعة الريح وحجم الورقة النباتية وتركيبها.

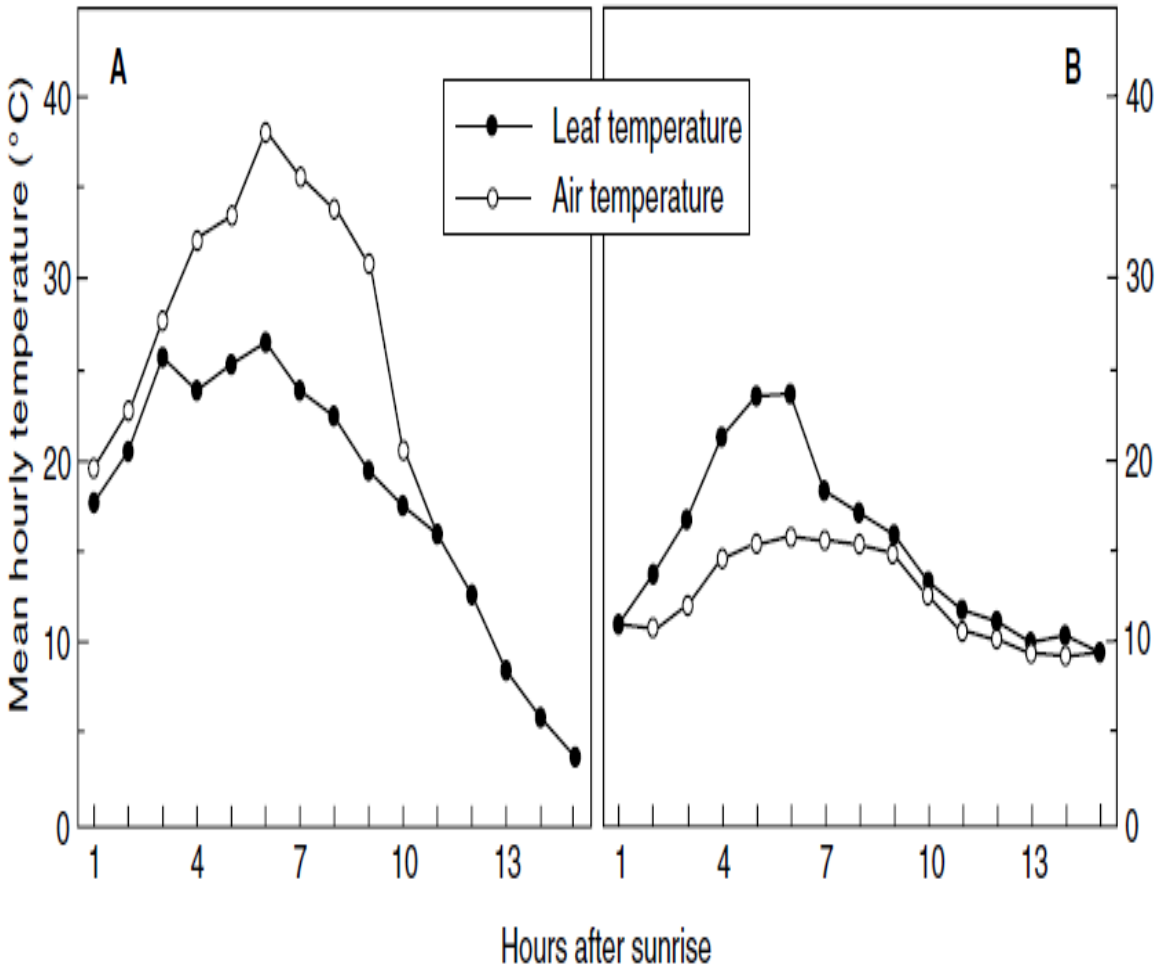
إن السطح العلوي للورقة قد يكون دافيء او بارد وذلك اعتماداً على نسبة النتح وحجم الورقة وشكلها وانعكاسها وارتفاع الورقة فوق سطح الأرض، أما السطح السفلي للورقة فيكون عادة أبرد من السطح العلوي وأكثر رطوبة. إن درجة الحرارة عند سطح الورقة قد تزيد عن 10مْ وأكثر فوق او تحت درجة حرارة الهواء (الشكل 2-15 والجدول 2-6) وكذلك الحال مع الرطوبة النسبية القريبة من سطح الورقة النباتية والتي قد تزيد عن رطوبة الهواء المحيط. ان الحشرات الصغيرة مثل المنْ والأعمار اليرقية الصغيرة التي تتغذى على الأجزاء النباتية الخضرية للنبات تتأثر حتماً بظروف المناخ الدقيق الذي يؤثر معنوياً في حرارة الحشرات وتوازنها المائي وهما عاملان مهمان في فسلجة الحشرة [129].

تم ايضاً دراسة المناخ الدقيق على مستوى النباتات ككل ضمن الغطاء النباتي الطبيعي (الشكل 2-16) او ضمن محاصيل الحقل ان المناخ الدقيق عند سطح الأرض تحت الغطاء النباتي يختلف كثيراً عن ذلك الموجود على سطح التربة الخالية من الغطاء النباتي [43] وهذا يوضح تأثير الغطاء النباتي في خفض كمية الإشعاع الذي يصل الى سطح الأرض. كما يعمل الغطاء النباتي على عمل تدريج في سرعة الريح ودرجات الحرارة والرطوبة (الشكل 2-17).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل (2-14): سمك طبقة المحاذية لسطح الورقة النباتية وعلاقته بسرعة الريح ومساحة الورقة النباتية (مقياس المحورين لوغارتمي) (عن Fitter وHay، 1987) (36).



الشكل (2-15): درجات حرارة السطح لأوراق التفاح ودرجات حرارة البيئة المحيطة المقاسة (A) في يوم صيف حاروغائم و(B) في يوم صحو وبارد (عن Ferro واخرون، 1979) (34).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الجدول (3-6): درجات حرارة الورقة (At) أعلى او اقل من حرارة الهواء للنباتات في بعض المناطق المعتدلة والاستوائية والصحراوية (عن Stoutjesdijk وBarkman، 1992) (112).

Species	Locality	Air temperature (°C)	Δt
Ligustrum vulgare	Netherlands	24.3	9.5
Convolvulus arvensis	Netherlands	18.1	14.2
Rhododendron javanicum	Java, Indonesia (1500 m)	21.8	9.1
Saccharum officinarum	Java, Indonesia (lowland)	31.5	3.1
Citrullus colocynthis	Sahara desert	50.0	−13.0

لذلك فإن حشرة مثل المنْ *Rhopalasiphum padi* التي تعيش على النورات الزهرية للحشائش الطويلة تتعرض لظروف بيئية تختلف كلياً عن المناخ الدقيق الذي يتعرض له المنْ *Therioaphis trifolii* الذي يعيش على السطح السفلي لأوراق البرسيم وذلك بالرغم من ان كلا النوعين يعيشان على بعد عشرات السنتمترات عن بعضهما.

مدى ضرر الحشرة في النظام البيئي الطبيعي والزراعي

Extent of insect damage in natural and agricultural ecosystems

إن الدارسين للتداخلات الحشرية والنباتية لطالما لاحظوا ان معظم النباتات في النظام البيئي الطبيعي تظهر استجابة اقل للضرر الذي تسببه الحشرات او قد يكون الضرر غير ملحوظ حتى وذلك بالرغم من وجود أعداء جيدة من الأنواع الحشرية العاشبة.

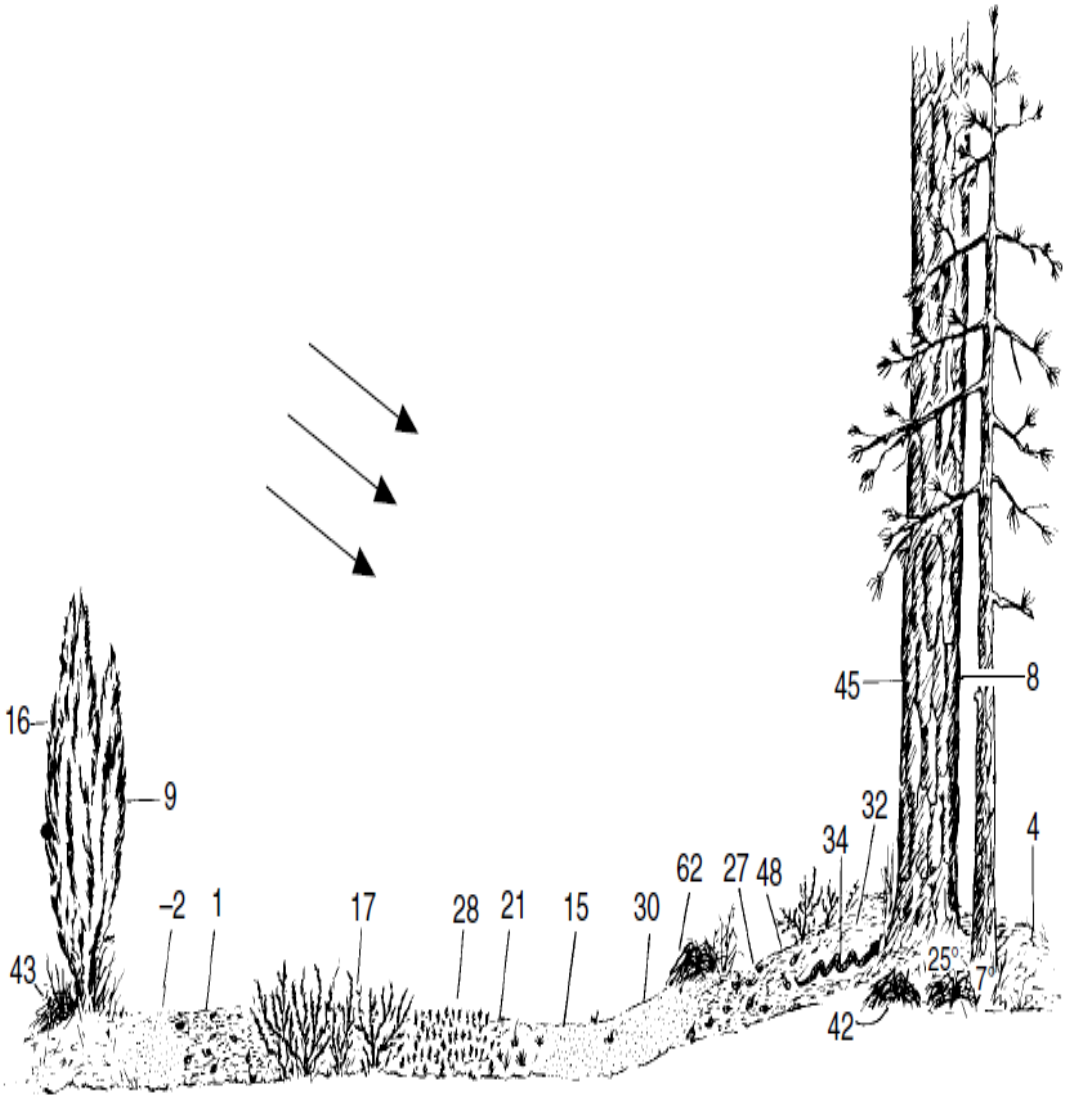
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

بشكل عام وجد ان الحشرات تستهلك بحدود 10% من الكتلة الحيوية للنبات سنوياً في النظام البيئي الطبيعي [4، 21، 26] هذه النسبة قد تختلف بشكل كبير تبعاً لنوع الغطاء النباتي والوقت من السنة والموقع، فعلى سبيل المثال وجد ان ضغط الحشرات العاشبة يكون شديداً في الغابات الاستوائية الجافة حيث تصل كمتوسط الى 14% مقارنة بالغابات الموجودة في المنطقة المعتدلة حيث تستهلك العاشبات سنوياً 7% كمتوسط عام [19]. إن حساب الفقد الناتج في النباتات جراء تغذية الحشرات الماصة للعصارة عملية صعبة جداً ولكنها قدرت على انها تصل الى ما يقرب من 5% او أكثر من صافي الإنتاج الرئيس للنبات. وعلى الرغم من ان الحشرات المتغذية على عصارة اللحاء تميل الى ان تكون أصغر حجماً ويبدو انها تستهلك أكثر من كل غرام من وزن جسمها مقارنة بالحشرات القارضة او الماضغة، وكنتيجة لذلك فإن المتغذيات على اللحاء تعمل على ازالة كميات أكبر من الكتلة الحيوية مقارنة بتلك التي تستهلكها الحشرات القارضة [19] وبذلك يمكن القول ان الفقد في الكتلة الحيوية بسبب ماصات العصارة أكثر من الفقد او الخسارة الذي تسببه الحشرات القارضة خاصة في الغابات متساقطة الاوراق [101].

إن قياس شدة تأثير العاشبات في الغطاء النباتي هو عملية صعبة [19، 101] ان تقديرات الفقد بسبب تغذية العاشبات يختلف عن طرائق التقدير الأخرى بحدود 2–5 أضعاف، لذلك فإن الأشكال المتحصل عليها للعلاقة بين العاشبات والنبات يصعب مقارنتها مع بعض في العديد من الحالات وذلك لان بعض الأمثلة لمستويات الضرر في نوع نباتي واحد لا يمكن مقارنتها مع مستويات الضرر الحاصلة على مجموعة أنواع نباتية مختلفة [19، 88، 101].

في دراسة تم حماية نوعين من أشجار اليوكالبتوس باستخدام مبيدات الحشرات من مهاجمة نوعين من البَق التابع لعائلة Coreidae وهي من ماصات العصارة وبعد مرور 12 شهراً من بدء الدراسة حدثت زيادة في طول النوعين بلغت 85 و39% على التوالي مقارنة بنوعي اليوكالبتوس غير المحمية [5].

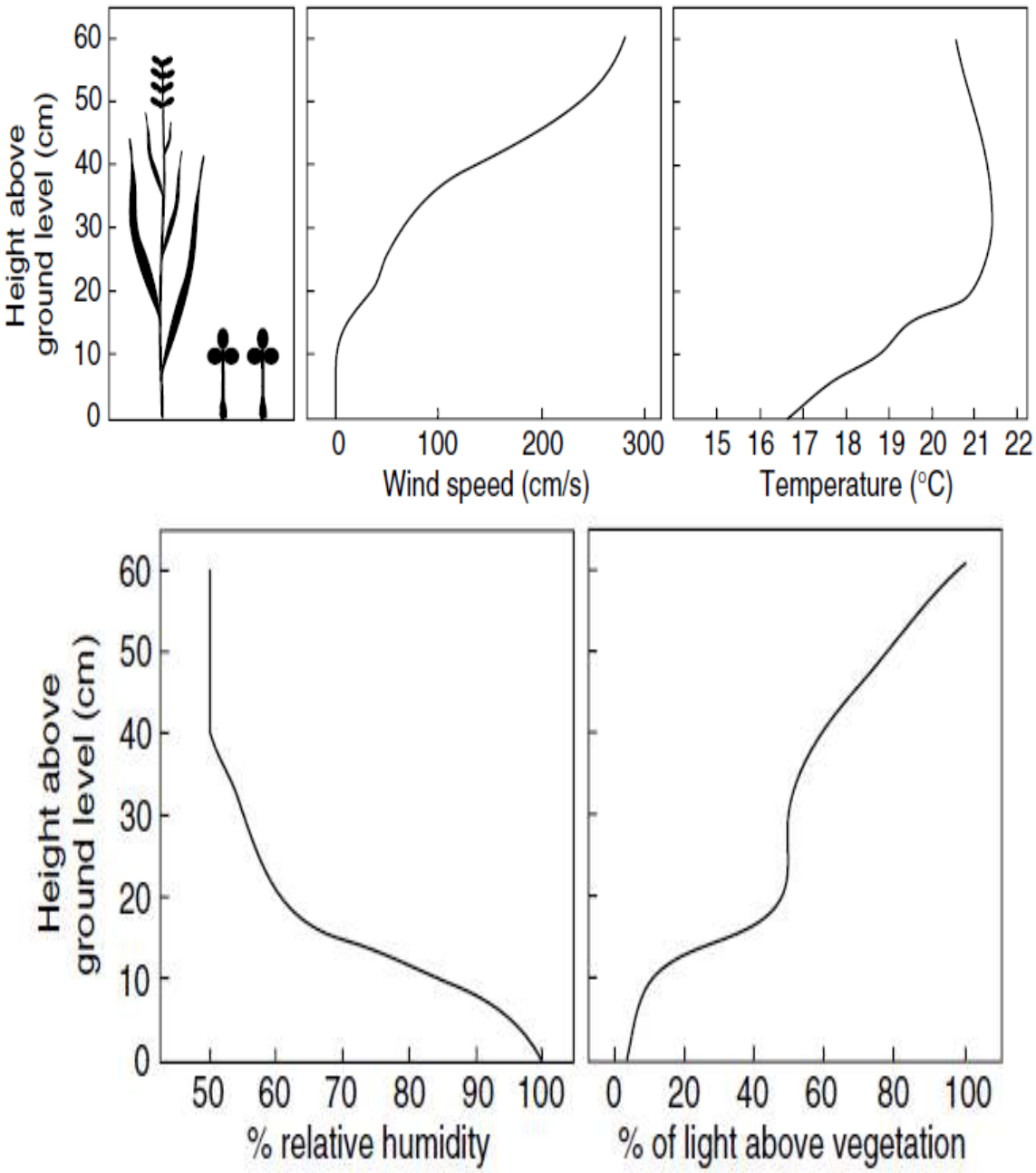
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل (2-16): تباين المناخ الدقيق Microclimate وعلاقته بموقع الشمس ونوع الغطاء النباتي، حرارة السطح في يوم صحو (هولندا 3 اذار 1976 عصراً). درجة حرارة الهواء عند ارتفاع 1م كانت 11.8مْ. الأرض لازالت متجمدة في ظل شجيرات العرعر فيما كانت درجة حرارة السطح على بعد بضعة أمتار الى اليمين أكثر من 62مْ الأسهم تشير الى اتجاه أشعة الشمس (عن Stoutjesdik وBarkman، 1992) (112).

فيما تعاني أشجار اليوكالبتوس الاسترالية من مستويات الضرر الحشرية المزمنة تصل الى 10–50 % من إنتاج المجموع الخضري للأشجار [23]. أشجار النيم (*Azedirachta indica*) والعرعر (*Juniperus* sp.) وأشجار الـ *Rododendron* spp يصعب رؤية أضرار الحشرات عليها. (الشكل 2–18).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

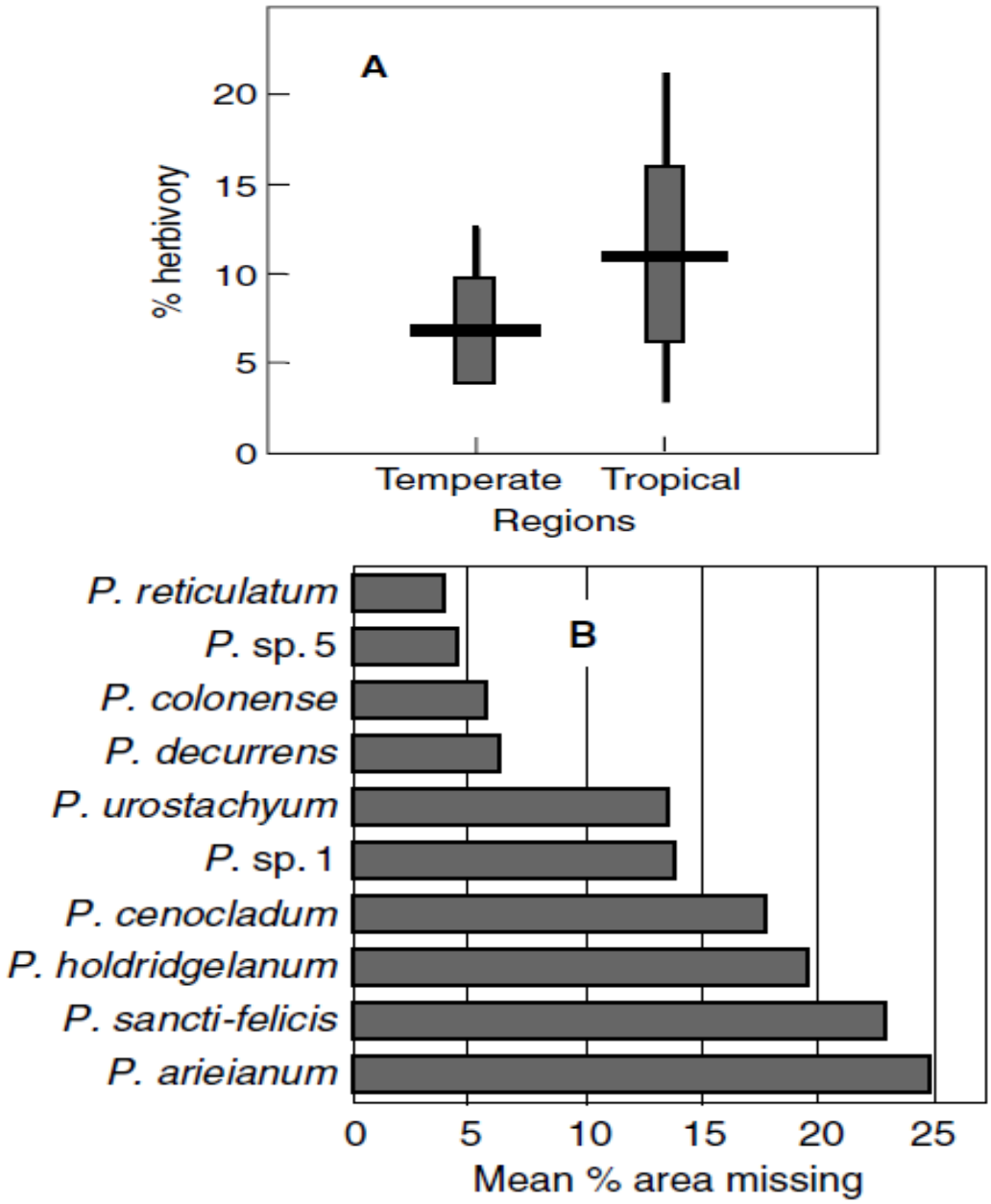


الشكل (2-17): تباين المناخ الدقيق في منطقة الحشائش (عن Cux واخرون،1973) (23).

إن حساب الخسارة او الفقد في أشجار الغابات خلال الموسم، تظهر وجود خسارة ذات أهمية، ففي الولايات المتحدة وكندا تم حساب الخسارة على اساس ما سبق ووجد انها بلغت 14 و23% على التوالي [48]، إضافة لما سبق فإن خسائر وأضرار أكبر قد تحدث احياناً في الغابات، مثال ذلك تساقط أوراق وموت غابات البتولا Birch في الدول الاسكندنافيه بسبب إصابتها بأنواع العث التابع للجنس *Oporinia*

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

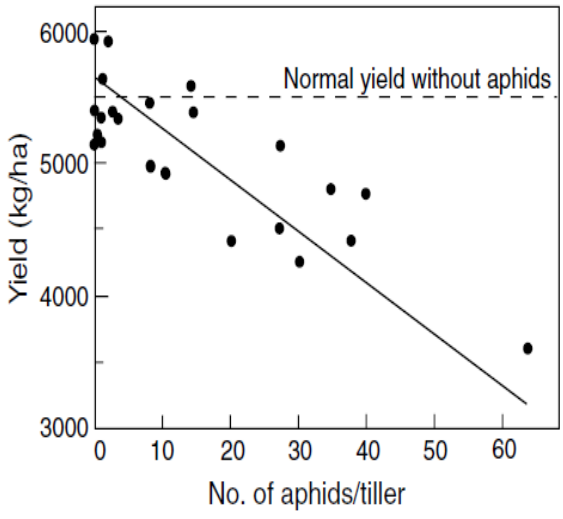
والجنس *Operophtera* (115). مما سبق يتضح ان افات الغابات الحشرية ذات اهمية كبيرة على مستوى العالم وان الخسائر التي تسببها للغابات تبقى كبيرة وذلك لمحدودية استخدام المبيدات في الغابات الى ان من الممتع هنا ان نشير الى ان اضرار الحشرات تكون من تلك الموجودة في الغابات الطبيعية [83].



الشكل (2-18): نسب العاشبات في الغابات الموجودة في مناطق مناخية مختلفة ولأنواع مختلفة من الأعشاب التابعة للجنس *Piper* (A) المساحات الورقية المأكولة موسمياً في غابات عريضة الأوراق في المناطق المعتدلة والاستوائية (عن Coly وAide، 1991) (18) (B) متوسط نسبة المساحة المفقودة من 50 ورقة لكل نوع من انواع الـ*Piper* (عن Marquis، 1991) (75).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

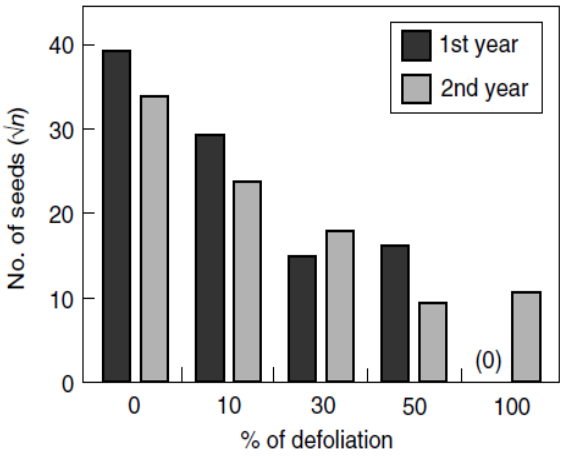
إن السؤال الذي يطرح نفسه هنا هو اننا إذا اعتمدنا ان الحشرات تحدث خسارة بمتوسط 10% في النظام البيئي الطبيعي للغابات فما هو تأثير هذه النسبة في درجة حيوية النباتات كون نسبة 10% تمثل فقدان في الطاقة؟ إن الإجابة على هذا السؤال يمكن ايضاحها من خلال المثال الاتي: حيث تم تقدير صافي عمليات التمثيل الحيوي خلال المواسم المخصصة لتكاثر النبات تتراوح بين 1–15% في النباتات العشبية المعمرة، فيما تتراوح هذه النسبة بين 15–30 % في النباتات العشبية الحولية [49] مما سبق وكتقدير عام فإن نسبة الـ 10% تعطي نسبة جيدة من الطاقة المخصصة للتكاثر [77]. في دراسة على أشجار البلوط لتوضيح ما سبق أظهرت ان الإصابة المتوسطة لأشجار البلوط بالحشرات ادت الى خفض انتاجية الأشجار من البذور بشكل واضح، إلا ان نمو الاشجار لم يتأثر [25]. عند وجود الحشرات الماصة بأعداد كافية على النبات قد تؤثر على انتاجية النبات من البذور بشكل سلبي (الشكل 2–19) إذ وجد أن إصابة المنْ لنبات زهرة الشيخة Groundsel (*Senecio sylvaticus*) ادى الى خفض انتاجية البذور بنسبة 50% مقارنة بالنباتات الخالية من المنْ [32]. إن نمو الاشجار هو الأخر قد يتأثر بشكل واضح عند مهاجمتها من قبل الحشرات الماصة، مثل الحشرات القشرية حيث لوحظ ان حماية أشجار الصنوبر من الإصابة بالحشرة القشرية *Maisucoccus acalyptus* التي تهاجم اشجار الصنوبر *Pinus edulis* بشكل مزمن ازداد نمو الأشجار بنسبة 25–35% [119].



الشكل (2-19): العلاقة بين انتاج الحنطة واعداد منْ الحنطة *Sitobion avenae* كل ساق (عن Vereijken، 1979) (123).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

في تجربة أخرى لدراسة تأثير الإصابة الحشرية على إنتاج البذور تم ازالة 30% من أوراق نبات *Piper arieianum* الذي يصاب عادة بعدة انواع من السوس Weevil مما أدى الى خفض إنتاجها من البذور بشكل واضح (الشكل 2-20).



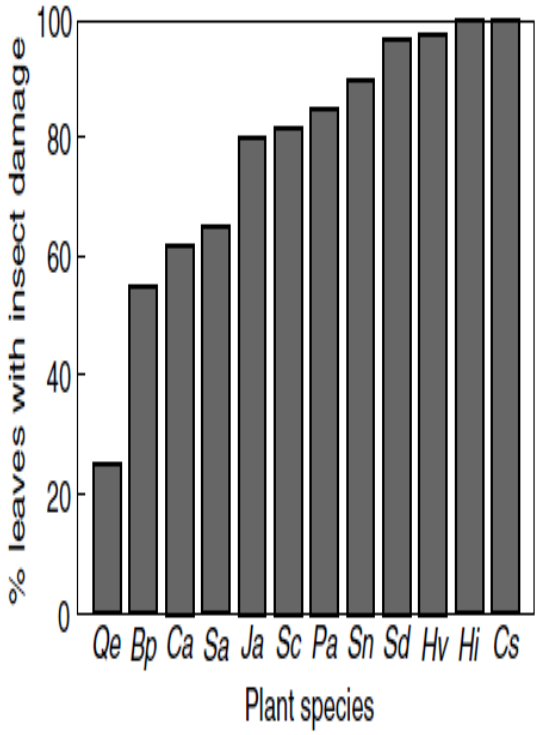
الشكل (2-20): تأثير إزالة الأوراق على إنتاج البذور في نبات الـ *Piper arieinum* عند ازالة 30% او أكثر من المساحة الورقية للنبات، حيث أدى الى اختزال عدد البذور الناتجة (عن Marquis، 1984) (74).

إن ما سبق يجب ان لا ينسينا ان بعض الجروح الصغيرة على النبات قد يكون تأثيره أكبر على النبات من ازالة جميع أوراق النبات وان نسبة التركيب الضوئي قد تختزل بشكل كبير في الأنسجة غير المتضررة للورقة المتضررة [132]. وذلك لان التأثيرات الفسلجية للجروح قد تنتقل جهازياً الى اجزاء النبات الاخرى (انظر الفصل الرابع) وعليه فإن وجود عدد من الأماكن المجروحة على النبات هي أكثر اهمية من مجموع المساحة المتضررة، ففي دراسة وجد ان هناك 12 نوع نباتي تحوي اوراقها بعض علامات الإصابة الحشرية، وقد أظهرت الدراسة ان 87% من الأوراق كانت متأثرة لدرجة ما (الشكل 2-21) هذا الشكل يختلف كثيراً عن نسبة الضرر المهملة والمعتمدة بـ 10% [26].

يتضح مما سبق ان شدة الإصابة الحشرية تتباين بشكل كبير بين المجتمعات النباتية والانواع النباتية، وان معرفتنا المحدودة في هذا المجال تمنعنا من الخروج بخلاصة عامة عن ذلك. إن الحشرات غالباً ما تسبب أضرار أكبر في البيئة الزراعية منها في البيئة الطبيعية [88] وذلك بغض النظر عن الاستخدام الكثيف لمبيدات الحشرات في البيئة الزراعية. ففي الولايات المتحدة بلغت نسبة الخسارة في المحاصيل الزراعية

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

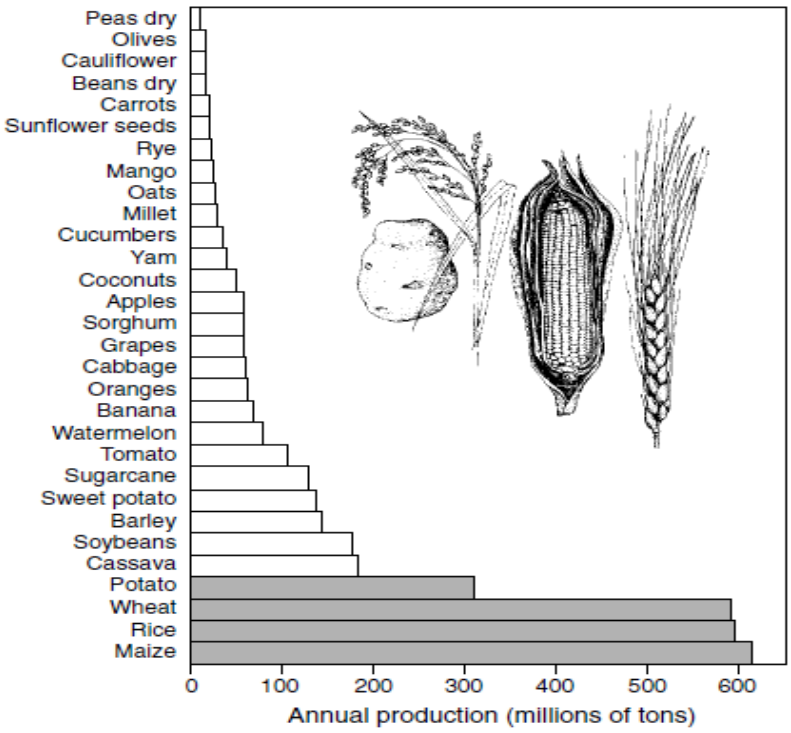
بسبب تغذية الحشرات 13% (الشكل 1-3) فيما بلغت هذه النسبة 15% على مستوى العالم او أكثر.



الشكل (2-21): نسبة الأوراق المتضررة بالحشرات في 12 نوع نباتي من ذات الفلقتين (عن Damman، 1993).

أن ظاهرة التخصص على العائل التي سبق شرحها تلعب دوراً في تحديد عدد الأنواع الآفات، ففي الولايات المتحدة الأمريكية هناك ما يقرب من 1000 نوع حشري يهاجم المحاصيل الزراعية وعلى مستوى العالم يصل عدد هذه الأنواع الى 9000 نوع وذلك بالرغم من ان اقل من 5% من تلك الانواع تعد افات خطيرة [89]. ان الزراعة على مستوى العالم تعتمد على مجموعة صغيرة من الانواع النباتية من مجموع الانواع النباتية الموجودة على الارض، حيث تضم اربعة محاصيل رئيسه و26 نوع اخر تشكل 95% من غذاء البشر (الشكل 2-22) [98]، الا ان هذه المحاصيل تغطي مساحات واسعة من الارض، وهذا يعني توفر كميات هائلة من الغذاء للحشرات، كذلك فإن معظم انواع الآفات الحشرية هي انواع متخصصة وان 75% من حشرات حرشفية الاجنحة الموجودة في المناطق المعتدلة و80% من تلك الموجودة في المناطق الاستوائية هي انواع متخصصة احادية او قليلة العوائل الغذائية [3].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل (2-22): إنتاج المحاصيل الغذائية الثلاثين، وان أكثر من 50% من غذاء يتم الحصول عليه من اربعة محاصيل هي الذرة والرز والحنطة والبطاطا (عن FAO، 2001).

تعويض ضرر العاشبات

Compensation for herbivore damage

بعض النباتات فقط قد تتمكن من الهروب من ضرر الحشرات، الا ان النباتات بشكل عام تكون مجهزة بالعديد من الاليات التي تمكنها من خفض التأثيرات الضارة التي قد تسببها العاشبات للنبات، كذلك فإن للعديد من النباتات القدرة على التجدد Regenration طالما بقيت الحشرات بعيدة عن مهاجمة الأنسجة المرستيمية والقمم النامية للنبات. تختلف النباتات من الناحية المظهرية والنمو عن الحيوانات ومن الناحية التركيبية يلاحظ ان النبات يتكون من وحدات متعددة الخلايا متكررة فكل وحدة لها نسيجها المرستيمي الخاص بها وعليه فإنه ليس لأي وحدة من الوحدات المكونة للنبات تأثير مميت للنبات ككل. هذه الخاصية تلعب دوراً مهماً في خفض الأضرار السلبية التي تسببها العاشبات وتتيح للنبات الفرصة لتعويض الأنسجة التي فقدها. وبالمقابل فإن الحشرات تكون غير قادرة على الاستمرار بالحياة عندما تفقد أحد أجزاء

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

جسمها. ان عملية استعادة النبات المصاب لنشاطه لتعويض الأنسجة التي فقدها بفعل تغذية العاشبات ترجع في معظم الأحيان الى وجود الأنسجة المرستيمية الساكنة وقدرة النبات على إعادة توجيه نواتج عملية التركيب الغذائي لإعادة بناء أنسجته [51] وعند توفر الظروف المناسبة ومصادر الغذاء الجيدة فإن النبات قادر على تعويض ما فقده وأكثر من ذلك في بعض الأحيان نتيجة تغذية الحشرات العاشبة او العاشبات الاخرى. إن فائض التعويض (Overcompensation) يمكن تعريفه بأنه انتاج كمية من الكتلة الحيوية Biomass من قبل النبات المتضرر تزيد عن الكتلة الحيوية التي فقدها نتيجة تغذية العاشبات [6] إن فائض التعويض يفسر لنا سبب حدوث زيادة في إنتاج النبات عند مستويات معينة من الإصابة بالحشرات بنباتات المقارنة غير المصابة بالحشرات.

إن عوامل تقف وراء قدرة النبات على التعويض الكامل او فائض التعويض هي:-

- الصفات التشريحية للنبات
- وجود خزين من الأنسجة المرستيمية
- تكامل الاوعية الناقلة بين اجزاء النبات المختلفة
- توفر الماء والعناصر الغذائية والضوء

هذه العوامل تساهم بشكل كبير في تحديد قدرة النبات على تعويض ما فقده من أنسجة [29، 126]. إن المعرفة الحالية في مجال التعويض لا تمكننا من عمل تعميمات حول الاهمية البيئية والزراعية في مجال التعويض وذلك بالرغم من الدراسات الكثيرة التي اجريت في مجال التعويض الفائض على المستوى المختبري على المحاصيل الزراعية [92] وفي تحليل حديث لـ 81 دراسة منشورة حول نمو النبات بعد تغذية العاشبات أظهرت حدوث تعويض كامل او تعويض فائض في 35% من الحالات التي تم تحليلها، وقد لوحظ وجود اختلاف في التعويض ما بين نباتات ذات الفلقة والفلقتين تحت الظروف المثالية [52] حيث وجد ان نباتات ذات الفلقة الواحدة نمت اكثر بعد تغذية الحشرات العاشبة عند توفر مستوى عالي من الظروف المناسبة للنمو، فيما نمت النباتات ذات الفلقتين بشكل افضل مع توفر الظروف المناسبة ولكن بمستوى

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

متدني وربما يرجع هذا الى التباين الى الاختلاف في مواقع الانسجة المرستيمية في المجموعتين [53].

الخلاصـات Conclusions

إن النقطة الرئيسة في هذا الفصل كانت حول درجة التخصص الغذائي العالي لدى الحشرات والنبات والتي ستكون موضع بقية فصول الكتاب الحالي.

إن أحد الأسئلة المركزية في هذا الموضوع يرتبط بالملاحظة القائلة إن الحشرات العاشبة تسبب عادة أضرار قليلة نسبياً للنبات في النظام البيئي الطبيعي بغض النظر عن عدد أنواعها وقدرتها التكاثرية، وفي نفس الوقت فإن الحشرات نباتية التغذية تشكل قوة انتخابية كبيرة في عملية نشوء التراكيب النباتية ووظائفها [73].

أخيراً فإن من الواضح ان النباتات بشكل عام قد تم حمايتها بشكل جيد من مهاجمة الحشرات وان تقليد اليات الحماية الطبيعية للنبات قد تؤدي الى تطوير الطرائق التي تقلل من اضرار الحشرات على المحاصيل الزراعية.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

References المصادر

1. Abrahamson, W.G., Melika, G., Scrafford, R., and Csoka, G. (1998). Gall-inducing insects provide insights into plant systematic relationships. American Journal of Botany, 85, 1159–65.
2. A ˚ hman, I. (1985). Larval feeding period and growth of *Dasineura brassicae* (Diptera) on Brassica host plants. Oikos, 44, 191–4.
3. Barbosa, P. (1993). Lepidopteran foraging on plants in agroecosystems: constraints and consequences. In Caterpillars. Ecological and evolutionary constraints on foraging (ed. E. Stamp and T.M. Casey), pp. 523–66. Chapman & Hall, New York.
4. Barbosa, P. and Schultz, J.C. (1987). Insect outbreaks. Academic Press, San Diego.
5. Bashford, R. (1992). Observations on the life history of two sap-feeding coreid bugs and their impact on growth of plantation eucalypts. Tasforests, 4, 87–93.
6. Belsky, A.J. (1986). Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. American Naturalist, 127, 870–92.
7. Bernays, E.A. (2001). Neural limitations in phytophagous insects: implications for diet breadth and evolution of host affiliation. Annual Review of Entomology, 46, 703–27.
8. Bernays, E.A. and Chapman, R.F. (1978). Plant chemistry and acridoid feeding behaviour. In Biochemical aspects of plant-animal coevolution (ed. J. Harborne), pp. 99–141. Academic Press, New York.
9. Bernays, E.A. and Graham, M. (1988). On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. Ecology, 69, 886–92.
10. Blossey, B. and Hunt-Joshi, T.R. (2003). Belowground herbivory by insects: Influence on plants and aboveground herbivores. Annual Review of Entomology, 48, 521–47.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

11. Bracken, G.K. (1984). Within plant preferences of larvae of Mamestra configurata (Lepidoptera: Noctuidae) feeding on oilseed rape. Canadian Entomologist, 116, 45–9.
12. Bra¨ndle, M. and Brandl, R. (2001). Species richness of insect and mites on trees: expanding Southwood. Journal of Animal Ecology, 70, 491–504.
13. Byrne, D.N. and Bellows, T.S. (1991). Whitefly biology. Annual Review of Entomology, 36, 431–57.
14. Cates, R.G. (1980). Feeding patterns of monophagous, oligophagous, and polyphagous insect herbivores: the effect of resource abundance and plant chemistry. Oecologia, 46, 22–31.
15. Chapman, R.F. (1990). Food selection. In Biology of grasshoppers (ed. R.F. Chapman and A. Joern), pp. 39–72. Wiley, New York.
16. Chapman, R.F. and Sword, G.A. (1997). Polyphagy in the Acridomorpha. In The bionomics of grasshoppers, katydids and their kin (ed. S.K. Gangwere, M.C. Muralirangan, and M. Muralirangan), pp. 183–95. CAB International, Wallingford.
17. Cock, M.J.W. (1986). *Bemisia tabaci*, a literature survey on cotton whitefly with an annotated bibliography. C.A.B. Institute of Biological Control, Ascot.
18. Coley, P.D. and Aide, T.M. (1991). Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. In Plant–animal interactions. Evolutionary ecology in tropical and temperate regions (ed. P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes, and W.W. Benson), pp. 25–49. Wiley, New York.
19. Coley, P.D. and Barone, J.A. (1996). Herbivory and plant defenses in tropical forests. Annual Review of Ecology and Systematics, 27, 305–35.
20. Cooper-Driver, G.A.N. (1978). Insect–fern associations. Entomologia Experimentalis et Applicata, 24, 110–16.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

21. Coupe, M.D. and Cahill, J.F. (2003). Effects of insects on primary production in temperate herbaceous communities: a meta-analysis. Ecological Entomology, 28, 511–21.
22. Courtney, S.P., Kibota, T.T., and Singleton, T.A. (1990). Ecology of mushroom-feeding Drosophilidae. Advances in Ecological Research, 20, 225–74.
23. Cox, C.B., Healy, I.N., and Moore, P.D. (1973). Biogeography, an ecological and evolutionary approach. Blackwell, Oxford.
24. Craig, T.P. and Ohgushi, T. (2002). Preference and performance are correlated in the spittlebug Aphrophora pectoralis on four species of willow. Ecological Entomology, 27, 529–40.
25. Crawley, M.J. (1985). Reduction of oak fecundity by low-density herbivore population. Nature, 314, 163–4.
26. Damman, H. (1993). Patterns of interaction among herbivore species. In Caterpillars. Ecological and evolutionary constraints on foraging, (ed. N.E. Stamp and T.M. Casey), pp. 131–69. Chapman & Hall, New York.
27. Davis, B.N.K. (1983). Insects on nettles. Cambridge University Press, Cambridge.
28. DeClerck, R.A. and Shorthouse, J.D. (1985). Tissue preference and damage by *Fenusa pusilla* and *Mesa nana* (Hymenoptera: Tenthredinidae), leaf mining sawflies on white birch (Betula papyrifera). Canadian Entomologist, 117, 351–62.
29. Delaney, K.J. and Macedo, T.B. (2001). The impact of herbivory on plants: yield, fitness, and population dynamics. In Biotic stress and yield loss, (ed. R.K.D. Peterson and L.G. Higley), pp. 135–60. CRC Press, Boca Raton.
30. Eastop, V. (1979). Sternorrhyncha as angiosperm taxonomists. Symbolae Botanicae Upsaliensis, 22, 120–34.
31. English-Loeb, G.M., Brody, A.K., and Karban, R. (1993). Host-plant-mediated interactions between a generalist

folivore and its tachinid parasitoid. Journal of Animal Ecology, 62, 465–71.
32. Ernst, W.H.O. (1987). Impact of the aphid *Aulocorthum solani* Kltb, on growth and reproduction of winter and summer annual life forms of Senecio sylvaticus L. Acta Oecologica, 8, 537–47.
33. *Fabre*, J.H. (1886). Souvenirs
34. Ferro, D.N., Chapman, R.B., and Penman, D.R. (1979). Observations on insect microclimate and insect pest management. Environmental Entomology, 8, 1000–3.
35. Fiedler, K. (1996). Host-plant relationships of lycaenid butterflies: large-scale patterns, interactions with plant chemistry, and mutualism with ants. Entomologia Experimentalis et Applicata, 80, 259–67.
36. Fitter, A.H. and Hay, R.K.M. (1987). Environmental physiology of plants (2nd edn). Academic Press, London.
37. Floate, K.D. and Whitham, T.G. (1995). Insects as traits in plant systematics: their use in discriminating between hybrid cottonwoods. Canadian Journal of Botany, 73, 1–13.
38. Foss, L.K. and Rieske, L.K. (2003). Species-specific differences in oak foliage affect preference and performance of gypsy moth caterpillars. Entomologia Experimentalis et Applicata, 108, 87–93.
39. Foster, S.P. and Howard, A.J. (1999). Adult female and neonate larval plant preferences of the generalist herbivore, Epiphyas postvittana. Entomologia Experimentalis et Applicata, 92, 53–62.
40. Frost, S.W. (1942). General entomology. Mc-Graw Hill, New York.
41. Futuyma, D.J. (1976). Food plant specialization and environmental predictability in Lepidoptera. American Naturalist, 110, 285–92.
42. Gall, L.F. (1987). Leaflet position influences caterpillar feeding and development. Oikos, 49, 172–6.
43. Geiger, R. (1965). The climate near the ground. Harvard University Press, Cambridge, MA.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

44. Go¨ rnitz, K. (1954). Frassauslo¨sende Stoffe fu¨ r polyphag an Holzgewa¨chsen fressende Raupen. Verhandlungen der Deutschen Gesellschaft fu¨ r Angewandte Entomologie, 13, 38–47.
45. Gratton, C. and Welter, S.C. (1998). Oviposition preference and larval performance of *Liriomyza helianthi* (Diptera: Agromyzidae) on normal and novel host plants. Environmental Entomolology, 27, 926–35.
46. Grevillius, A.Y. (1905). Zur Kenntnis der Biologie des Goldafters *Euproctis chrysorrhoea* L. Botanisches Zentralblatt, Beiheft, 18, 222–322.
47. Hamilton, J.G. and Zalucki, M.P. (1993). Interactions between a specialist herbivore, *Crocidosema plebejana*, and its host plants Malva parviflora and cotton, Gossypium hirsutum: oviposition preference. Entomologia Experimentalis et Applicata, 66, 207–12.
48. Harausz, E. and Pimentel, D. (2002). North American forest losses due to insects and plant pathogens. In Encyclopedia of pest management (ed. D. Pimentel), pp. 539–41. Dekker, New York.
49. Harper, J.L. (1977). Population biology of plants. Academic Press, London.
50. Harris, M.O., Sandanayaka, M., and Griffin, W. (2001). Oviposition preferences of the Hessian fly and their consequences for the survival and reproductive potential of offspring. Ecological Entomology, 26, 473–86.
51. Haukioja, E. (1991). The influence of grazing on the evolution, morphology and physiology of plants as modular organisms. Philosophical Transections of the Royal Society, B333, 241–7.
52. Hawkes, C.V. and Sullivan, J.J. (2001). The impact of herbivory on plants in different resource conditions: a meta-analysis. Ecology, 82, 2045–58.
53. Hebert, P.D.N., Penton, E.H., Burns, J.M., Janzen, D.H., and Hallwachs, W. (2004). Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

butterfly *Astraptes fulgerator*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 101, 14812–17.
54. Hendrix, S.D. (1980). An evolutionary and ecological perspective of the insect fauna of ferns. American Naturalist, 115, 171–96.
55. Hering, M. (1926). Biologie der Schmetterlinge. Springer, Berlin.
56. Hille Ris Lambers, D. (1979). Aphids as botanists? Symbolae Botanicae Upsaliensis, 22, 114–19.
57. Howard, J.J., Raubenheimer, D., and Bernays, E.A. (1994). Population and individual polyphagy in the grasshopper *Taeniopoda eques* during natural foraging. Entomologia Experimentalis et Applicata, 71, 167–76.
58. Imhoff, M.L., Bounoua, L., Ricketts, T., Loucks, C., Harriss, R., and Lawrence, W.T. (2004). Global patterns in human consumption of net primary production. Nature, 429, 870–3.
59. Janz, N. (2002). Evolutionary ecology of oviposition strategies. In Chemoecology of insect eggs and egg deposition (ed. M. Hilker and T. Meiners), pp. 349–76. Blackwell, Berlin.
60. Karban, R. and Agrawal, A.A. (2002). Herbivore offense. Annual Review of Ecology and Systematics, 33, 641–64.
61. Kato, M. (2002). First record of herbivory on Lycopodiaceae (Lycopodiales) by a dipteran (Pallopteridae) leaf/stem-miner. Canadian Entomologist, 134, 699–701.
62. Kennedy, C.E.J. and Southwood, T.R.E. (1984). The number of species of insects associated with British trees, a reanalysis. Journal of Animal Ecology, 53, 455–78.
63. Kennedy, J.S. (1953). Host plant selection in Aphididae. Transactions of the 9th International Congress of Entomology (Amsterdam), 2, 106–13.
64. Klausnitzer, B. (1983). Bemerkungen u¨ ber die Ursachen und die Entstehung der Monophagie bei Insekten. Verhandlungen SIEEC X, Budapest, pp. 5–12.

65. Kogan, M. (1986). Plant defense strategies and hostplant resistance. In Ecological theory and integrated pest management practice (ed. M. Kogan), pp. 83–134. Wiley, New York.
66. Lawrey, J.D. (1987). Nutritional ecology of lichen/ moss arthropods. In Nutritional ecology of insects, mites, spiders and related invertebrates (ed. F. Slansky and J.G. Rodriguez), pp. 209–33. John Wiley, New York.
67. Leather, S.R. and Awmack, C.S. (2002). Does variation in offspring size reflect strength of preference performance index in herbivorous insects? Oikos, 96, 192–5.
68. Liebhold, A.M., Gottschalk, K.W., Muzika, R.M., Montgomery, M.E., Young, R., O'Day, K. et al. (1995). Suitability of North American tree species to gypsy moth: a summary of field and laboratory tests. General Technical Report NE-211.USDAForest Service,Randor, PA.
69. Lill, J.T., Marquis, R.J., and Ricklefs, R.E. (2002). Host plants influence parasitism of forest caterpillars. Nature, 417, 170–3.
70. Lindstro¨m, J., Kaila, L., and Niemela¨, P. (1994). Polyphagy and adult body size in geometrid moths. Oecologia, 78, 130–2.
71. Lowman, M.D. and Heatwole, H. (1992). Spatial and temporal variability in defoliation of Australian eucalypts. Ecology, 73, 129–42.
72. Maron, J.L. (2001). Intraspecific competition and subterranean herbivory: individual and interactive effects on bush lupine. Oikos, 92, 178–86.
73. Maron, J.L. and Gardner, S.N. (2000). Consumer pressure, seed versus safe-site limitations, and plant population dynamics. Oecologia, 124, 260–9.
74. Marquis, R.J. (1984). Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. Science, 226, 537–9.
75. Marquis, R.J. (1991). Herbivore fauna of Piper (Piperaceae) in a Costa Rican wet forest, diversity, specificity, and impact. In Plant–animal interactions.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

Evolutionary ecology in tropical and temperate regions (ed. P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes, and W.W. Benson), pp. 179–99. Wiley, New York.
76. Mattson, W.J., Lawrence, R.K., Haack, R.A., Herms, D.A., and Charles, P.J. (1988). Defensive strategies of woody plants against different insectfeeding guilds in relation to plant ecological strategies and intimacy of association with insects. In Mechanisms of woody plant defenses against insects (ed. W.J. Mattson, J. Levieux, and C. Bernard-Dagan), pp. 3–38. Springer, Berlin.
77. Mooney, H.A. (1972). The carbon balance of plants. Annual Review of Ecology and Systematics, 3, 315–46.
78. Moskowitz, D.P. and Westphal, C. (2002). Notes on the larval diet of the painted lichen moth *Hypoprepia fucosa* Hu¨ bner (Arctiidae, Lithosiinae). Journal of the Lepidopterists' Society, 56, 289–90.
79. Mulatu, B., Applebaum, S.W., and Coll, M. (2004). A recently acquired host plant provides an oligophagous insect herbivore with enemy-free space. Oikos, 107, 231–8.
80. Niemela¨ , P., Hanhima¨ki, S., and Mannila, R. (1981). The relationship of adult size in noctuid moths (Lepidoptera, Noctuidae) to breadth of diet and growth form of host plant. Annales Entomologici Fennici, 47, 17–20.
81. Niinemets, U¨ , Loreto, F., and Reichstein, M. (2004). Physiological and physicochemical controls on foliar volatile organic compound emissions. Trends in Plant Science, 9, 180–6.
82. Novotny, V., Basset, Y., Miller, S.E., Weiblen, G.D., Bremer, B., Cizek, L., et al. (2002). Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. Nature, 416, 841–4.
83. Nuckols, M.S. and Connor, E.F. (1995). Do trees in urban or ornamental plantings receive more damage by insects than trees in natural forests? Ecological Entomology, 20, 253–60.
84. Nuorteva, P. (1952). Die Nahrungspflanzenwahl der Insekten im Lichte von Untersuchungen an Zikaden.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

Annales Academiae Scientiarum Fennicae. Ser. A, IV Biologica, 19, 1–90.
85. Ødegaard, F. (2000). How many species of arthropods? Erwin's estimate revised. Biological Journal of the Linnean Society, 71, 583–97.
86. Ohsaki, N. and Sato, Y. (1994). Food plant choice of Pieris butterflies as a trade-off between parasitoid avoidance and quality of plants. Ecology, 75, 59–68.
87. Pashley, D.P. (1986). Host-associated genetic differentiation in fall armyworm (Lepidoptera, Noctuidae), a sibling species complex? Annals of the Entomological Society of America, 79, 898–904.
88. Peterson, R.K.D. and Higley, L.G. (eds) (2001). Biotic stress and yield loss. CRC Press, Boca Raton, FL.
89. Pimentel, D. (1991). Diversification of biological control strategies in agriculture. Crop Protection, 10, 243–53.
90. Potter, D.A. and Held, D.W. (2002). Biology and management of the Japanese beetle. Annual Review of Entomology, 47, 175–205.
91. Price, P.W., Diniz, I.R., Morais, H.C., and Marques, E.S.A. (1995). The abundance of insect herbivore species in the tropics, the high local richness of rare species. Biotropica, 27, 468–78.
92. Prins, A.H. and Verkaar, H.J. (1992). Defoliation, do physiological and morphological responses lead to (over)compensation? In Pests and pathogens. Plant responses to foliar attack (ed. P.G. Ayres), pp. 13–31. Bios Scientific Publishers, Oxford.
93. Robinson, A.G. (1985). Macrosiphum (Sitobia) species on ferns (revised edn). Proceedings of the International Aphidology Symposium, Jablonna (1981), pp. 471–4. Ossolineum, Warsaw.
94. Ruehlmann, T.E., Matthews, R.W., and Matthews, J.R. (1988). Roles for structural and temporal shelterchanging by fern-feeding lepidopteran larvae. Oecologia, 75, 228–32.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

95. Retuerto, R., Fernandez-Lema, B., Roiloa, R., and Obeso, J.R. (2004). Increased photosynthetic performance in holly trees infested by scale insects. Functional Ecology, 18, 664–9.
96. Sattaur, O. (1989). The shrinking gene pool. New Scientist, 29 July 1989, 37–41.
97. Scheirs, J., Bruyn, L. de, and Verhagen, R. (2001). Nutritional benefits of the leaf-mining behaviour of two grass miners, a test of the selective feeding hypothesis. Ecological Entomology, 26, 509–16.
98. Schmitz, G. (1998). The phytophagous insect fauna of *Tanacetum vulgare L.* (Asteraceae) in Central Europe. Beitra¨ge zur Entomologie, 48, 219–35.
99. Schoonhoven, L.M. (1977). Feeding behaviour in phytophagous insects, on the complexity of the stimulus situation. Colloques Internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique, 265, 391–8.
100. Schoonhoven, L.M. (1991). Insects and host plants, 100 years of 'botanical instinct'. Symposia Biologica Hungarica, 39, 3–14.
101. Schowalter, T.D. (2000). Insect ecology, Chapter 12: Herbivory. Academic Press, San Diego.
102. Scriber, J.M. (1995). Overview of swallowtail butterflies, taxonomic and distributional latitude. In Swallowtail butterflies. Their ecology and evolutionary biology (ed. J.M. Scriber, Y. Tsubaki, and R.C. Lederhouse), pp. 3–8. Scientific Publications, Gainesville.
103. Singer, M.S. and Stireman, J.O. (2003). Does antiparasitoid defense explain host-plant selection by a polyphagous caterpillar? Oikos, 100, 554–62.
104. Singer, M.C., Ehrlich, P.R., and Gilbert, L.E. (1971). Butterfly feeding on lycopsid. Science, 172, 1341–2.
105. Singer, M.C., Ng, D., and Thomas, C.D. (1988). Heritability of oviposition preference and its relationship to offspring performance within a single insect population. Evolution, 42, 977–85.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

106. Singer, M.S., Rodrigues, D., Stireman, J.O., and Carrie`re, Y. (2004). Roles of food quality and enemy-free space in host use by a generalist insect herbivore. Ecology, 85, 2747–53.
107. Slansky, F. and Scriber, J.M. (1985). Food consumption and utilization. In Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology, Vol. 4 (ed. G.A. Kerkut and L.I. Gilbert), pp. 87–163. Pergamon, Oxford.
108. Smith, R.M., Young, M.R., and Marquiss, M. (2001). Bryophyte use by an insect herbivore. Does the crane-fly *Tipula montana* select food to maximize growth? Ecological Entomology, 26, 83–90.
109. Spencer, K.A. (1990). Host specialization in the world Agromyzidae (Diptera). Kluwer, Dordrecht.
110. Spencer, K.C., Hoffman, L.R., and Seigler, D.S. (1984). Host shift of *Ecpantheria defrorata* (Arctiidae) from an angiosperm to a liverwort. Journal of the Lepidopterists' Society, 38, 192–3.
111. Stork, N.E., Hammond, P.M., Russell, B.L., and Hadwen, W.L. (2001). The spatial distribution of beetles within the canopies of oak trees in Richmond Park, UK. Ecological Entomology, 26, 302–11.
112. Stoutjesdijk, P. and Barkman, J.J. (1992). Microclimate, vegetation, and fauna. Opulus, Knivsta.
113. Strong, D.R., Lawton, J.H., and Southwood, T.R.E. (1984). Insects on plants. Community patterns and mechanisms. Blackwell, Oxford.
114. Tempe`re, G. (1969). Un crite`re me´connu des syste´maticiens phane´rogamistes, l'instinct des insects phytophages. Botaniste, 50, 473–82.
115. Tenow, O. (1972). The outbreaks of *Oporinia autumnata* Bkh. and *Operophtera* spp (Lep., Geometridae) in the Scandinavian mountain chain and northern Finland 1862–1968. Zoologiska Bidrag fra˚n Uppsala, Suppl. 2, 1–107.
116. Thompson, J.N. (1994). The coevolutionary process. University of Chicago Press, Chicago.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

117. Thompson, V. (1994). Spittlebug indicators of nitrogen-fixing plants. Ecological Entomology, 19, 391–8.
118. Tindall, K.V. and Stout, M.J. (2001). Plant-mediated interactions between the rice water weevil and fall armyworm in rice. Entomologia Experimentalis et Applicata, 101, 9–17.
119. Trotter, R.T., Cobb, N.S., and Whitham, T.G. (2002). Herbivory, plant resistance, and climate in the tree ring record: interactions distort climatic reconstructions. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 99, 10197–202.
120. Uvarov, B. (1977). Grasshoppers and locusts, Vol. 2. Centre for Overseas Pest Research, London.
121. Van der Putten, W.H., Vet, L.E.M., Harvey, J.A., and Wa¨ckers, F.L. (2001). Linking above- and belowground multitrophic interactions of plants, herbivores, pathogens, and their antagonists. Trends in Ecology and Evolution, 16, 547–54.
122. Van Nouhuys, S., Singer, M.C., and Nieminen, M. (2003). Spatial and temporal patterns of caterpillar performance and the suitability of two host plant species. Ecological Entomology, 28, 193–202.
123. Vereijken, B.H. (1979). Feeding and multiplication of three cereal aphid species and their effect on yield of winter wheat. Verslagen Landbouwkundige Onderzoekingen 888, Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
124. Wa¨ckers, F.L. and Bezemer, T.M. (2003). Root herbivory induces an above-ground indirect defence. Ecology Letters, 6, 9–12.
125. Wheeler, A.G. (1975). Insect associates of *Ginkgo biloba*. Entomological News, 86, 37–44.
126. Whitham, T.G., Maschinski, J., Larson, K.C., and Paige, K.N. (1991). Plant responses to herbivory, the continuum from negative to positive and underlying physiological mechanisms. In Plant–animal interactions. Evolutionary

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

ecology in tropical and temperate regions (ed. P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes, and W.W. Benson), pp. 227–56. Wiley, New York.

127. Wiklund, C. (1975). The evolutionary relationship between adult oviposition preferences and larval host plant range in Papilio machaon L. Oecologia, 18, 186–97.
128. Williams, M.A.J. (1994). Plant galls, organisms, interactions, populations. Clarendon, Oxford.
129. Willmer, P. (1986). Microclimatic effects on insects at the plant surface. In Insects and the plant surface (ed. B. Juniper and T.R.E. Southwood), pp. 65–80. Arnold, London.
130. Wolfe, D.W. (2001). Tales from the underground. Perseus, Cambridge, MA.
131. Young, O.P. (1986). Host plants of the tarnished plant bug, *Lygus lineolaris* (Heteroptera, Miridae). Annals of the Entomological Society of America, 79, 747–62.
132. Zangerl, A.R., Hamilton, J.G., Miller, T.J., Crofts, A.R., Oxborough, K., Berenbaum, M.R., et al. (2002). Impact of folivory on photosynthesis is greater than the sum of its holes. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 99, 1088–91.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الفصل الثالث
تركيب النبات وصلابة الحماية من العـاشبات

تمهيد
أنظمة تغذية الحشرات
سطح الورقة
خشونة الورقة
التراكيب المشتركة في العلاقات التعايشية
أورام النبات
معمارية النبات
الخلاصات
المصادر

تمهيد

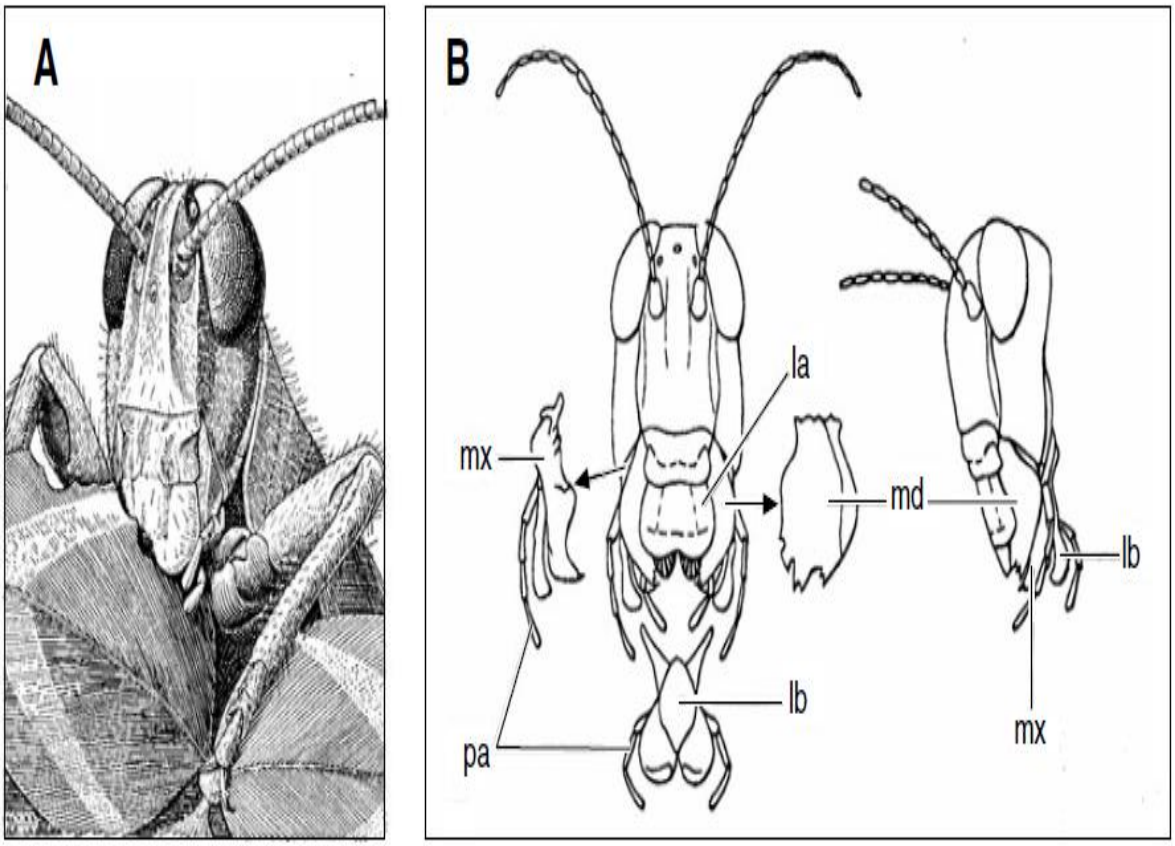
إن الفهم الواضح للعلاقات التي تصنعها الحشرات مع النباتات تتطلب المعرفة التفصيلية للتركيب النباتية والكيميائية التي تشترك في تحديد مقاومة وحساسية النبات لبعض الأنواع الحشرية. إن الفصل الحالي يتعامل مع الصفات المظهرية (الفيزيائية) التي تتداخل او تؤثر في عملية التغذية ووضع البيض، فيما سيكون مهمة الفصل الرابع بيان دور كيميائيات النبات المؤثرة في سلوك وفسلجة الحشرة. إن العوامل الفيزيائية يمكن ان تعمل كحواجز او عوامل إعاقة للحشرات، مثال ذلك خشونة الورقة، شكل سطح الورقة والشعيرات الغدية Trichomes او معمارية النبات، لذلك يمكن القول ان العوامل المظهرية والكيميائية يعملان سوياً في عملية الدفاع وحماية النبات من الحشرات العاشبة. لذلك فإن من المناسب هنا هو بيان اهمية حواجز النبات الفيزيائية في تغذية الحشرة وذلك من خلال الشرح المختصر لأنظمة التغذية الرئيسة او العامة كما تحدث في الحشرات العاشبة.

أنظمة تغذية الحشرة Insect feeding systems

إن سلوك التغذية في الحشرات يتضمن ثلاثة خطوات هي:- اختيار الغذاء – طريقة التغذية – نسبة التغذية. في هذه الفقرة سيتم شرح طريقة التغذية فيما سيتم تناول خطوة نسبة التغذية واختيار الغذاء بشكل تفصيلي في الفصل الخامس والسابع على التوالي. تستخدم الحشرات احدى الطريقتين في عملية التغذية فهي اما ان تقضم أجزاء النبات وتمضغها [17] او تقوم بثقب النسيج النباتي وامتصاص العصارة [92]. ان الحشرات ذات أجزاء الفم القارضة:- الماضغة تسمى بالفكيات Mandibulates وهي تمثل النمط العام لأجزاء الفم (الشكل 3-1) حيث تعمل الفكوك على قطع وسحق الغذاء وهي أي الفكوك تكون مزودة عادة بحافات مسننة لقطع الغذاء وسطح طاحن لسحق الطعام، وتحت الفك العلوي هناك الفك السفلي Maxillae وان كل فك سفلي يحمل الملامس الفكية المكونة من عدة عقل. هذه الملامس مزودة بحساسات او مستقبلات كيميائية، تعمل الفكوك السفلية على توجيه الغذاء لفتحة الفم، أما الشفة العليا

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

Labrum فتتشكل سقف تجويف ما قبل الفم، اما سطحها البطني فيسمى فوق البلعوم Epipharynx وفي الغالب تحتوي حاسة التذوق. اما الشفة السفلى Labium فإنها تكون أرضية تجويف ما قبل الفم وتحمل ايضاً زوج من الملامس تحمل العديد من المستقبلات الحركية او الميكانيكية Mechanoreceptors أما طريقة التغذية الثانية فتتم بواسطة أجزاء الفم الثاقبة الماصة Piercing – Sucking، هذه الطريقة موجودة في حشرات نصفية الأجنحة Hemiptera (Homotera + Heteroptera) ورتبة هدبية الأجنحة Thysanoptera وكاملات حرشفية الأجنحة [58]. إن أجزاء فم العث والفراشات الطويلة والماصة وبعض كاملات الذباب التي تتكون فقط من الفكوك السفلية التي تنطبق مع بعضها مكونة ما يعرف بالبوز Proboscis او الـ Rostrum.

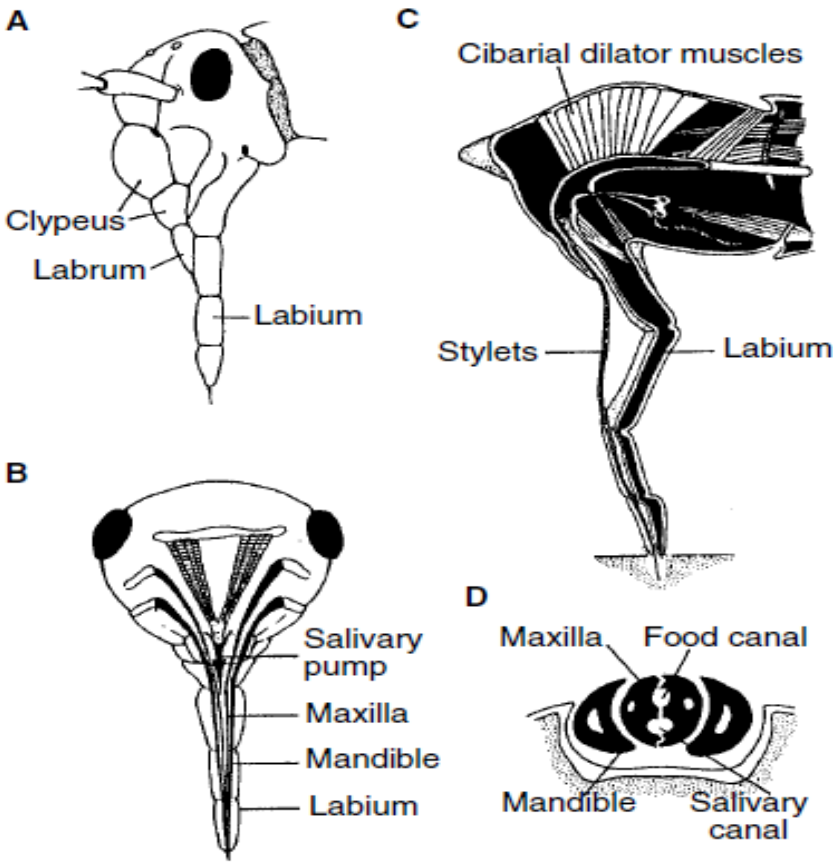


الشكل (3-1): اجزاء فم قارضة –ماضغة لنطاط حشائش يتغذى على البرسيم(A) منظر أمامي وجانبي لأجزاء فمه (B) Maxillae =Mx وMandible = Md وPalp = Pa وLabium = La (A) عن Frost، 1959(33) (B) عن H.H.Ross، 1948.

أما في الحشرات نصفية الأجنحة فإن الشفة السفلى تنمو بشكل جيد مكونة تركيب مميز، اما الفكوك العليا والسفلى فتتحور لتصبح بشكل رمح، اما ملامس الفك السفلي فتصبح اثرية، فيما تتحور الشفة السفلى الى ما يشبه المزاب يحيط كالغمد بالفكوك العليا والسفلى [86]. في المتغذيات النباتية من الـ Heteroptera يوجد في النهاية البعيدة لأجزاء الفم حساسات للتذوق، اما في حشرات المنْ فيحمل محل مجموعة من المستقبلات الميكانيكية [91]. ان الفكوك السفلية تنطبق عادة على بعضها مكونه انبوبة مزدوجة تبدو في مقطعها العرضي بشكل حرف 8. حيث تستخدم الانبوبة او القناة الظهرية او العلوية في سحب او امتصاص العصارة النباتية اما القناة السفلية فتستخدم لضخ اللعاب (الشكل 3-2). إن الرماح الشبيهة بالمخراز تعمل على ثقب كيوتكل النبات وجدر الخلايا حيث تبدأ الحشرة بتوجيه اجزاء الفم في اتجاهات مختلفة للبحث عن مكان التغذية المناسب. إن قناة الغذاء تفرغ محتوياتها في الجزء القريب من تجويف البلعوم، حيث تعمل عضلات البلعوم على توليد الية الامتصاص في البلعوم. إن التغذية على أنسجة اللحاء تتم بسهولة من خلال الضغط الهيدروستاتيكي العالي الموجود في الصفائح الغربالية لأنسجة اللحاء الذي يتراوح ما بين 0.1-1 Mpa (2-10 ضغط جوي) هذا الضغط العالي الموجود في انسجة اللحاء يسرع من عملية سريان العصارة النباتية والتي تم ملاحظتها عند تغذية المنْ حيث وصلت الى 1-2 مايكروليتر/ ساعة في المنْ *Tuberolagnus salignus* [56].

إن العديد من أنواع حشرات متشابهة الأجنحة قادرة على التغذية على بيئات صناعية ولكنها في هذه الحالة تفتقر الى ضغط العصارة النباتية الموجودة في انسجة اللحاء، وفي حالات أخرى قد تتغذى بعض انواع المنْ على الأوعية الخشبية حيث تمتاز هذه الأوعية بضغطها السالب العالي، لذلك فإن عملية امتصاص سوائل الأوعية الخشبية تتطلب توليد قوة امتصاص كافية للتغلب على الضغط السالب للأوعية الخشبية ان المضخة البلعومية لمثل هذه المجموعة من الحشرات تكون ذات عضلات قوية نامية بشكل جيد لتوفير قوة امتصاص تمكنها من التغذية على الأوعية الخشبية [56].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل (3-2): أجزاء فم حشرات نصفية الأجنحة. (A) منظر جانبي (B) منظر إمامي لرأس حشرة من نصفية الأجنحة (C) مقطع طولي لرأس وأجزاء فم حشرة من بق النبات أثناء التغذية (D) مقطع عرضي لحزمة رماح أجزاء الفم (عن Davies، 1988) (24).

إن الحشرات الماصة للعصارة تستهلك او تستخدم عدة انواع من سوائل النبات، إذ ان العديد من حشرات متشابهة الأجنحة والبسليد تمتص سوائل خلايا اللحاء بينما العديد من أنواع مختلفة الأجنحة وبعض متشابهة الأجنحة تتغذى على عصارة الخلايا البرانشيمية او الخشب، أما حشرات الثربس فإنها تمتلك ادوات وطريقة تغذية تعد فريدة من نوعها بين الحشرات [41] حيث تلتحم أجزاء الفم لتشكل ما يعرف بخرطوم الفم المكون من قاعدة انبوبية قصيرة تبرز منها أعضاء ثقب النسيج النباتي التي تتكون من زوج رماح الفكوك السفلية وفك علوي واحد. تعيش حشرات الثربس على السوائل التي يستخلصها من خلايا البشرة والبرنشيما. إن العديد من النباتات تزور العديد من الأنواع الحشرية ذات أجزاء الفم القارضة والماصة باحتياجاتها الغذائية، مثال ذلك وجد ان هناك 335 نوع من ذوات اجزاء الفم القارضة و88 نوع ثاقب ماص تتغذى على

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

نوعين من البلوط [54]. إن الطريقتي التغذية فوائد وسلبيات، حيث يلاحظ ان أجزاء الفم الثاقبة الماصة مرتبطة بالحشرات الصغيرة الحجم والتي تسبب أضرار ميكانيكية قليلة على أجزاء النبات مقارنة بالحشرات ذات اجزاء الفم القارضة، ولذلك فإن الحشرات الماصة تحافظ على مصادر غذائها بشكل جيد [68]. الا أن هذا لا يعني وجود سلبيات لأجزاء الفم الثاقبة الماصة والمتمثلة في تسببها بإحداث العديد من التشوهات وحالات التقزم للأجزاء الخضرية للنبات وان العديد من بق النبات من عائلة Pentatomidae قد تعمل على قتل الجزء النباتي بالكامل وذلك من خلال التغذية لمرة واحدة [30 و79]، كذلك مع بق البصاق او الرغوة Spittlebugs الذي يؤدي الى تغذيته عل النبات الى إلحاق ضرر كبير بالنبات العائل [62]، كذلك فإن الحشرات المتغذية على العصارة يمكنها تجنب الغذاء المغشوش بمركبات غريبة. إن عصارة اللحاء تحتوي عادة على نسبة منخفضة من الكيميائيات الحليلة Allelochemicals الموجودة مع العناصر الغذائية مقارنة بالأنسجة الاخرى [80] والأكثر من ذلك فإن المتغذيات على عصارة اللحاء تحصل على حماية اضافية من الكيميائيات الحليلة من خلال حقنها للإفرازات اللعابية في الطعام حيث يعمل اللعاب على ازالة سمية هذه المركبات قبل ابتلاعها [63]، اما الحشرات ذات اجزاء الفم القارضة فإنها لا تستطيع تجنب ابتلاع العصارة النباتية الموجودة في الانسجة التي تقوم بقضمها ومنها العديد من المواد السامة.

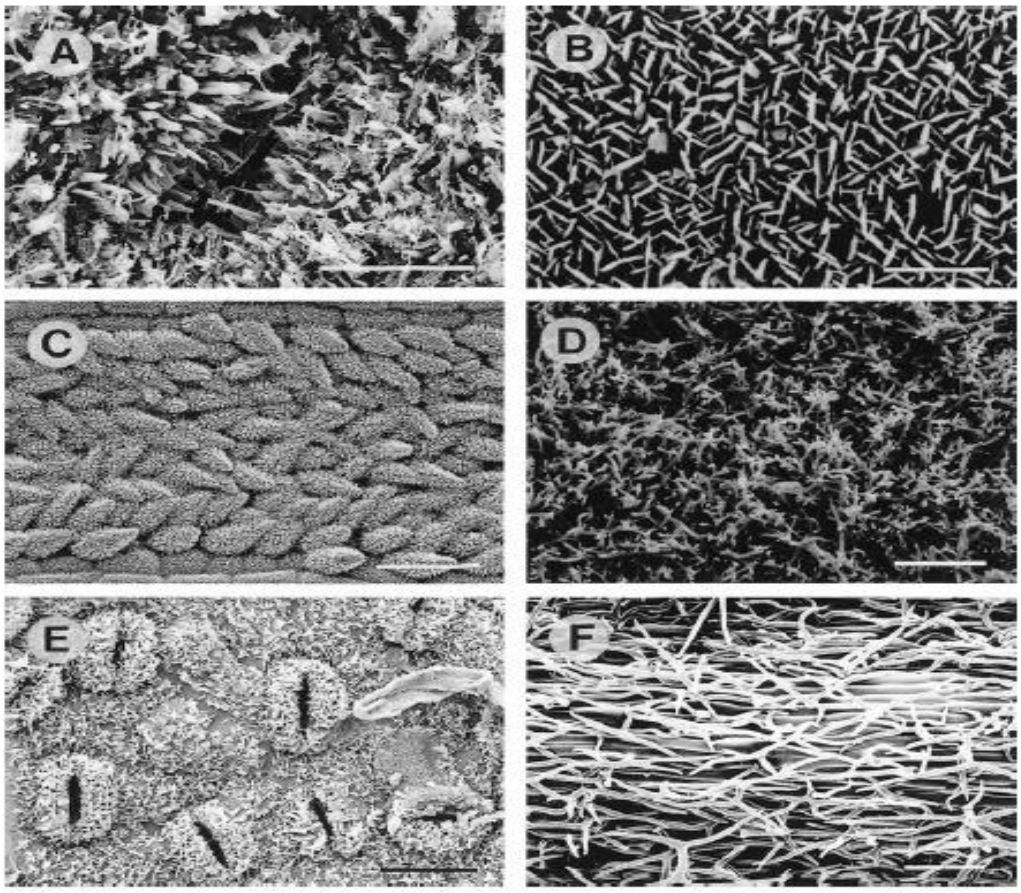
سطح الورقة Leaf surface

إن سطح النبات يظهر عدد هائل من الاختلافات في تراكيبه الدقيقة وزوائده وحيدة الخلية او متعددة الخلايا والناشئة من طبقة البشرة، هذه التراكيب بسبب صغر مقاييسها تكون غير مرئية من قبل العين البشرية ولكنها مهمة جداً بالنسبة للعاشبات الصغيرة والأعداء الحيوية. إن من أهم هذه التراكيب:-

1-) شمع الكيوتكل السطحي Epicuticular waxes:- إن كيوتكل معظم النباتات الوعائية مغطى بطبقة دقيقة من مكونات طاردة للحاء هي الطبقة الشمعية التي تلعب دوراً مهماً في حماية النبات من الجفاف ومن الحشرات العاشبة ومسببات

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الأمراض. تتباين الطبقات الشمعية في سمكها وفي كمية الشمع الذي تحويه، كما تمتاز الطبقات الشمعية بعدم تجانسها من حيث التركيب حيث يضم طبقات تحوي مركبات كيميائية مميزة [49]. تظهر بلورات الشمع المكونة للطبقات الشمعية تباين واسع في اشكالها (الشكل 3-3) [7، 48] هناك العديد من الأمثلة عن الحشرات التي تجد صعوبة في التغذية على اوراق النبات المغطاة بطبقة شمعية، وعليه فإن طبقة شمع الكيوتكل السطحي الموجود على أوراق اليوكالبتوس الحديثة *Eucalyptus globules* تؤدي الى زيادة صفة التزحلق او الانزلاق مما يعيق نوعين من البسليد على لصق نفسه على سطح الورقة للتغذية وكنتيجة لذلك فإن نسبة عالية من البسليد تموت لعدم قدرتها على التغذية.



الشكل (3-3): صور بالمجهر الالكتروني لأسطح بعض النباتات. (A) للنبات *Brassica capitata* (B) للنبات *Festusa arundinacea* (C) للنبات *Cyathodes colonsai* (D) للنبات *Sitka spruce* (E) للنبات *Quercus pubescens* (F) للنبات *Rasmarinus officinalis* (عن C.F.Jeffrex، جامعة ادنبرة، انكلترا).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

إن وجود الطبقة الشمعية على الكيوتكل السطحي للنبات لا يعني دائماً أنها السبب وراء مقاومة النبات للحشرات، إذ أن هناك العديد من المحاصيل الزراعية ذات طبقات شمعية مختزلة أظهرت تحمل او مقاومة للحشرات ايضاً.

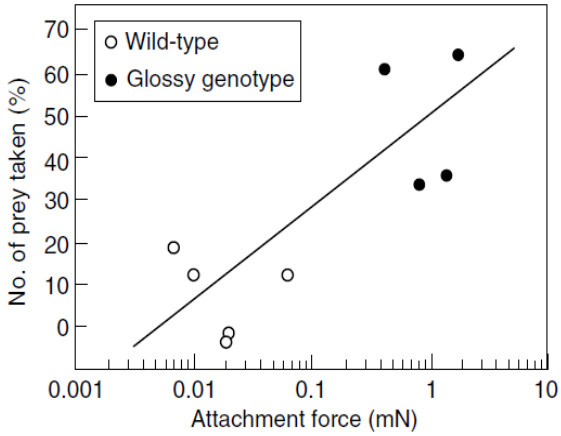
(الجدول 3-1): حساسية المحاصيل للإصابة بالحشرات تبعاً لمظهرها الشمعي اللماع.

Crop host	Pest insect	Effects of glossy phenotype	Beneficial trait
Allium cepa	*Thrips tabaci*	Lower infestation	Yes
Brassica napus	*Lipaphis erysimi*	Resistance	Yes
B. campestris	*L. erysimi*	Lower populations	Yes
B. oleracea	*L. erysimi*	Susceptibility	No
	Phyllotreta albionica	More susceptible	No
	P. cruciferae	Greater feeding damage	No
	Brevicoryne brassicae	Lower populations	Yes
	Erioischia brassicae	Fewer eggs	Yes
	Aleyrodes brassicae	Lower infestations	Yes
	Bemisia tabaci	Lower populations	Yes
	Thrips tabaci	Less damage	Yes
	Myzus persicae	Sometimes higher populations	No
	Plutella xylostella	Less damage, fewer eggs, lower larval survival	Yes
	Pieris rapae	Less damage and lower populations	Yes
Brassica spp.	*Phyllotreta nemorum*	Reduced leaf-mining	Yes
Glycine max	*Epilachna varivestis*	Resistance	Yes
Hordeum vulgare	Four aphid species	Higher combined populations	No
Sorghum bicolor	*Schizaphis graminum*	Less preferred	Yes
	Spodoptera frugiperda	Less damaged	Yes
	Atherigona soccata	Resistance	Yes
	Chilo partellus	Resistance	Yes
Triticum aestivum	*Sitobion avenae*	Lower populations	Yes

إضافة لما سبق فإن لطبقات الشمع تأثيرات غير مباشرة على الحشرات العاشبة حيث ان شكل بلورات الشمع قد تعمل على إعاقة التصاق الحشرات بسطح النبات او إعاقة حركتها وتأثيرها في الحشرات المفترسة، هذه العوامل جميعاً قد تؤثر في درجة زيادة سكان الحشرات العاشبة، مثال ذلك وجد ان يرقات اسد المن *Chrysoperla*

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

plorabunda عملت على خفض إعداد حشرة الـ *Plutella xylostella* بشكل أكبر على أوراق نبات اللهانة ذو الطبقة الشمعية اللماعة مقارنة بتلك الموجودة على اوراق اللهانة ذات الطبقة الشمعية الزغبية (الشكل 3-4) [29].



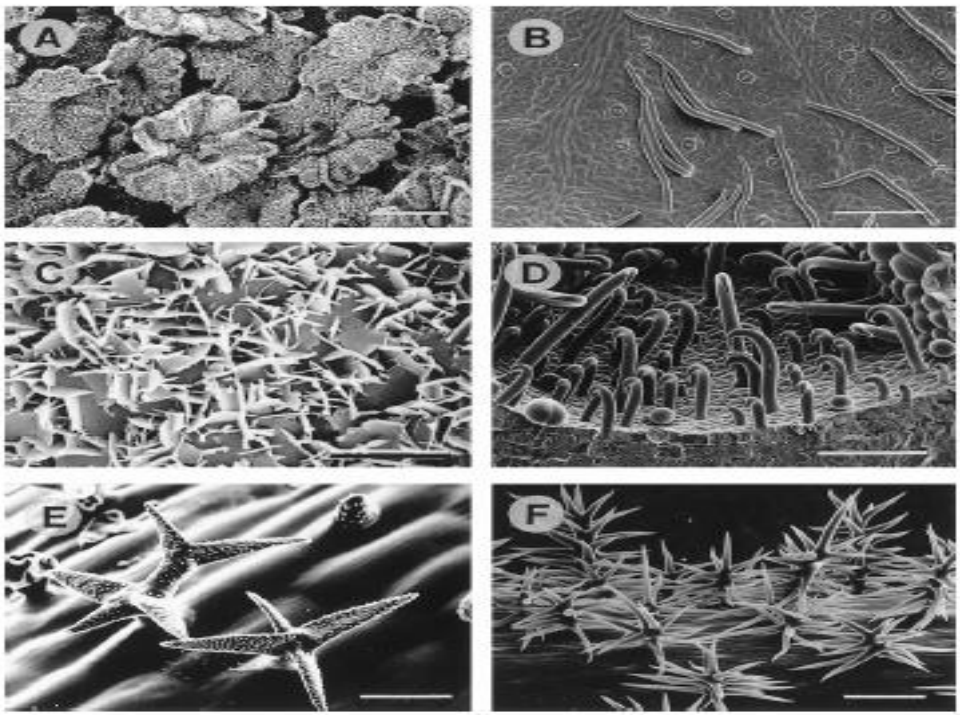
الشكل (3-4): العلاقة بين قوة التساق المفترس *Chrysoperla plorabunda* بسلالات نبات اللهانة المختلفة في مواصفات الطبقة الشمعية وخفض اعداء الفريسة *Plutella xylostella* (عن Eigenbrode واخرون، 1999) (29).

كذلك وجد ان دعاسيق الـ Coccinellids المفترسة استهلكت اعداد أكبر من البزاليا على نبات البزاليا ذات الطبقة الشمعية المختزلة بالمقارنة بنبات البزاليا ذو الطبقة الشمعية الجيدة [16 و86]. إن وجود الطبقة الشمعية الزلقة على كيوتكل النبات تمثل مشكلة كبيرة للحشرات، الا أن العديد من الأنواع الحشرية تمتلك العديد من التراكيب التي تمكنها من التغلب على تلك المشكلة، إذ ان العديد من خنافس اوراق النبات الـ Chrysomelids تمتلك أشواك دقيقة على وسائد الرسغ تفرز مواد لاصقة تساعدها على لصق نفسها بسطح النبات [36] كذلك وجد ان بعض أنواع القافزات من الجنس *Empoasca* spp تستخدم وسائد الرسغ كممصات [60] كذلك فإن العديد من يرقات حرشفية الأجنحة تستخدم صمغ الخيوط السلكية للتعلق بالنبات العائل. إن التحورات السابقة تمثل في حقيقة الامر الوسائل الحشرية للتغلب على الطبقة الشمعية الموجودة على الكيوتكل السطحي للنبات[27].

2-) الشعيرات النباتية Trichomes:- الشعيرات النباتية هي نموات وحيدة الخلية او متعددة الخلايا تنشأ من خلايا بشرة العديد من الأنواع النباتية. وهي ذات أشكال وأحجام ومواقع مختلفة، كما تختلف في وظائفها (الشكل 3-5) [15]. يطلق على

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

مجموع الشعيرات النباتية بالزغب (Pubecens) الذي يغطي سطح النبات. هذه الشعيرات اما ان تكون غير غدية Non-glandular واما ان تكون غدية Glandular والأخيرة أي الغدية تلعب دوراً مهماً في زيادة مقاومة النبات للأضرار التي تسببها الحشرات الصغيرة للنبات حيث تشكل حاجزاً مؤثراً ضد الحشرات الصغيرة، مثال ذلك إعاقة حركة اليرقات حديثة الفقس ومنعها من ملامسة سطح الورقة، كما يعمل الزغب الكثيف على منع الحشرات ذات أجزاء الفم الثاقبة الماصة من ملامسة اجزاء فمها لطبقة البشرة [88]. كما تعمل الشعيرات النباتية على اعاقة اناث الحشرات من وضع البيض [18]. في حالات وامثلة اخرى وجد ان اناث الحشرات قد تجد في الزغب الموجود على سطح النبات مكاناً جيداً لوضع البيض ولذلك فهي تفضل الأوراق ذات الزغب [81] بالرغم من ان حالات كثيرة أخرى اكدت ان وجود الزغب يشكل عامل مقاومة مهم ضد الحشرات العاشبة، بالرغم ايضاً من ان عدم وجود الشعيرات في بعض النباتات كان عامل مقاومة لبعض الأنواع الحشرية (الجدول 3-2).



الشكل(3-5): صور بالمجهر الالكتروني للشعيرات النباتية Trichomes لأنواع نباتية مختلفة (A) لنبات *Rhododendron eallostratum* (B) لنبات *Fagus sylvatica* (C) لنبات *Quericus pubescens* (D) لنبات *Phaseolus vulgaris* (E) لنبات *Lavandula spicata* (F) لنبات *Anigoxanthus flavidus*.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الجدول (3-2): دور الزغب في بعض النباتات كعامل مقاومة للعديد من مفصليات الأرجل التابعة لرتب مختلفة (عن Norris وKogan، 1980 ومصادر اخرى) (70).

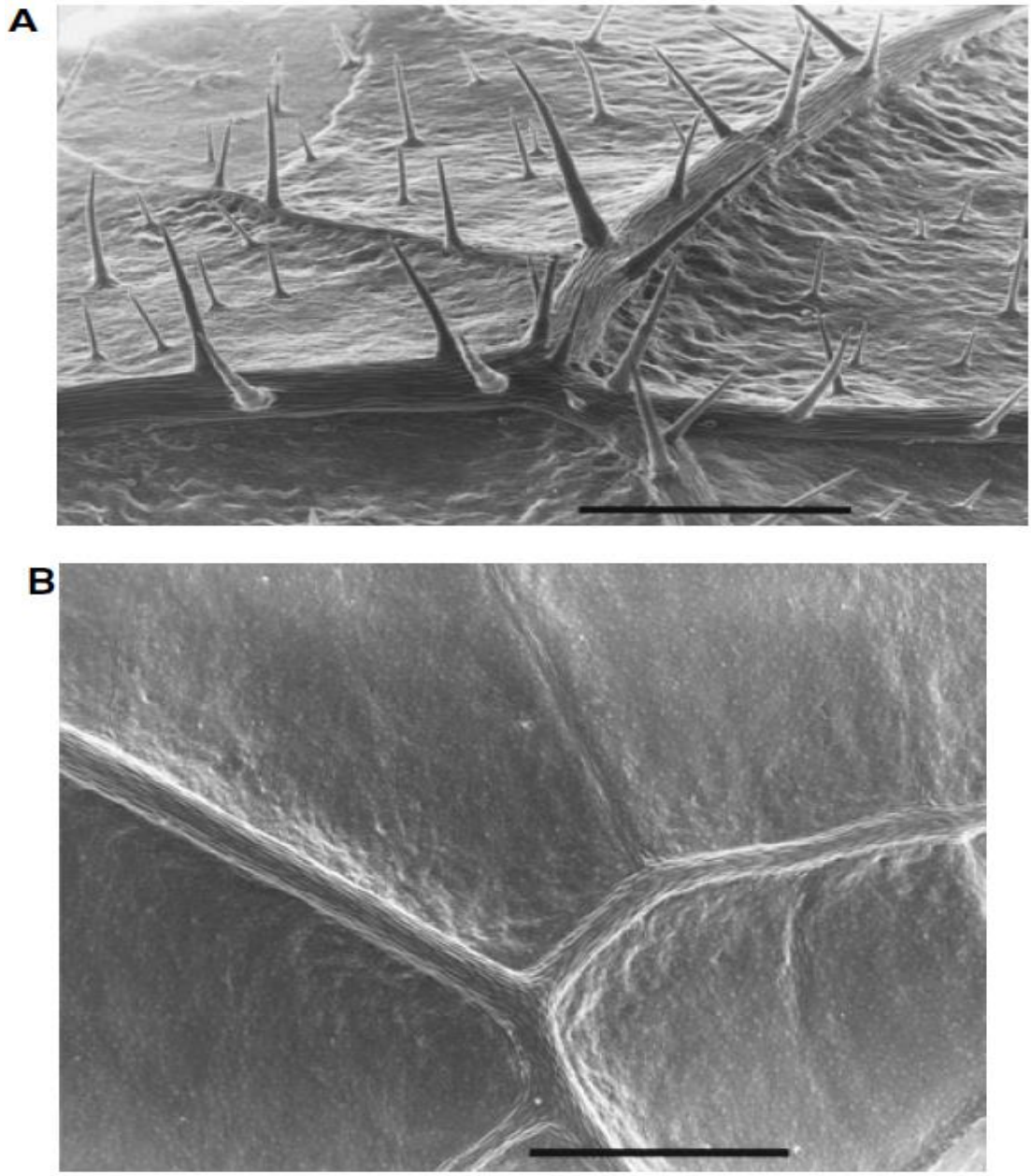
	Resistance	Susceptibility
Wheat	C, Hy, D, Ho, D	A, D
Rice	L	
Corn	C	L
Pearl millet		L, L
Sorghum	D	
Sugarcane	Ho, Ho, L	
Soybean	C, Ho, C, D, D, D, L	L
Pigeonpea	L	
Alfalfa	Ho, C, Hy, Ho,	
Cotton	L, C, He, L, Ho, He, He, L	L, L, Co, Ho, L, Ho
Beans	Ho, Ho, Ho, Ho	L, T
Cabbage	C	L
All plants	36 insect species	15 arthropod species

A, Acarina; C, Coleoptera; D, Diptera; He, Heteroptera; Ho, Homoptera; Hy, Hymenoptera; L, Lepidoptera; T, Thysanoptera

دراسات مختبرية أظهرت دور الحماية الذي يلعبه الزغب ضد الحشرات. ان مقاومة الحشرات تحت ظروف الحقل غالباً ما تكون ملازمة لتأثيرات الأعداء الطبيعية في الآفة الحشرية وعليه فإن ذلك قد يرجع الى إبطاء الشعيرات لنسبة البحث عن الفريسة او العائل لدى المفترسات والطفيليات او تجعل الافة بعيدة عن اعدائها الطبيعية. وكمثال لما سبق وجد ان كفاءة المتطفل على الذبابة البيضاء المرباة على اصناف

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الخيار الحاوية على الزغب وعديمة الزغب قد اختلفت كثيراً حيث لوحظ ان الزنبور المتطفل *Fnearsia formosa* على حوريات الذباب الأبيض كان أكثر كفاءة في ايجاد عائله على الأصناف عديمة الزغب او الشعيرات مقارنة بالصنف الحاوي على الزغب (الشكل 3-6) وذلك لأنه كان يتحرك بشكل أسرع الى الأوراق الخالية من الشعر وقد زادت نسبة التطفل بـ 20% على الأوراق العارية مقارنة بذات الزغب [94].



الشكل (3-6): صور بالمجهر الالكتروني للسطح السفلي (A) ذات الشعيرات (B) عديمة الشعيرات لصنفين من نبات الخيار (عن Van Lenteren جامعة Wageningen، هولندا).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

وكما هو معروف في عالم الحشرات فقد تمكنت العديد من انواع الحشرات من التغلب على المشاكل الناتجة عن الأسطح النباتية المغطاة بالزغب. مثال ذلك حشرة المنْ *Myzocallis schreiberi* لديها زوج من المخالب وزوج من الوسائد المرنة تمكنها من ايجاد مكان الاستقرار على الأسطح الحاوية على الشعيرات الصوفية القصيرة التي تغطي بكثافة اوراق البلوط *Quercus ilex* [53]. دليل اخر على الدور الدفاعي للشعيرات هو اختلاف كثافة الشعيرات ليس بفعل عوامل النمو غير الحيوية فقط وانما بفعل الضرر الذي تسببه الحشرات العاشبة على النبات فالعديد من الانواع النباتية تظهر القابلية على تكوين الشعيرات نتيجة تغذية الحشرات [23 و93] حيث وجد بعد تغذية يرقات فراشة اللهانة *Pieris rapae* والـ *Trichoplusia ni* واستهلاكها لأجزاء من نباتات الخردل الأسود الصغيرة او الحديثة *Brassica nigra* حدوث زيادة في كثافة الشعيرات على بعض الاوراق المتفتحة حديثة النمو [93].

خشونة الورقة النباتية Leaf toughness

إن قوة وصلابة جذور خلايا النبات ناتجة عادة عن ترسب الجزيئات الكبيرة للسليلوز والاكتين والسوبرين والكالس سوية مع الياف السكليرونشيما، تجعل النبات مقاوماً للجروح الميكانيكية وللفعل التمزقي لفكوك الحشرات القارضة او للثقب بواسطة الحشرات ذات اجزاء الفم الثاقبة الماصة او بواسطة الة وضع البيض، لذلك فإن خشونة وصلابة الورقة تلعب دوراً مهماً في خفض تأثير الحشرات العاشبة على النبات. وقد اشار الباحث Coley's الى ان خشونة الورقة تعد أفضل وسيلة للتنبؤ بالاختلاف ما بين العاشبات في نسبة التغذية [22] إن خشونة الورقة يمكن ان تؤثر فيما يأتي:-

1-) تأكل الفكوك Mandible wear:- إن تغذية الحشرات على اجزاء النبات الخشنة يؤدي في الغالب الى تأكل الفكوك [17] بالرغم من صلابة الفكوك في العديد من الانواع الحشرية كنتيجة لوجود الزنك او المنغنيز في كيوتكل الفكوك [85]. ان أوراق الأنواع النباتية تتباين في درجة خشونتها وصلابتها، فالحشائش على سبيل المثال تبلغ خشونتها ثلاثة إضعاف خشونة الأعشاب الأخرى (الجدول 3-7) [12].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الجدول (3-3): الخشونة والصلابة النسبية لأوراق بعض النباتات المختلفة في اشكال نموها مع اوراق لأعشاب من ذوات الفلقتين (عن Bernays، 1991) (12).

Plant type	*N*	Relative toughness
Herbaceous dicots, all leaves	166	1.0
Woody plants, new leaves	25	1.7
C_3 grasses, all blades	42	3.1
C_4 grasses, all blades	34	6.2
Woody plants, fully expanded leaves	89	6.3
Palms, expanded fronds	8	9.8

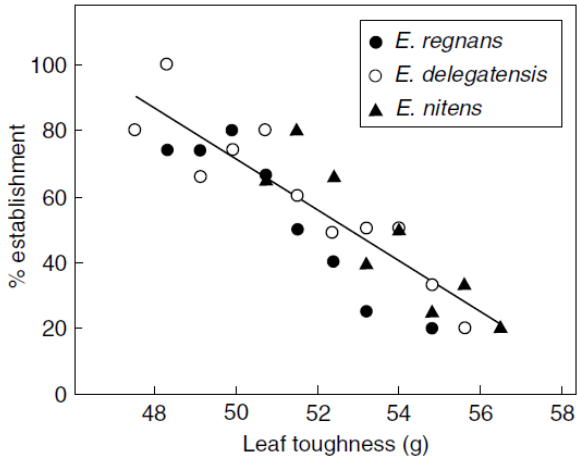
N, number of species tested.

اضافة الى الاختلاف بين مجاميع النبات هناك اختلاف ايضاً في معدل خشونة الأوراق بين المناطق النباتية المختلفة. وعليه فإن خشونة اوراق اشجار الغابات في المناطق المعتدلة (اعلى من أوراق أشجار الغابات الاستوائية). هذا الاختلاف او التباين ربما يرجع الى الضغط الانتخابي العالي الذي تسلطه الحشرات العاشبة في المنطقة الاستوائية التي يبلغ فيها متوسط تغذية الحشرات على المجموع الخضري 16.6% مقارنة بنسبة 7% في المناطق المعتدلة [26]. [للمزيد من المعلومات حول مصطلحات الخشونة وطرائق قياسها راجع Hochuli [43] و Sanson واخرون [83]].

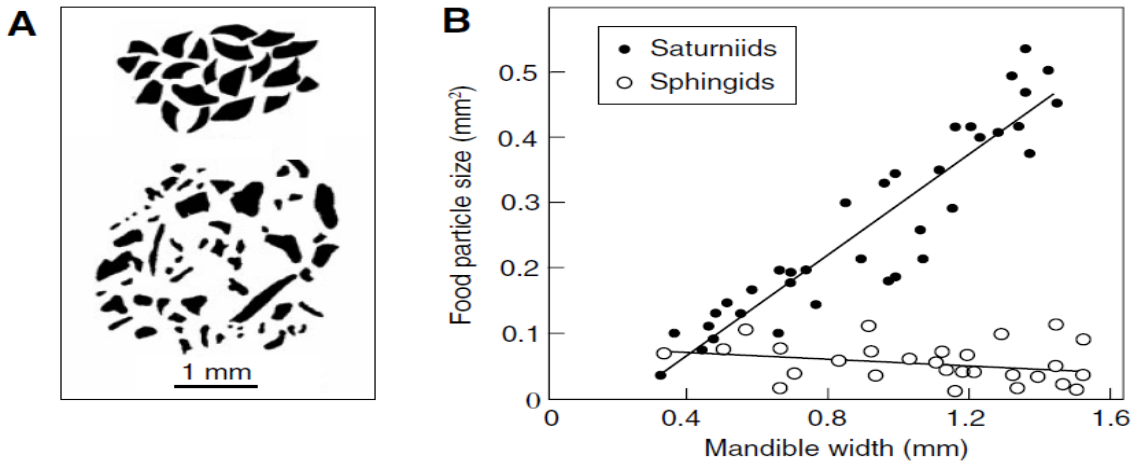
إن الاختلاف في خشونة أوراق النبات ربما يؤثر في تغذية الحشرات ونموها أكثر مما كنا نتصور سابقاً (الشكل 3-7) ان دودة البنجر القارضة *Spodoptera exigue* متعددة العوائل الغذائية كمثال تحتاج الى وقت اطول بثلاث مرات لكي تتمكن من بلع قطع اوراق الكرفس *Apium graveolens* مقارنة ببلع قطع أوراق النبات الـ*Chenopodium murale* وذلك لان خشونة اوراق الكرفس هي 1.5 مرة من

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

خشونة أوراق *C.murale* [9] كما وجد ايضاً ان هناك ارتباط معنوي بين خشونة اصناف الذرة ومقاومتها لحفار ساق الذرة الاوربي [10]. إن حجم قطع الأوراق النباتية التي تم تناولها من قبل الحشرات القارضة تتباين مع حجم او عمر الحشرة وصلابة الغذاء، وعليه فإن القناة الهضمية ليرقات الـ Saturnids المتغذية على اوراق نبات خشنة تحوي قطع كبيرة نسبياً ومنتظمة الحجم، بينما يرقات الـ Sphingids المتغذية على اوراق نباتية ناعمة وغير خشنة تكون قطعها صغيرة الحجم بغض النظر عن حجم اليرقة (الشكل 3-8).

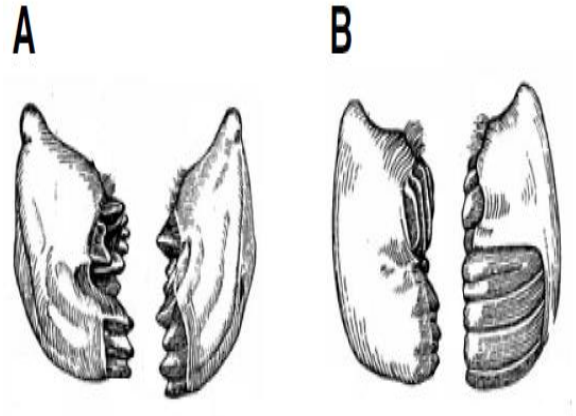


الشكل (3-7): نسبة استقرار اليرقات الحديثة لخنفساء الـ *Chrysophthorta biomaculata* بالاعتماد على خشونة أوراق ثلاثة أنواع من اليوكالبتوس، حيث يلاحظ ان نسبة الاستقرار بلغت 100% عندما كانت الخشونة اقل من 46 غم. اما عندما كانت خشونة الورقة اعلى من 56.5 غم لم تتمكن أي يرقة من الاستقرار (Howlett، واخرون،2001) (45).



الشكل (3-8): (A) رسم لجزيئات غذاء من القناة الوسطى ليرقات الـ Sturniid (أعلى) المسماة *Rothschildia lebeau* مقارنة بلجزئيات الغذاء ليرقات الـ Sphingid المسماة *Pachylia ficus* في عمرها الخامس (أسفل) (B) العلاقة بين عرض الفك وحجم جزيئات الطعام المضغوطة في القناة الهضمية لـ 10 يرقات من الـ Saturniid و15 يرقة من الـ Sphingid بأعمار مختلفة. يرقات أنواع الـ Saturniid تغذت على اوراق خشنة وسميكة وناضجة بينما تغذت يرقات الـ Sphingids على اوراق طرية صغيرة وكبيرة (عن Bernays و Janzen، 1988) (13).

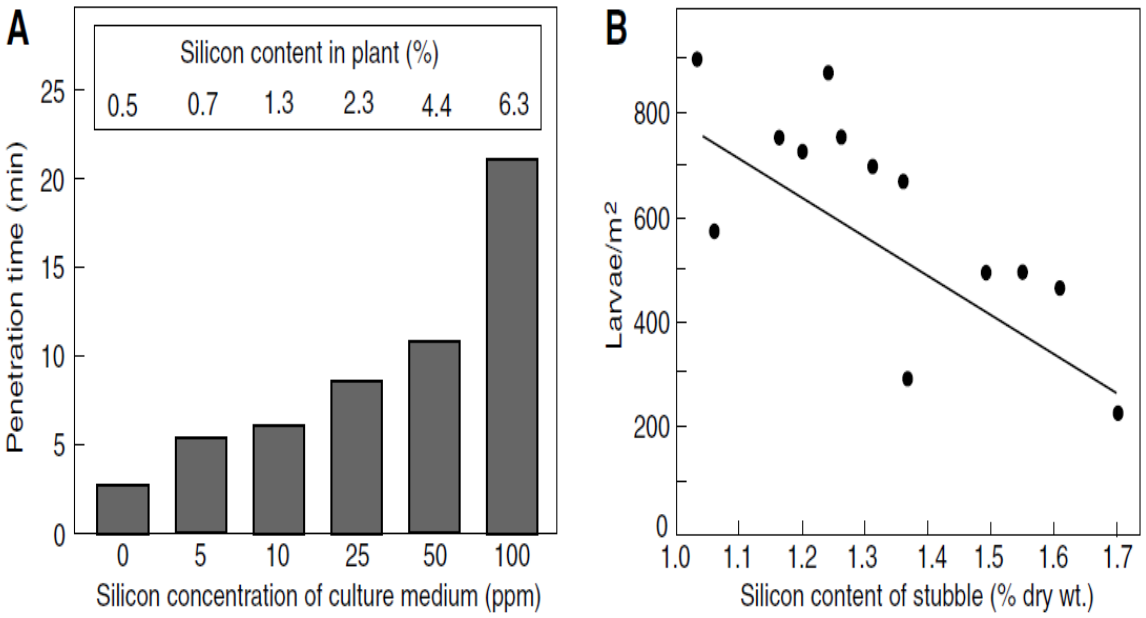
إن معظم الحشرات تعمل خلال التغذية على هضم جدر الخلايا لدرجة معينة [44] وعليه فإن الهضم غير الكفء هو مسألة متوقعة خاصة مع الحشرات التي اعتادت على اخذ قضمة كبيرة من الجزء النباتي، الا أن هذه ليست القضية. إن يرقة *Paratryrone melane* من حرشفية الأجنحة تحتوي معدتها على قطع من الأوراق النباتية مع 76-86%. من خلايا غير محطمة وان الهضم التقريبي للكاربوهيدرات الذائبة والبروتين هي بحدود 78-88% على التوالي وان معظم المواد الغذائية تم استخلاصها من الخلايا غير المسحوقة او المحطة عبر ثقوب جدار الخلية وذلك بعد هضم غشاء الخلية [4]، وفي حالات محدودة قد كيفت الحشرة قياسات راسها ليتناسب وخشونة الغذاء، كما هو الحال في يرقات حشرة *Pseudaletia unipunctata* حيث يتضاعف حجم الراس والعضلات الماضغة عند تغذيتها على حشائش خشنة او صلبة مقارنة بالتغذية على غذاء صناعي طري بالرغم من ان كتلة حجم اليرقة متشابهة [11]. إن خنافس زنابق الماء *Gelarucella nymphaeae* التي تتغذى على زنابق الماء لها فكوك كبيرة لا يناسب مع فكوك افراد نفس النوع التي تتغذى على نبات الـ *Rumex hydrolapathum* وعائل اخر للحشرة ذو اوراق طرية وناعمة بمقدار ثلاثة أضعاف نبات زنابق الماء [77] والأكثر من ذلك وجد ان لخشونة العائل النباتي تأثير في مورفولوجية او مظهر الفكوك، ففي بعض انواع نطاطات الحشائش وجد مثلا ان بعض الأنواع اظهرت تباين واضح في شكل الفكوك تبعاً لصلابة غذائها النباتي (الشكل 3-9).



الشكل (3-8): فكوك نوعين من نطاطات الحشائش ذات الغذاء المختلف (A) النطاط *Brachystola magna* المتغذي على العشب يلاحظ وجود تسننات على طرفي الفك الايمن والايسروهي تسننات مميزة بينهما مسافات تسهل عملية تمزيق الطعام. (B) النطاط *Mermiria maculinennis* يتغذى على المراعي يلاحظ حدوث اتحاد لتسننات الفك الأيسرلتكوين حافة قاطعة مستمرة والتي تعمل كمقص مع الفك الايمن لقطع الطعام (عن Isely، 1944) (47).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

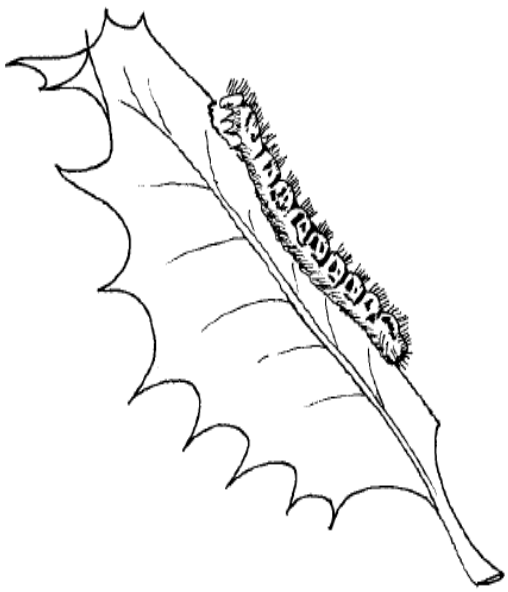
إن عملية مضغ جزيئات أنسجة النبات الخشنة تحتاج الى طاقة كما أنها قد تعمل على تأكل الفكوك بشكل واضح مقارنة بفكوك الحشرات التي تتغذى على الأنسجة الطرية. ان السليلوز هو أحد المكونات المهمة لجدر خلايا النبات وتعمل كعامل مقاومة عام ضد الحشرات العاشبة. إن عملية تأكل أجزاء الفم تحدث بشكل واضح عند تغذية الحشرات على نباتات تحتوي على مستوى عالي من السيليكون أكثر من 15% من الوزن الجاف والتي تمثل النسبة الأعلى من المكونات غير العضوية الأخرى. ان نباتات العائلة النجيلية وعائلة السعد تحتوي على السيلكون بنسب جيدة، وقد وجد ان جزئيات السيلكون عديمة الشكل (Sio_2,nH_2o) تترسب في جدر الخلايا [31] وقنواتها وتعمل كمادة خادشه حيث تعمل على تأكل الفكوك وزوال أسنان الفكوك خلال عملية التغذية يؤدي بالنتيجة الى موت الحشرات جوعاً نتيجة عدم القدرة على التغذية. إن زيادة محتوى نباتات الحنطة والرز وقصب السكر ومحاصيل نيجيلية اخرى ([52، 55، 66] من السيلكون ساهم الى حد كبير في مقاومتها للعديد من انواع الآفات الحشرية.



الشكل (3-10): تأثير تركيز السيلكون في نسبة بقاء الحشرات العاشبة حية (A) الزمن اللازم لاختراق يرقة حفار الساق الصفراء حديثة الفقس *Scirophaga incertulas* لساق نباتات الرز المرباة في بيئة مغذية تحوي مستويات مختلفة من السيلكون (عن Khan، Ramachandran، 1989) (55)(B) حساسية 13 صنف من الشوفان الايطالي *Lolium multiflorum* للإصابة بذبابة فرت *Oscinella frit* وعلاقة ذلك بمحتوى متبقيات النبات من السيليكون (عن Moore، 1984) (65).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

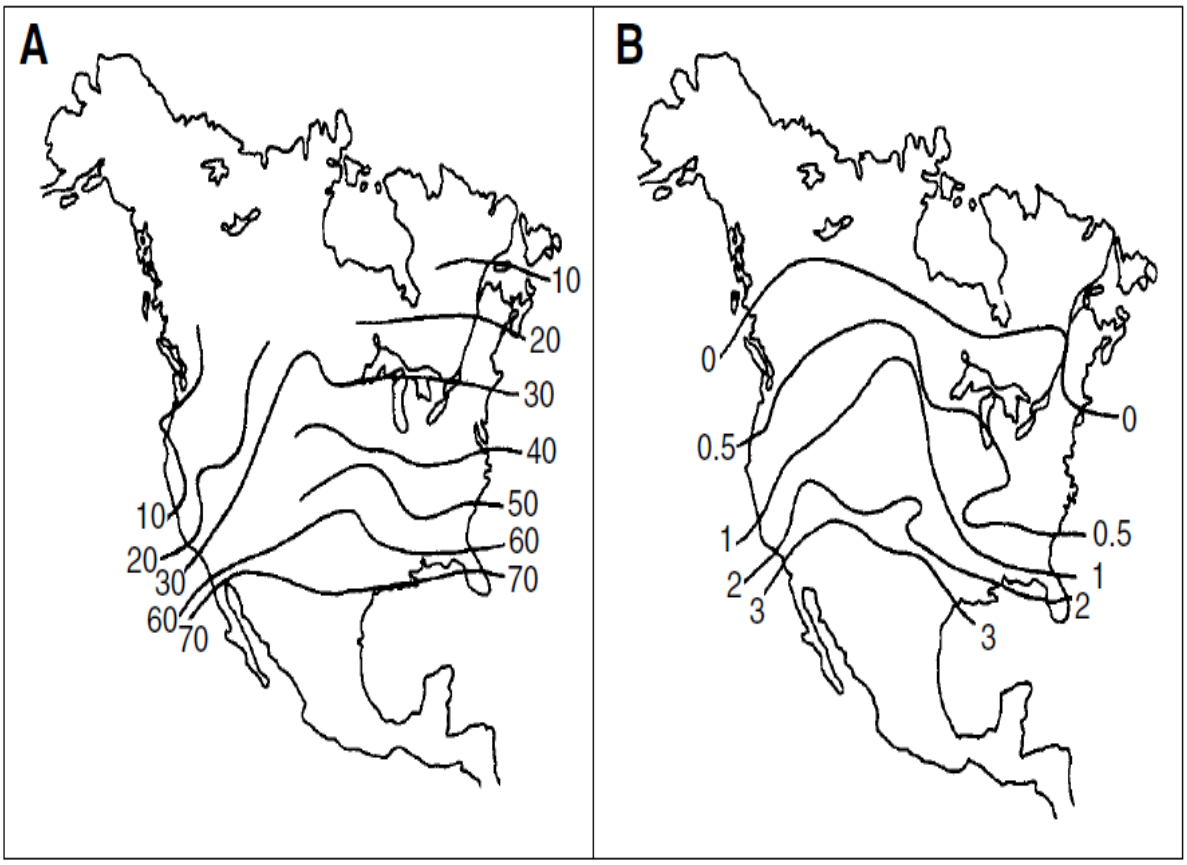
إن دفاعات النبات الفيزيائية لا تتطلب احتواء او امتلاك جميع خلايا النبات وانسجته على الخواص الميكانيكية المتشابهة فالسيلكون مثلاً في النيجيليات لا يتوزع بشكل متجانس في نباتات هذه العائلة. ففي نبات البهيشة Holly (*Ilex aquifolium*) يتجمع السيلكون في حوافي الورقة لتصبح صلبة بالنسبة للحشرات التي تقرض حواف الورقة (الشكل 3-11) [61].



الشكل (3-11): ورقة نبات الـ Holly ذات الحواف الصلبة والتي يصعب اكلها من قبل يرقات حشرة *Lasiocampa quercus*.

2-) نباتات السي ثلاثة والسي أربعة C3 and C4 plants:- استناداً الى الاختلاف في مسار عملية التركيب الضوئي تم تقسيم النباتات الى مجموعتين هي نباتات السي ثلاثة ونباتات سي أربعة. إن قدرة التركيب الضوئي لنباتات الشي اربعة C4 اعلى بكثير من تلك الموجودة في نباتات السي ثلاثة C3، وهي أي الـ C4 قادرة على خفض مستوى تركيز الـ Co_2 في المسافات بين الخلوية بشكل كبير عن تركيز الـ Co_1 في نباتات الـ C3 وكنتيجة لذلك فإن النبات يتمكن من تحقيق مستوى عالي من التركيب الضوئي يقابله فقدان كمية قليلة من الماء وهذا يعني انخفاض احتياجاتها المائية تقريباً الى نصف الكمية التي يمكن ان تحتاجها نباتات السي ثلاثة C3 وهذا يفسر سبب سيطرة نباتات الـ C4 للعيش في بيئات شبه الاستوائية الجافة (الشكل 3-12).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل (3-12): الخطوط الكونتورية توضح (A) نسبة مرتبة الحشائش (B) نسبة مرتبة ذات الفلقتين التي تستخدم مسار التركيب الضوئي C4 في أمريكا الشمالية (عن A.H.Fisher وR.K.M.Hay، 1987).

إن معظم أنواع نباتات الـ C4 هي الحشائش او ذوات الفلقة الواحدة التي تفضل الأجواء الحارة والجافة والتي تضم اهم المحاصيل مثل الذرة الصفراء والبيضاء والدخن وقصب السكر والحنطة والرز والشعير. إن نباتات الـ C4 نشأت من نباتات الـ C3 كما يعتقد علماء النشوء كاستجابة لعدد من التغيرات البيئية خلال العصر المايوسيني Miocene (أي قبل ما يقرب من 5–15 مليون سنة) [75]. إن الاختلاف في عملية تثبيت الكاربون يلعب دور مهم في العمليات الفسلجية والمظهرية للنبات. إن عمليات الايض في نباتات الـ C4 مرتبطة بالتركيب المميز للورقة النباتية والتي تعرف بتشريح كوانز (Kranz anatomy)، ففي مثل هذه النباتات تحاط عروق الورقة النباتية بطبقة كبيرة من خلايا ذات جدران سميكة لتشكل ما يعرف بالغمد، هذا التحور التشريحي يؤثر في الحشرات العاشبة وذلك لان خلايا الغمد تكون مدعمة بالـ Hemicellulose

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الذي لا تستطيع الحشرات هضمه. دراسات عديدة اظهرت ان الحشرات العاشبة تميل الى تجنب مهاجمة نباتات الـ C4 وذلك لان صفاتها المظهرية تزيد من خشونتها (الجدول 3–3) كما ان الصفات الفيزيائية تعمل على إعاقة العديد من الحشرات فإن نباتات الـ C4 تحمل انواع اقل من الحشرات مقارنة بنباتات الـ C3 منتيجة للاختلاف في محتواهما الغذائي [5، 6].

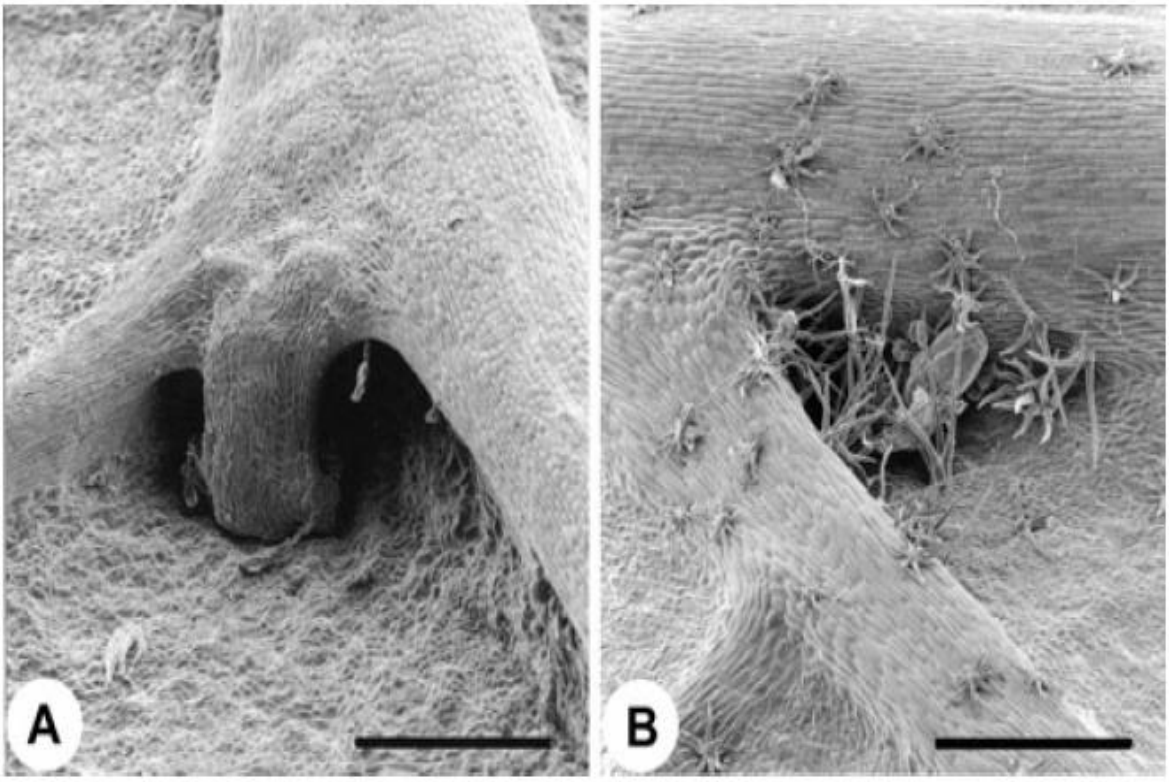
التراكيب المرتبطة بالعلاقات التعايشية

Structures involved in mutualistic relationships

تعد المخابئ او الملاجئ النباتية الـ Domatia وغدد الرحيق الزهرية من اهم التراكيب النباتية التي توفر الملجأ والغذاء لمفصليات الارجل المفترسة التي تؤثر بدورها بشكل غير مباشر في الحشرات العاشبة. ان وجود هذه التراكيب في النباتات يلعب دوراً مهماً في العلاقات ما بين الحشرات والنباتات (الشكل 3–13) ان توزيع ووظيفة غدد الرحيق الإضافية تم شرحها في الفصل العاشر من الكتاب. إن الملاجئ النباتية الـ Domatia هو تركيب مظهري وراثي ينتشر بشكل كبير في النباتات الخشبية [73] وقد وجدت الدوماتيا Domatia في انواع نباتية تعود لأكثر من 90 عائلة نباتية من مجموع 420 عائلة نباتية. وعادة تكون الدوماتيا عبارة عن خصلة او تجمع من شعيرات صغيرة او جيب او انغمادات او نقر توجد بين مناطق تقاطع او التقاء العروق على السطح السفلي لأوراق النبات. إن الـ Acarodomatia او ملاجئ الاكاروسات والتي يتراوح قطرها بين 1–2 ملم توفر ملجأ للحلم المفترس وحلم فطري التغذية من الظروف المناخية غير الملائمة [37] او حمايتها من المفترسات الاخرى [30، 71]. ان ساكني الدوماتيا تلعب دوراً مهماً في خفض اعداد سكان الحلم نباتي التغذية والفطريات المتطفلة [74]. في دراسة وجد ان ازالة الدوماتيا من على أوراق نبات الغار *Viburnum tinus* ادى الى خفض أعداد الحلم المفترس خاصة عند درجات الرطوبة المنخفضة [37]. في دراسة اخرى تم عمل دوماتيا صناعية على اوراق نبات القطن ووجد ان تلك النباتات تمكنت من استضافة اعداد أكبر من مفصليات الأرجل المفترسة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

مقارنة بمعاملة المقارنة كما ادت هذه العملية الى زيادة إنتاجية نباتات القطن بنسبة 30% [1].



الشكل (3-13): صورة بالمجهر الالكتروني لسطح ورقة نباتية يحوي اثنين من الدوماتيا (A) على نبات *Acer termentosum* (B) على نبات *Styrax japonica* مع الحلم الـ Phytoseiid المفترس (عن D.J.D.Dowd).

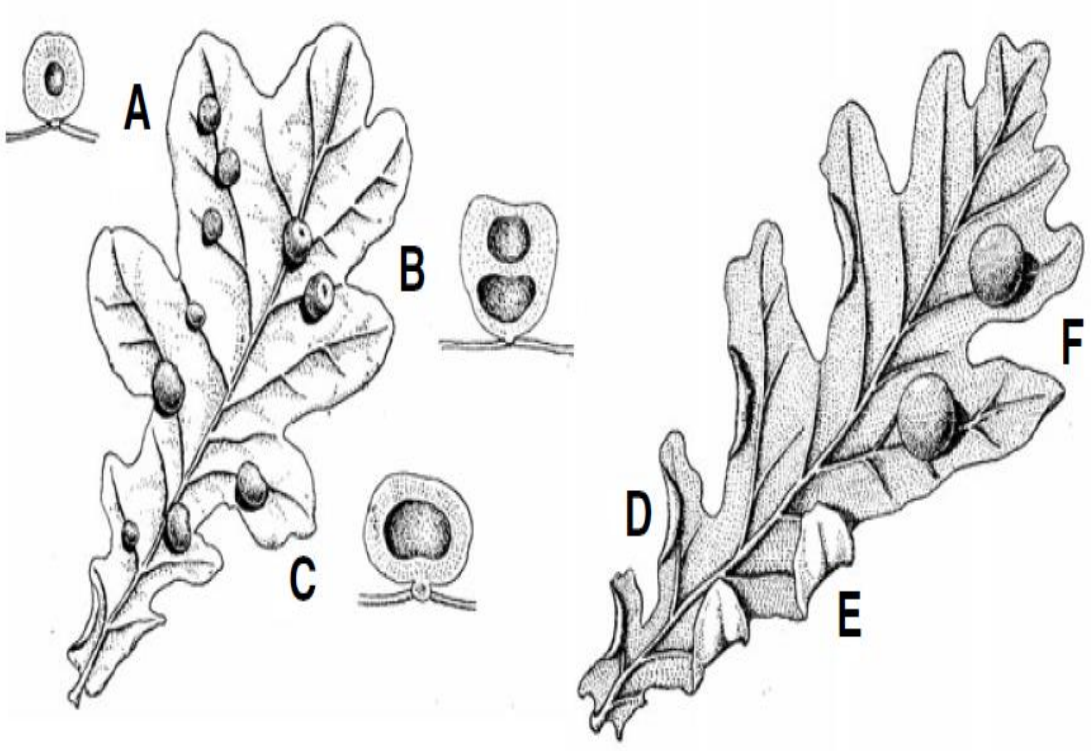
هناك أمثلة أخرى عن الملاجئ النباتية او الدوماتيا منها سيقان النبات المجوفة والقرون او الزوائد المجوفة والموجودة في مئات من الانواع النباتية الاستوائية والتي تعد مواقع وملاجئ جيدة للنمل الذي يعمل على حماية النبات العائل من اضرار الحشرات [46]. ان الدوماتيا تشكل اداة مظهرية لحماية النبات من الحشرات العاشبة [34].

اورام النبات Plant galls

إن من أكثر التحورات الحاصلة في شكل النبات هي تلك الناتجة عن حشرات الاورام [87، 97]. إن عدم وجود تعريف محدد لأورام النبات يرجع الى تباين أشكال الأورام والكائنات المسببة لها ان تعريف Redfern للأورام النباتية [81] هو ان الورم النباتي

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

عبارة عن نمو او انتفاخ يحدث اما بسبب زيادة حجم الخلايا النباتية Hypertrophy او زيادة اعدادها Hyperplasia بسبب استحثاثها من قبل أحد الكائنات حيث يوفر الورم الغذاء والملجأ لذلك الكائن. إن العديد من الأنواع الحشرية التابعة لرتب مختلفة هي من مسببات الأورام. الا ان الأورام الاكثر تعقيداً من حيث التركيب والتي يظهر نسيجها قيمة غذائية جيدة هي تلك التي يصنعها ذباب عائلة Cecidomyiidae وزنابير الـ *Cynipid* من عائلة Cynipidae من رتبة غشائية الاجنحة Hymenoptera. إن الاورام المتسببة عن الحشرات تظهر نوع من التنظيم المظري المحدد فضلاً عن الوظائف الفسيولوجية. إن القول ان النوع الحشري المسبب للورم يلعب دوراً مهماً في تحديد شكل الورم تدعمه حقيقة ان الأنواع الحشرية القريبة من بعضها تصنع أورام على نفس النبات تختلف عن بعضها بالتركيب والوظيفة (الشكل 3-14).



الشكل (3-14): اوراق البلوط *Quercus robur* مع اورام لأربعة انواع من الـ*Cynipid* (F,C,B,A) ونوعين من ذباب الـ*Cecidomyiid* (E,D) *Trichonaspis synaspis* (A) (B) *Cynips disticha* (C) *C.divisa* (D) *Macrodiplassis volvens* (E) *M.dryobia* مع *Neuropterus baccarum* (F) مقاطع عرضية لثلاثة انواع من الاورام (C-A) (عن W.M.Vanleeuwen، 1957).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

إن الحشرات الصانعة للأورام لا تتحكم فقط في نمو الورم وانما تتحكم ايضاً في حركة المواد الغذائية الى الورم، وفي عملية تحليل لتوزيع نواتج التمثيل الضوئي في نبات الهندباء البرية الـ Dandelion (*Taraxacum officinale*) باستخدام الـ Co1 ذو الكاربون المشبع اظهرت ان الورم عبارة عن احواض فسيولوجية لعملية التمثيل الضوئي وقد تعمل على تصريف نواتجها وذلك اعتماداً على عدد الاورام للنبات وقد وجد ان 70% من مجموع الكاربون المشبع تم انتاجها من قبل النبات العائل [3]. في دراسة اخرى وجد حدوث تغيرات في تركيز الأحماض الامينية لعصارة اللحاء في اوراق نبات *Sorbus commixta* الحاوية على اورام يعيش بداخلها نوع من المنْ وقد وجد ان كمية الاحماض الامينية الموجودة في السوائل الناضحة من قطع الأوراق ذات الاورام هي أكثر خمس مرات من كمية الأحماض الامينية الموجودة في الاوراق عديمة الأورام ومن المحتمل ان يكون سبب ذلك هو تحطم بروتين الورقة بفعل الحشرات المسببة للورم [57]. إن حشرات الأورام قد تعمل ايضاً على تحوير او التلاعب في عملية التصنيع الحيوي للمركبات الدفاعية للعائل النباتي، ففي دراسة عن كيمياء الفينولات في نبات الطرفة Willow وجد ان الاورام المتسببة عن اصابة الزنبور المنشاري *Eupontania* spp لعدة أنواع من الطرفة ادى الى خفض تراكيز المركبات الفينولية في داخل الأورام مقارنة بتراكيبها الموجودة في الأوراق [72]. إن الأشكال العديدة جداً للأورام تعكس مقدار التنوع في الحشرات المسببة للأورام تثير تساؤلات عديدة حول ماهية المواد التي تفرزها الحشرات الصانعة للأورام والتي تستحث النبات على تكوين الاورام، وما هي الأحداث التي تتم على المستوى الجزيئي في النبات العائل بعد اصابته بالنوع المسبب للورم. إن المعلومات المتوفرة للإجابة على الاسئلة السابقة لازالت قليلة جداً. ألا أن عزل بعض دهون مايتوكندريا الحشرات الصانعة للأورام يشكل البداية لحل التداخل بين الحشرات والنبات [42، 59]. (انظر الفصل الرابع).

هل تمتلك النباتات بعض الدفاعات ضد الحشرات الصانعة للأورام؟ الجواب هو نعم. إذ ان العديد من الانواع النباتية تستجيب موضعياً لتفاعلات الحساسية المفرطة الناتجة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

عن الإصابة بحشرات الاورام والتي قد تؤدي الى قتل الحشرة، إن اهمية هذه الاستجابة تم توضيحها في دراسة لحصر نسبة الموت في حشرات الاورام في ثمانية انواع من النباتات الخشبية وقد وجد ان نسبة الموت في الحشرات تراوحت بين 12–94% بمتوسط 59% وذلك تبعاً لنوع النبات وقد وجد ان موت الحشرات كان بسبب تفاعلات الحساسية المفرطة في انسجة النبات [32] وهذا يعني ان النبات يسلط قوة انتخابية قوية على الحشرات الصانعة للأورام مما يسرع من عملية التخصص للعلاقة بين الحشرات والنبات، وهذا ادى الى ان يكون المدى العائلي للحشرات الصانعة للأورام مدى ضيق او محدد مقارنة بحشرات حرشفية الاجنحة داخلية التغذية غير المسببة للأورام.

من المعلومات القليلة السابقة يتبين ان حشرات الاورام وليس العائل النباتي هي التي تحدد موقع وحجم وشكل الورم ولحد ما تؤثر في فسلجة الورم ايضاً وذلك بالرغم من ان الورم ينشأ من انسجة العائل النباتي، الا ان السيطرة على الورم تتم من خلال جينات الحشرات الصانعة للورم [25].

معمارية النبات Plant architecture

يقصد بمعمارية النبات هيكل وحجم النبات، إذ أن هذه المعمارية تؤثر في العديد من الأنواع الحشرية التي تعيش على ذلك النبات. إذ من الواضح مثلاً ان السرخسيات تأوي عدد قليل من الأنواع الحشرية مقارنة بعدد الأنواع الموجودة على شجرة البلوط. وعليه فإن مصطلح معمارية النبات يطلق على حجم وشكل نمو النبات والتي تشمل الظل والمساحة التي يشغلها النبات وشكل ابعاد الساق والاوراق والبراعم وزوايا التفرعات وتركيب سطح النبات ووجود الشعيرات او الزغب في وقت معين، وبتعريف اوسع لمعمارية النبات فإن المعمارية تشمل ايضاً النمو الموسمي للنبات وبقائه [59].

إن عملية تحليل دور العناصر المكونة لمعمارية النبات في استخدام الحشرات لذلك النبات كمسكن او مكان ملائم للعيش [35، 38]. ففي دراسة لبيان التباين الكبير في مستويات الضرر الذي تحدثه يرقات الـ Noctuid على نبات عود الغار Spurge laurel (*Daphne laureola*) حيث اظهرت الدراسة ان تكرار وجود اليرقات ارتبط معنوياً مع عدد الأوراق في لفة الورق حول الفرع وكان الارتباط سالباً مع متوسط قطر

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

قاعدة الساق [2]. دراسات أخرى عديدة تناولت تأثير بعض الجوانب المعمارية للنبات في الحشرات العاشبة من خلال تأثيرها في الاعداء الطبيعية لتلك الحشرات. مثال ذلك وجد ان يرقات الدعسوقة تمكنت من استهلاك اعداد من المنْ الموجود على حشيشة الرز الهندية *Oryzopsis hymenopides* تزيد مرتين ونصف على نبات حشيشة القمح ذات العرف Crested Wheatgrass (*Agropyron desertorum*) وكلا النباتين هما من العوائل الطبيعية للحشرة ومتشابهة المعمارية ماعدا الاختلاف في زاوية انفراج الورقة عن الفرع [19]. في دراسة اخرى وجد ان يرقات أسد المنْ تمكنت من افتراس أكثر من ضعفي عدد المنْ الموجود على نبات حشيشة الرز الهندية. إن انخفاض نسبة الافتراس على نبات حشيشة الحنطة ذات العرف يرجع الى ان المنْ يفضل التغذية في مواقع مخفية على النبات مثل اغماد الأوراق الناضجة والتي تكون كبيرة عادة مقارنة بتلك الموجودة في نبات حشيشة الرز الهندية [20].

إن معمارية النبات قد تؤثر ايضاً في سلوك الحشرات المتطفلة حيث وجد ان نسبة التطفل على بق الحمضيات الدقيقي من قبل الزنابير المتطفلة من غشائية الأجنحة ارتبطت سلباً مع العديد من صفات النبات مثل حجم النبات وارتفاعه وعدد اوراق النبات ومساحة سطح الورقة وعدد أفرع النبات [21]. إن الأمثلة السابقة توضح ان معمارية النبات العائل تؤثر في الاعداء الطبيعية للحشرات العاشبة وأنها تمثل عامل ذو تأثير معنوي في نشاط سكان الحشرات العاشبة. مما سبق يتبين ميل النباتات الكبيرة والمعقدة التركيب الى ان تكون اكثر تنوعاً في الحشرات التي تأويها، وهي مسألة منطقية تتفق والحقائق الاتية:-

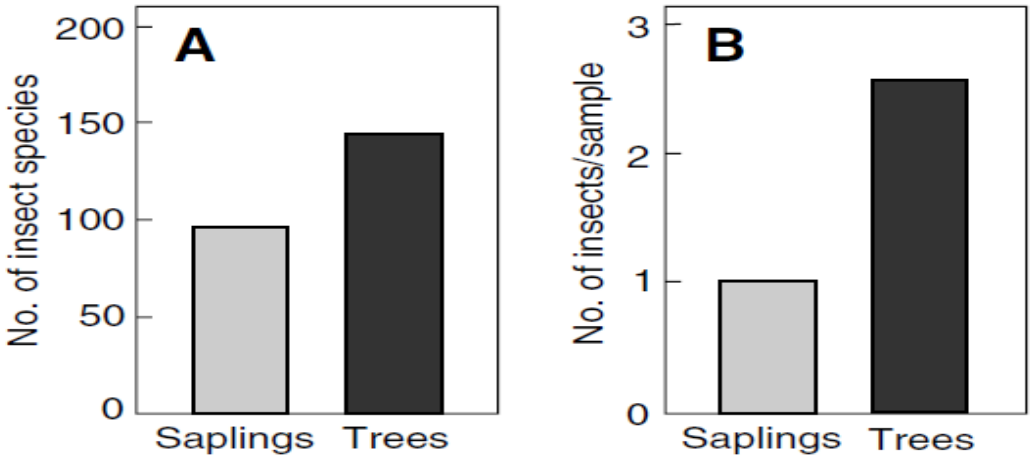
1-) ان معظم الحشرات الدقيقة تستثمر اجزاء محددة من النبات العائل.

2-) ان مدى البيئات الدقيقة او النوخ Niches ترتبط ودرجة تعقد النبات.

وعليه فإن مجاميع النباتات من وحيدة الفلقة الى الأعشاب والى الشجيرات والاشجار والتي تمثل تدرجاً في حجم النبات ودرجة تعقده المعماري ترتبط مع الزيادة في درجة تنوع الحياة الحشرية على مجموعة نباتية، حيث وجد في فنلندا ان الأشجار والشجيرات تستضيف أنواع من حرشفية الأجنحة تزيد بمقدار عشرة اضعاف ما

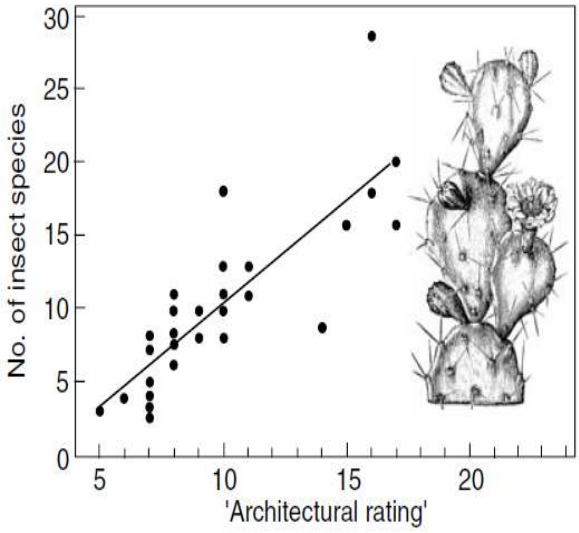
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

تستضيفه الأعشاب والحشائش من نفس المجموعة الحشرية [69]. في دراسة أخرى وجد ان النباتات الطويلة تستضيف عدد أكبر من الحشرات مقارنة بنباتات نفس النوع الاقصر. مثال ذلك وجد ان أعداد الحشرات العاشبة ازدادت مع زيادة طول نباتات الـ *Calluna vulgaris* في مواقع مختلفة في انكلترا وسكوتلندا حيث ان ارتفاع هذا النبات يتباين ما بين 5 –55سم، حيث وجد ان كثافة يرقات حرشفية الأجنحة تضاعفت تقريباً مع كل 20 سم زيادة في طول النبات، وان بعض الانواع الحشرية كانت تفضل نباتات الـ *Calluna* الطويلة او المرتفعة [40]. نفس الحالة او الظاهرة وجدت على اشجار الغابات الاستوائية الرطبة المعروفة بالاسم *Pourouma bicolor* وذلك عند المقارنة في محتوى الاشجار الكبيرة والصغيرة او الحديثة لنفس النوع من الحشرات علماً ان ارتفاع الأشجار الصغيرة كان اقل من 4م فيما تراوح طول الاشجار الكاملة ما بين 1–30 م حيث لوحظ وجود تباين متميز بين توفر الحشرات العاشبة وتنوعها (الشكل 3–15) ما بين الأشجار الكبيرة وصغيرة العمر. في دراسة اخرى تم تحديد خمسة صفات معمارية تؤثر في تنوع الحشرات العاشبة على 18 نوع مختلف من نباتات الصبير التابعة للجنس *Opuntia* [67] وقد وجد ان صفة ارتفاع النبات كانت العامل الرئيس المؤثر في عدد الانواع الحشرية المتغذية على نباتات الصبير وان الارتباط كان موجب ومعنوي وقيمته (r=0.59) تلاه حجم النبات (الشكل 3–16).



الشكل (3-15): (A) المقارنة في التنوع الحشري (عدد الانواع الحشرية العاشبة) (B) توفر الحشرات (متوسط عدد الحشرات/ للعينة) على اشجار الـ *Pourouma bicolor* الصغيرة Sapling والكبيرة (عن Bafsel، 2001) (8).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل (3-16): عدد الانواع الحشرية العاشبة المرتبطة مع 28 نوع من صبير امريكا الشمالية والجنوبية كنتيجة لمعمارية أنواع الصبير (عن Moran، 1950) (67).

Conclusions الخلاصات

بالرغم من ان الدراسات التي تمت في العقود الماضية ركزت على التداخل بين الحشرات العاشبة والنبات من الناحية الكيميائية أكثر من تركيزها عن دور الصفات الفيزيائية للنبات، وذلك بالرغم من وجود العديد من الأدلة المقنعة حول دور خشونة النبات ونسبة الألياف التي يمكن ان تحدثها الحشرات العاشبة أكثر من الدفاعات الكيميائية [26 و83]. إن تحليل تركيب مجتمع الحشرات العاشبة في غابة مفتوحة لأشجار اليوكالبتوس أظهرت ان مجموع الحشرات ارتبط بقوة بالصفات التركيبية للورقة النباتية أكثر من مكونات الورقة [75]. إن تحسين مقاومة نباتات المحاصيل ضد الآفات الحشرية سواء باستخدام طرائق تربية النبات التقليدية او باستخدام الهندسة الوراثية يتطلب توفير المعلومات الدقيقة في مجال السلوك التغذوي للحشرات العاشبة. إن الدراسات الكمية حول الاهمية النسبية للدفاعات الفيزيائية والكيميائية للنبات ستوفر معلومات لما سبق [50]. من الضروري ايضاً الاهتمام بموضوع خشونة الانسجة النباتية كوسيلة دفاعية مهمة ضد الحشرات العاشبة [76].

إن المظهر الخارجي للنبات له تأثير واضح ومباشر في الحشرات العاشبة فضلاً عن تأثيره غير المباشر من خلال تأثيره في الأعداء الطبيعية للحشرات العاشبة [70، 71].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

References المصادر

1. Agrawal, A.A. and Karban, R. (1997). Domatia mediate plant–arthropod mutualism. Nature, 387, 562–63.
2. Alonso, C. and Herrera, C.M. (1996). Variation in herbivory within and among plants of *Daphne laureola* (Thymelaeaceae): correlation with plant size and architecture. Journal of Ecology, 84, 495–502.
3. Bagatto, G., Paquette, L.C., and Shorthouse, J.D. (1996). Influence of galls of *Phanacis taraxaci* on carbon partitioning within common dandelion, *Taraxacum officinale*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 79, 111–17.
4. Barbehenn, R.V. (1992). Digestion of uncrushed leaf tissues by leaf-snipping larval Lepidoptera. Oecologia, 89, 229–35.
5. Barbehenn, R.V. and Bernays, E.A. (1992). Relative nutritional quality of C3 and C4 grasses for a graminivorous lepidopteran, *Paratrytone melane* (Hesperidae). Oecologia, 92, 97–103.
6. Barbehenn, R.V., Karowe, D.N., and Chen, Z. (2004). Performance of a generalist grasshopper on a C3 and a C4 grass: compensation for the effects of elevated CO2 on plant nutritional quality. Oecologia, 140, 96–103.
7. Barthlott, W., Neinhuis, C., Cutler, D., Ditsch, F., Muesel, I., Theisen, I., et al. (1998). Classification and terminology of plant epicuticular waxes. Botanical Journal of the Linnean Society, 126, 237–60.
8. Basset, Y. (2001). Communities of insect herbivores foraging on saplings versus mature trees of *Pourouma bicolor* (Cecropiaceae) in Panama. Oecologia, 129, 253–60.
9. Berdegue, M. and Trumble, J.T. (1996). Effects of plant chemical extracts and physical characteristics of *Apium graveolens* and Chenopodium murale on host choice by

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

Spodoptera exigua larvae. Entomologia Experimentalis et Applicata, 78, 253–62.
10. Bergvinson, D.J., Arnason, J.T., Hamilton, R.I., Milton, J.A., and Jewel, D.C. (1994). Determining leaf toughness and its role in maize resistance to the European corn borer (Lepiodoptera: Pyralidae). Journal of Economic Entomology, 87, 1743–8.
11. Bernays, E.A. (1986). Diet-induced head allometry among foliage chewing insects and its importance for graminivores. Science, 231, 495–7.
12. Bernays, E.A. (1991). Evolution of insect morphology in relation to plants. Philosophical Transactions of the Royal Society, London, B333, 257–64.
13. Bernays, E.A. and Janzen, D.H. (1988). Saturniid and sphingid caterpillars: two ways to eat leaves. Ecology, 69, 1153–60.
14. Brennan, E.B. and Weinbaum, S.A. (2001). Stylet penetration and survival of three psyllid species on adult leaves and 'waxy' and 'de-waxed' juvenile leaves of Eucalyptus globulus. Entomologia Experimentalis et Applicata, 100, 355–66.
15. Burkhardt, B. and Zwo¨ lfer, H. (2002). Macroevolutionary trade-offs in the tephritid genus *Urophora*: benefits and costs of an improved plant gall. Evolutionary Ecology Research, 4, 61–77.
16. Chang, G.C., Rutledge, C.E., Biggam, R.C., and Eigenbrode, S.D. (2004). Arthropod diversity in peas with normal or reduced waxy bloom. Journal of Insect Science, 4(18), 1–11.
17. Chapman, R.F. (1995). Mechanics of food handling by chewing insects. In Regulatory mechanisms in insect feeding, (ed. R.F. Chapman and G. de Boer), pp. 3–31. Chapman & Hall, New York.
18. Chiang, H.-S. and Norris, D.M. (1983). Morphological and physiological parameters of soy bean resistance to

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

Agromyzid bean flies. Environmental Entomology, 12, 260–5.
19. Clark, T.L. and Messina, F.J. (1998a). Plant architecture and the foraging success of ladybird beetles attacking the Russian wheat aphid. Entomologia Experimentalis et Applicata, 86, 153–61.
20. Clark, T.L. and Messina, F.J. (1998b). Foraging behavior of lacewing larvae (Neuroptera: Chrysopidae) on plants with divergent architectures. Journal of Insect Behavior, 11, 303–17.
21. Cloyd, R.A. and Sadof, C.S. (2000). Effects of plant architecture on the attack rate of *Leptomastix dactylopii* (Hymenoptera: Encyrtidae), a parasitoid of the citrus mealybug (Homoptera: Pseudococcidae). Environmental Entomology, 29, 535–41.
22. Coley, P.D. (1983). Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. Ecological Monographs, 53, 209–33.
23. Dalin, P. and Bjo¨rkman, C. (2003). Adult beetle grazing induces willow trichome defence against subsequent larval feeding. Oecologia, 134, 112–18, 554.
24. Davies, R.G. (1988). Outlines of entomology (7th edn). Chapman & Hall, London.
25. Dawkins, R. (1982). The extended phenotype. Oxford University Press, Oxford.
26. Dyer, L.A. and Coley, P.D. (2002). Tritrophic interactions in tropical versus temperate communities. In Multitrophic level interactions (ed. T. Tscharntke and B.A. Hawkins), pp. 67–88. Cambridge University Press, Cambridge.
27. Eigenbrode, S.D. (2004). The effects of plant epicuticular waxy blooms on attachment and effectiveness of predatory insects. Arthropod Structure and Development, 33, 91–102.
28. Eigenbrode, S.D. and Espelie, K.E. (1995). Effects of plant epicuticular lipids on insect herbivores. Annual Review of Entomology, 40, 171–94.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

29. Eigenbrode, S.D., Kabalo, N.N., and Stoner, K.A. (1999). Predation, behavior, and attachment by *Chrysoperla plarabunda* larvae on *Brassica oleracea* with different surface waxblooms. Entomologia Experimentalis et Applicata, 90, 225–35.
30. English-Loeb, G., Norton, A.P., and Walker, M.A. (2002). Behavioral and populations consequences of acarodomatia in grapes on phytoseiid mites (Mesostigmata) and implications for plant breeding. Entomologia Experimentalis et Applicata, 104, 307–19.
31. Epstein, E. (1999). Silicon. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 50, 641–64.
32. Fernandes, G.W. and Negreiros, D. (2001). The occurrence and effectiveness of hypersensitive reaction against galling herbivores across host taxa. Ecological Entomology, 26, 46–55.
33. Frost, S.W. (1959). Insect life and insect natural history (2nd edn). Dover Publications, New York.
34. Gartner, B.L. (2001). Multitasking and tradeoffs in stems, and the costly dominion of domatia. New Phytologist, 151, 311–13.
35. Godin, C., Costes, E., and Sinoquet, H. (1999). A method for describing plant architecture which integrates topology and geometry. Annals of Botany, 84, 343–57.
36. Gorb, E.V. and Gorb, S.N. (2002). Attachment ability of the beetle Chrysolina fastuosa on various plant surfaces. Entomologia Experimentalis et Applicata, 105, 13–28.
37. Grostal, P. and O'Dowd, D.J. (1994). Plants, mites and mutulism: leaf domatia and the abundance and reproduction of mites on *Viburnum tinus* (Caprifoliaceae). Oecologia, 97, 308–15.
38. Hanan, J., Prusinkiewicz, P., Zalucki,M., and Skirvin, D. (2002). Simulation of insect movement with respect to plant architecture and morphogenesis. Computers and Electronics in Agriculture, 35, 255–69.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

39. Harris, K.F., Smith, O.P., and Duffus, J.E. (ed.) (2001). Virus–insect–plant interactions. Academic Press, San Diego.
40. Haysom, K.A. and Coulson, J.C. (1999). The Lepidoptera fauna associated with *Calluna vulgaris*: effects of plant architecture on abundance and diversity. Ecological Entomology, 23, 377–85.
41. Heming, B.S. (1993). Structure, function, ontogeny, and evolution of feeding in thrips (Thysanoptera). In Functional morphology of insect feeding (ed. C.W. Schaefer and R.A.B. Leschen), pp. 5–41. Entomological Society of America, Lanham.
42. Hilker, M., Rohfritsch, O., and Meiners, T. (2002). The plant's response towards insect egg deposition. In Chemoecology of insect eggs and egg deposition (ed. M. Hilker and T. Meiners), pp. 205–33. Blackwell, Berlin.
43. Hochuli, D.F. (1996). The ecology of plant/insect interactions: implications of digestive strategy for feeding by phytophagous insects. Oikos, 75, 133–41.
44. Hochuli, D.F. and Roberts, F.M. (1996). Approximate digestibility of fibre for a graminivorous caterpillar. Entomologia Experimentalis et Applicata, 81, 15–20.
45. Howlett, B.G., Clarke, A.R., and Madden, J.L. (2001). The influence of leaf age on the oviposition preference of *Chrysophtharta bimaculata* (Olivier) and the establishment of neonates. Agricultural and Forest Entomology, 3, 121–27.
46. Huxley, C.R. and Cutler, D.F. (ed.) (1991). Ant–plant interactions. Oxford University Press, Oxford.
47. Isely, F.B. (1944). Correlation between mandibular morphology and food specificity in grasshoppers. Annals of the Entomological Society of America, 37, 47–67.
48. Jeffree, C.E. (1986). The cuticle, epicuticular waxes and trichomes of plants, with reference to their structure, functions and evolution. In Insects and the plant surface,

(ed. B.E. Juniper and T.R.E. Southwood), pp. 23–64. E. Arnold, London.
49. Jetter, R., Scha¨ffer, S., and Riederer, M. (2000). Leaf cuticular waxes are arranged in chemically and mechanically distinct layers: evidence from *Prunus laurocerasus* L. Plant and Environment, 23, 619–28.
50. Kanno, H. and Harris, M.O. (2000). Leaf physical and chemical features influence selection of plant genotypes by Hessian fly. Journal of Chemical Ecology, 26, 2335–54.
51. Kareiva, P. and Sahakian, R. (1990). Tritrophic effects of a simple architectural mutation in pea plants. Nature, 345, 433–4.
52. Keeping, M.G. and Meyer, J.H. (2002). Calcium silicate enhances resistance of sugarcane to the African stalk borer *Eldana saccharina* Walker (Lepidoptera: Pyralidae). Agricultural and Forest Entomology, 4, 265–74.
53. Kennedy, C.E.J. (1986). Attachment may be a basis for specialization in oak aphids. Ecological Entomology, 11, 291–300.
54. Kennedy, C.E.J. and Southwood, T.R.E. (1984). The number of species of insects associated with British trees: a re-analysis. Journal of Animal Ecology, 53, 455–78.
55. Khan, Z.R. and Ramachandran, R. (1989). Studies on the biology of the yellow stem borer, *Scirpophaga incertulas*. ICIPE Annual Report, 1989, 24–5.
56. Kingsolver, J.G. and Daniel, T.L. (1995). Mechanics of food handling by fluid-feeding insects. In: Regulatory mechanisms in insect feeding (ed. R.F. Chapman and G. de Boer), pp. 32–73. Chapman & Hall, New York.
57. Koyama, Y., Yao, I., and Akimoto, S.-I. (2004). Aphid galls accumulate high concentrations of amino acids: a support for the nutrition hypothesis for gall formation. Entomologia Experimentalis et Applicata, 113, 35–44.
58. Labandeira, C.C. (1997). Insect mouthparts: ascertaining the paleobiology of insect feeding strategies. Annual Review of Ecology and Systematics, 28, 153–93.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

59. Lawton, J.H. (1983). Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. Annual Review of Entomology, 28, 23–39.
60. Lee, Y.L., Kogan, M., and Larsen, J.R. (1986). Attachment of the potato leafhopper to soybean plant surfaces as affected by morphology of the pretarsus. Entomologia Experimentalis et Applicata, 42, 101–8.
61. Merz, E. (1959). Pflanzen und Raupen. _ber einige Prinzipien der Futterwahl bei Gro_schmetterlingsraupren. Biologisches Zentralblatt, 78, 152–88.
62. Meyer, G.A. (1993). A comparison of the impacts of leaf- and sap-feeding insects on growth and allocation of goldenrod. Ecology, 74, 1101–16.
63. Miles, P.W. (1999). Aphid saliva. Biological Reviews, 74, 41–85.
64. Miller, W.E. (2004). Host breadth and voltinism in gall-inducing Lepidoptera. Journal of the Lepidopterists' Society, 58, 44–7.
65. Moore, D. (1984). The role of silica in protecting Italian ryegrass (*Lolium multiflorum*) from attack by dipterous stem-boring larvae (*Oscinella frit* and other related species). Annals of Applied Biology, 104, 161–6.
66. Moraes, J.C., Goussain, M.M., Basagli, M.A.B., Carvalho, G.A., Ecole, C.C., and Sampaio, M.V. (2004). Silicon influence on the tritrophic interaction: wheat plants, the greenbug *Schizaphis graminum* (Rondani) (Hemiptera: Aphididae), and its natural enemies, *Chrysoperla externa* (Hagen) (Neuroptera: Chrysopidae) and *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera: Aphidiidae). Neotropical Entomology, 33, 619–24.
67. Moran, V.C. (1980). Interactions between phytophagous insects and their Opuntia hosts. Ecological Entomology, 5, 153–64.
68. Mullin, C.A. (1986). Adaptive divergence of chewing and sucking arthropods to plant allelochemicals. In: Molecular

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

aspects of insect–plant associations (ed. L.B. Brattsten and S. Ahmad), pp. 175–209. Plenum Press, New York.
69. Niemela¨ , P.,Tahvanainen, J.,Sorjonen,J.,Hokkanen, T., and Neuvonen, S. (1982). The influence of host plant growth form and phenology on the life strategies of Finnish macrolepidopterous larvae. Oikos, 39, 164–70.
70. Norris, D.M. and Kogan, M. (1980). Biochemical and morphological bases of resistance. In Breeding plants resistant to insects (ed. F.G. Maxwell and P.R. Jennings), pp. 23–61. Wiley, New York.
71. Norton, A.P., English-Loeb, G., and Belden, E. (2001). Host plant manipulation of natural enemies: leaf domatia protect beneficial mites from predators. Oecologia, 126, 535–42.
72. Nyman, T. and Julkunen-Tiitto, R. (2000). Manipulation of the phenolic chemistry of willows by gallinducing sawflies. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 97, 13184–7.
73. O'Dowd, D.J. and Pemberton, R.W. (1998). Leaf domatia and foliar mite abundance in broadleaf deciduous forest of north Asia. American Journal of Botany, 85, 70–8.
74. O'Dowd, D.J. and Willson, M.F. (1991). Associations between mites and leaf domatia. Trends in Evolotion and Ecology, 6, 179–82.
75. Pagani, M., Freeman, K.H., and Arthur, M.A. (1999). Late Miocene atmospheric CO2 concentrations and the expansion of C4 grasses. Science, 285, 876–9.
76. Panda, N. and Khush, G.S. (1995). Host plant resistance to insects. CAB International, London.
77. Pappers, S.M., Van Dommelen, H., Van der Velde, G., and Ouborg, N.J. (2001). Differences in morphology and reproductive traits of *Galerucella nymphaeae* from four host plant species. Entomologia Experimentalis et Applicata, 99, 183–91.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

78. Peeters, P.J. (2002). Correlations between leaf structural traits and the densities of herbivorous insect guilds. Biological Journal of the Linnean Society, 77, 43–65.
79. Plumb, R.T. (ed.) (2002). Plant virus vector interactions. Advances in Botanical Research, 36, 1–221.
80. Raven, J.A. (1983). Phytophages of xylem and phloem. Advances in Ecological Research, 13, 135–234.
81. Redfern, M. (1997). Plant galls: an intimate association between animals and plants. Antenna, 21, 55–63.
82. Robinson, S.J., Thurston, R., and Jones, G.A. (1980). Antixenosis of smooth leaf cotton Gossypium spp. To the ovipositional response of the tobacco budworm Heliothis virescens. Crop Science, 20, 646–49.
83. Sanson, G., Read, J., Aranwela, N., Clissold, F., and Peeters, P. (2001). Measurement of leaf biomechanical properties in studies of herbivory: opportunities, problems and procedures. Austral Ecology, 26, 535–46.
84. Scheirs, J., de Bruyn, L., and Verhagen, R. (2001). A test of the C3–C4 hypothesis with two grass miners. Ecology, 82, 410–21.
85. Schofield, R.M.S., Nesson, M.H., and Richardson, K.A. (2002). Tooth hardness increases with zinccontent in mandibles of young adult leaf-cutter ants. Naturwissenschaften, 89, 579–83.
86. Schoonhoven, L.M. and Henstra, S. (1972). Morphology of some rostrum receptors in Dysdercus spp. Netherlands Journal of Zoology, 22, 343–46.
87. Shorthouse, J.D. and Rohfritsch, O. (eds) (1992). Biology of insect-induced galls. Oxford University Press, New York.
88. Southwood, T.R.E. (1986). Plant surfaces and insects—an overview. In Insects and the plant surface (ed. B. Juniper and T.R.E. Southwood), pp. 1–22. E. Arnold, London.
89. Stone, G.N. and Scho¨nrogge, K. (2003). The adaptive significance of insect gall morphology. Trends in Ecology and Evolution, 18, 512–22.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

90. Strong, D.R., Lawton, J.H., and Southwood, T.R.E. (1984). Insects on plants. Community patterns and mechanisms. Blackwell, Oxford.
91. Tjallingii, W.F. (1978). Mechanoreceptors of the aphid labium. Entomologia Experimentalis et Applicata, 24, 731–7.
92. Tjallingii, W.F. (1995). Regulation of phloem sap feeding by aphids. In Regulatory mechanisms in insect feeding (ed. R.F. Chapman and G. de Boer), pp. 190–209. Chapman & Hall, New York.
93. Traw, M.B. and Dawson, T.E. (2002). Differential induction of trichomes by three herbivores of black mustard. Oecologia, 131, 526–32.
94. Van Lenteren, J.C., Hua, L.Z, Kamerman, J.W., and Xu, R. (1995). The parasite–host relationship between *Encarsia formosa* (Hym., Aphelinidae). and *Trialeurodes vaporariorum* (Hom., Aleyrodidae). XXVI. Leaf hairs reduce the capacity of Encarsia to control greenhouse whitefly on cucumber. Journal of Applied Entomology, 119, 553–9.
95. Werker, E. (2000). Trichome diversity and development. Advances in Botanical Research, 31, 1–36.
96. White, C. and Eigenbrode, S.D. (2000). Leaf surface waxbloom in *Pisum sativum* influences predation and intra-guild interactions involving two predator species. Oecologia, 124, 252–59.
97. Williams, M.A.J. (ed.) (1994). Plant galls: organisms, interactions, populations. Clarendon, Oxford.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الفصل الرابع
كيمياء النبات، تنوع بلانهاية

تمهيد
كيمياء حياتية النبات
التباين المؤقت
تأثير الموقع والأسمدة
المقاومة المستحثة
تباين النمط الوراثي
الخلاصات
المراجع
المصادر

قلم الجزائر | WWW.DZPEN.COM

تمهيد

إن النباتات بطبيعة الحال لا تستطيع ان تقاتل او تهرب كما تمتاز اغلب أنواعها بطول فترة الجيل فيها ونسبة إعادة التشكل هذه الصفات تبدو في غير صالح النبات مقارنة بالحشرات التي تتغذى على تلك النباتات، إذ أن الحشرات تتمكن من التكيف السريع للظروف المحيطة بها وذلك بسبب حجمها الصغير وفترة حياتها القصيرة مع قدرة تكاثرية عالية، الأكثر من ذلك فإن الأنواع المجنحة منها تمتلك القدرة على الانتشار وتجتاح بكفاءة مصادر الغذاء البعيدة عن أماكن وجودها. إن الحياة النباتية للأرض (Flora) تضم مدى واسع من الغطاء النباتي المتباين جداً، هذه النباتات لها نظام مقاومة فعال هو عبارة عن خليط من عوامل فيزيائية وكيميائية. إن مصطلح المقاومة Resistance من ناحية التداخلات بين الحشرات والنبات تعني قابلية النبات او قدرته على تجنب او خفض الضرر الذي تسببه الحشرات العاشبة [151 و213].

إن الصفات الكيميائية للنبات جذبت اهتمام الكثير من الباحثين المهتمين بدراسة العلاقات الحشرية النباتية وكانت نتيجية توفر كم هائل من الدراسات والمراجع في هذا المجال. إن حصيلة الدراسات السابقة توصلت اليوم الى ان عالم النبات يتميز بوجود العديد من مركبات الايض الثانوية وان 80% من تلك المواد مركبات طبيعية نباتية المصدر او الأصل [119] هذه الكيميائيات التي تنتجها النباتات تلعب دوراً مهماً في السيطرة على سلوك الحشرات في الطبيعية. إن معظم فقرات هذه الفصل ستتعامل مع حركة ونشاط مركبات الايض الثانوية في النبات. إن الحشريين ينظرون بحذر الى التباين المظهري والسلوكي في الحشرات العاشبة، فيما ينظرون الى النبات على أنه مصدر متجانس لغذاء الحشرات العاشبة من خلال تشابه التركيب الكيميائي لأي جزء نباتي معين. مثال ذلك تشابه ورقة النبات في أي نبات او بين نباتات النوع. هذه النظرية الخاطئة كما سنلاحظ في هذا الفصل ان حقائق اليوم تشير الى ان العوائل النباتية متباينة جداً في المكان والزمان ان زيادة الأدلة اليوم تدعم فكرة التباين بين النباتات يمنع الضرر الكامل الذي قد تحدثه الحشرات العاشبة.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

كيمياء حياتية النبات Plant biochemstry

تشترك النباتات مع بقية الكائنات الحية بعدد من التفاعلات الكيموحيوية التي تعمل على إدامة الفعاليات الأساسية لعمليات الايض في النبات والتي تشمل عمليات تصنيع وتكسير العديد من الكيميائيات ومنها الأحماض النووية والبروتينات وبوادئها وبالأخص الكاربوهيدرات وأحماض الكاربوكسيل وغيرها [38]. استناداً الى عمليات الايض الأولية فان النبات يحوي مجموعة من المسارات لتصنيع العديد من مركبات الايض الثانوية التي تتنوع منها شبكة واسعة ومتنوعة جداً من المواد النباتية، ان المواد السابقة يتم إنتاجها عبر ثلاث مسارات حيوية وراثية Biogenic كل واحد منها يؤدي الى واحد او بضع نواتج ايض رئيسة ومنها تشتق العديد من المركبات وذلك من خلال سلسلة من الأنزيمات المتعاقبة التي تعمل على تلك المركبات [125]، ولحد اليوم فإن بضع مسارات او خطوط من التصنيع الحيوي للمركبات الثانوية تم دراستها و التعرف عليها بشكل جيد بالرغم من انها مسارات معقدة جداً، كما هو الحال عند تصنيع مادة التاكسول (Taxol) وهي مادة قوية مانعة لتغذية الحشرات وجدت في أوراق قلف أشجار الـ Yew او الطقسوس [61] وان عملية تصنيع التاكسول الـ Taxol في النبات يتم عن طريق 20 تحويل انزيمي [283]. إن عملية تحديد المركبات الأولية والثانوية او وضع حد فاصل بين مسار التخليق الأولي والثانوي قد لا يكون هو القضية الملحة اليوم.

إن سوربينول كحول السكر نادراً ما يوجد خارج أنسجة اللكنين في عائلة Rosaceae، يعمل في نبات الزعرور Hawthorn وبقية التفاحيات ككاربوهيدرات ذائبة. وفي الأوراق عندما يكون تركيزها أكثر من 11% من وزنها الجاف فان السوربيتول Sorbitol يعمل كحامل أولي للطاقة [99، 159] وفي هذه الحالة يصعب القول هل الـ Sorbitol هو مركب أولي او ثانوي وعليه فان تقسيم مركبات الايض الى مركبات أولية او ثانوية هو تقسيم مشوش او قلق.

1-) ايض النبات الأولي Primary plant metabolism:- أن عملية التركيب الضوئي هي عملية تتمكن بواسطتها النباتات الخضراء من مسك الطاقة الشمسية وتخزينها بشكل سكريات والتي تشكل المصدر الرئيس للطاقة الكيميائية، وان جزء من

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

هذه الطاقة يستخدم لتحويل النتروجين الى أحماض امينية والتي تشكل وحدات بناء البروتين. كما تدخل السكريات ايضاً في العناصر التركيبية لجدار الخلية. ان الجزء الكبير من الكتلة الحيوية للنبات تتكون من المواد الأولية للنبات وان البعض من هذه المواد يوجد بكميات كبيرة مثال ذلك الليكنوسليلوز Lignocellulose هو من أكثر البوليمرات العضوية المتوفرة على الأرض / كما يشكل السليلوز والهيمسليلوز (كلاهما سكريات متعددة) واللكنين (بوليمر فينولي) معاً ما نسبته 90% من الكتلة الجافة للأشجار متساقطة الأوراق [2].

إن المجاميع الرئيسية لعمليات التمثيل النباتي الأولية، هي البروتينات والكاربوهيدرات والدهون والتي تدخل في العمليات الفسلجية الأساسية للنبات وتشكل المواد المغذية الأساسية للعاشبات ومنها الحشرات، وعليه فان التباين النوعي والكمي للمركبات النباتية الأولية يلعب دور مهم في تفضيل الحشرات للعائل الغذائي [22] (انظر الفصل الخامس).

2-) المركبات النباتية الثانوية Secondary plant substances:- يمكن تعريف مركبات النبات الثانوية بأنها مركبات توجد بكميات محددة في بعض مراتب النبات التقسيمية بتراكيز عالية نسبياً مقارنة بالنباتات الأخرى وليس لها دور ظاهر في عمليات الايض الأولية، وذلك بالرغم من ان التباين الكيميائي بين الأنواع النباتية معروف منذ القدم، الا أن دور هذا التباين الكيميائي ووظائفه لم تعرف إلا في القرن العشرين. في حلقة دراسة للباحث Frankel أكد على دور مركبات النبات الثانوية كنظام دفاعي ضد الحشرات العاشبة وأعدائها الطبيعية [95]، فضلاً عن وجود أدلة كثيرة اليوم عن قيام هذه المركبات بالعديد من الوظائف داخل النبات نفسه إضافة الى دورها الدفاعي.

إن الدور الدفاعي لهذه المركبات قد يرتبط وراثياً لتصبح عوامل مقاومة انتخبت استجابة لضغوط مناخية وعليه فإن التنافس بين أفراد النوع الواحد وبين الأنواع المختلفة من النبات (Allelopathy) [43] او نقص الغذاء (التلويدات وخزين النتروجين) الجفاف والأشعة فوق البنفسجية جميعها تعد عوامل بيئية تلعب دور في

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

عملية الانتخاب والنشؤ وفي إنتاج مركبات النبات الثانوية (هذا الموضوع تم شرحه بشكل مفصل في الفصل الحادي عشر). أن الدور البيئي لمركبات النبات الثانوية دفع الباحث Whittaker الى إطلاق مصطلح Allelchemicals او الكيميائيات الحليلة عليها والتي يمكن تعريفها (بأنها كيميائيات غير مغذية ينتجها أحد افراد النوع الواحد وتؤثر في نمو وصحة وسلوك او بالجوانب الحيوية لسكان أنواع أخرى [290]. تنتج النباتات مجموعة جيدة ومذهلة من مركبات الايض الثانوية (الشكل 4-1) وان نبات واحد مفرد من أحد الأنواع بإمكانه ان ينتج صيدلية من المركبات الثانوية. مثال ذلك النبات الونكة Periwinlie (*Catharanthus raseus*) يحوي أكثر من 100 مركب مختلف من مركبات القلويد الاندولية أحادية التربين Indole Monoterpenoid Alkaloids [38] اما حبات العنب *Vistis vinifera* فيتراكم فيها أكثر من 100 مركب من Alglycones الكلاكيونز مرتبط بالكلوز [237].

إن العدد الكبير لمركبات الايض الثانوية في النوع النباتي الواحد، فضلاً عن الخطوات الإنزيمية الداخلة في عملية إنتاج تلك المركبات، هذه الحقائق تؤكد ان عدد المركبات الثانوية في النوع النباتي الواحد تزيد عن عدد الجينات التي اشتركت في عملية تصنيع تلك المركبات. على مستوى المملكة النباتية يبلغ عدد المركبات الثانوية التي تنتجها المملكة تزيد عن مئات الآلاف من مركبات النبات الثانوية ان عدد المركبات الثانوية التي تم تشخيصها لحد الان تزيد عن 100 ألف مركب وان مركبات جديدة تضاف يومياً الى المراجع العلمية [29، 235] مما سبق يتضح ان الحشرات العاشبة تجد نفسها في محيط كيميائي معقد. إن هذا الكم الكبير من المركبات الثانوية يجعلنا غير قادرين على تقسيمها. مثال ذلك فان تقسيمها على أساس التراكيب الجزيئية مثل Acetyl-coenzyme A و Amino acids او الـ Shikimate او اعتماد التقسيم المشتق من مسارات تصنيعها الحيوي (الشكل 4-2) يبدو انه أكثر ملائمة لمعظم الحالات [38، 176، 223]. ان التقسيم البسيط هو التقسيم الذي يجب إن يميز ما يأتي:-

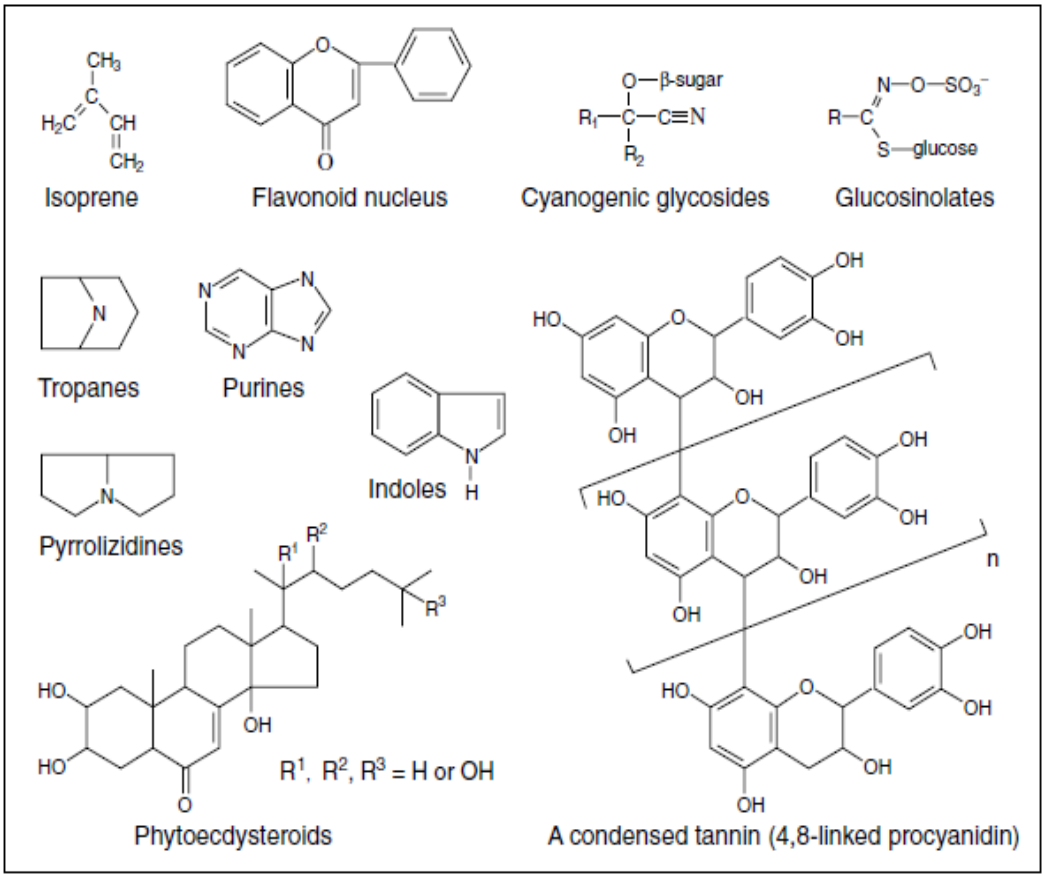
أ-) المركبات الحاوية على النتروجين Nitrogen-Containing

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

ب-) التربينات Terpenoides

ت-) المركبات الفينولية Phenolic

ث-) المركبات الاستيلينية Acetylenic



الشكل (4-1): التراكيب الجزيئية العامة للمجاميع الرئيسة من مركبات النبات الثانوية.

القلويـدات Alkaloids

مركبات نتروجينية حلقية وتمتاز بانتشارها المحدود بين الكائنات الحية. وتضم مجموعة كبيرة متنوعة من الكيميائيات عادة لا توجد بينها علاقة تركيبية، وعادة يمكن تمييز القلويـدات علـى أسـاس الجزيئـات البادئـة لتكوينهـا او جزيئـات تصـنيعها الأولـى او الأساسية. إن معظم القلويدات تبدو مشتقة من مدى محدود من أحماض امينية شائعة مثـل اللايسـين Lysine وتايروسـين Tyrosinec وتريبتوفـان Trypotophane والهستيدين Histidine والاورنيثين Ornithine [89]. مثال ذلك مركب النيكوتين ينتج عن الـ Orthine وحـامض النيكـوتين Nicotinic acid ولعل من أفضل الأمثلة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

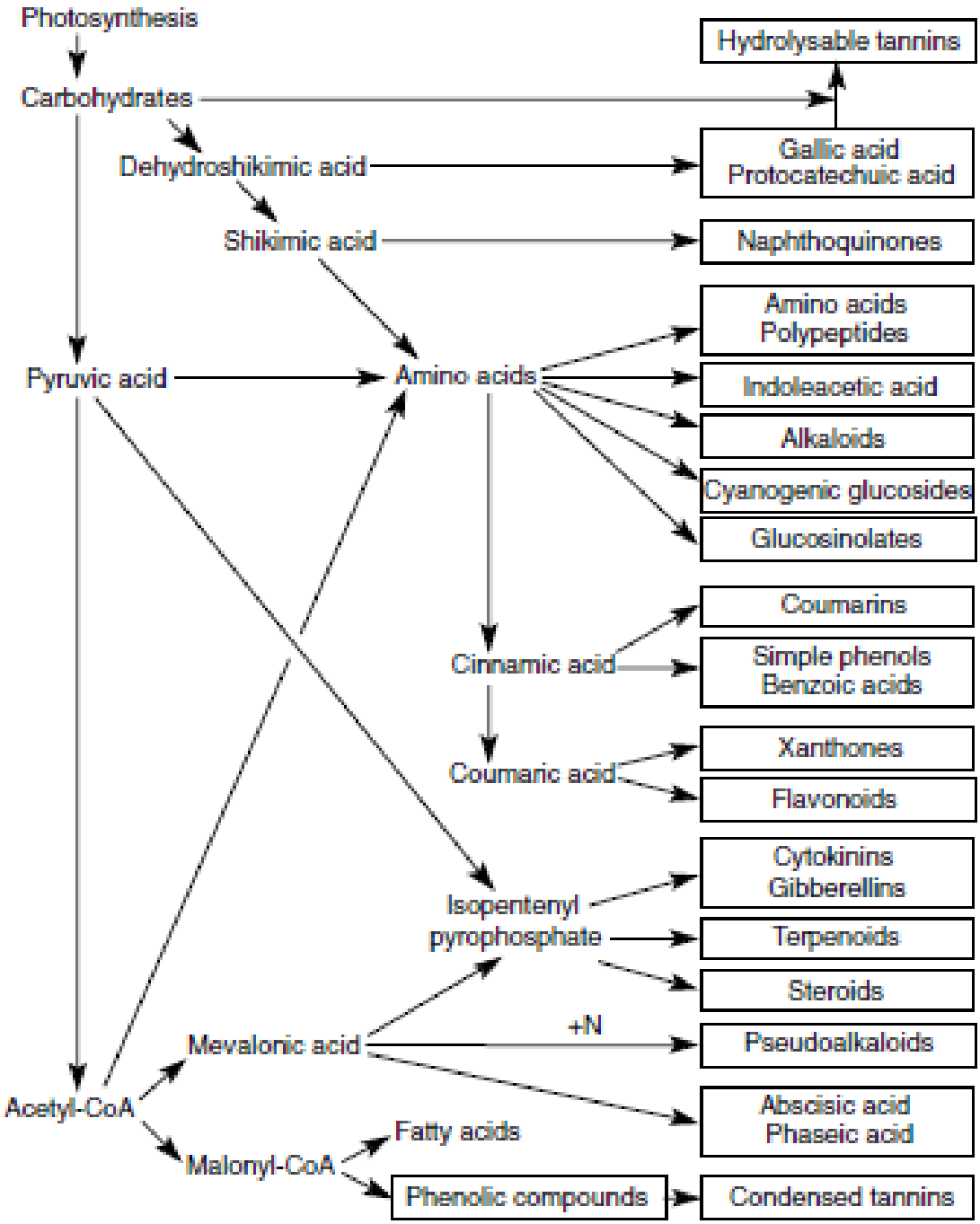
المعروفة في هذا المجال المركب Benzyl isoquinoline alkaloids والمعروف بالأسماء Papaverine و Berberine و Morphine ويقع ضمن هذه المجموعة مركبات الكورير القلويدية Corare alkaloids، كما يقع ضمن هذه المجموعة ايضاً الـ Tubocurarine.

إن العديد من القلويدات وبالأخص تلك العائدة للعائلة الباذنجانية من مجموعة tropane – alkaloids. ان مادة Atropine وجدت في نبات ظل الليل من العائلة الباذنجانية *Atropa belladonna* وكذلك مادة الـ Scopolamine جميع هذه المواد امثلة جيدة للقلويدات. إن مادة الكوكايين Cocine وأقاربها من القلويدات المنتجة من نبات الكوكا *Erythroxylon coca* هي من نفس المجموعة القلويدية ولكنها لا توجد في العائلة الباذنجانية.

إن مركبات القلويدات الاندولية الـ Indole alkaloids أخذت اسمها من وجود نواة الاندول. مركبان آخران معروفان جداً هما الستركنين Strychnine والـ Quininie حيث يمتازان بمذاق مر وهي مواد قوية مانعة لتغذية العديد من الحشرات يعودان ايضاً لهذه المجموعة من القلويدات. مجموعة أخرى من القلويدات هي قلويدات الاستر Ester alkaloids ويمثلها المركب Pyrrolizidine alkaloids، ان التصنيع الحيوي لهذا المركب درس بشكل واسع في أنواع الجنس *Senecio* وتم استخلاص المركب Senecionine وهو مركب مؤذي يتكون من تركيب حلقي دقيق وهو ثنائي الاستر، أما المركب Quinolizidine alkaloids المشتق من اللايسين Lysine يعرف في الغالب باسم قلويد اللوبين Lupin alkaloids وذلك لتوفره في نباتات الترمس من الجنس *Lupinus*. المركب Polyhdyroxy alkaloids تم تشخيصه حديثاً كمركب من مشابهات السكر المجسمة كيميائياً ويتداخل مع الكوكوسيدات Glucosidases ويعمل كمادة مانعة او معيقة للتغذية في أنواع مختلفة من الحشرات [92]. مركبات قلويدية أخرى تم اشتقاقها من حامض النيكوتين والبيورينات Purines وحامض الـ Anthranilic والبولي اسيتيت Polyacetates والتربينات. ومن هذه القلويدات الـ Purine alkaloids ومثالها الكافايين Caffeine [13]. إن ما يقرب من 20% من

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

نباتات مغطاة البذور تنتج قلويدات فيما يندر وجود هذه المركبات في عاريات البذور مثال ذلك الصنوبريات او السرخسيات. إن معظم القلويدات تعمل كمواد مانعة للتغذية او كمواد سامة لمعظم الحشرات عند استخدامها بتركيز 0.1% وزن/وزن.



الشكل (4-2): مسارات التصنيع الحيوي لمعظم مجاميع مركبات النبات الثانوية.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الستيرويدات والتربينات Terpenoids and steroids

تعد التربينات المجموعة الأكبر ضمن مركبات النبات الثانوية حيث يقدر عددها اليوم 30 الف مركب موصوف بالكامل، هذه المجموعة تظهر تباين كبير في تركيب المركبات التي يتم تخليقها في مساري تخليق هما:-

1-) مسار الـ Mevalanate:- هذا المسار يحدث في السايتو سول Cytosol ويؤدي الى إنتاج الـ Sesquiterpenes والتربين الثلاثي Triterpenes والستيرولات Sterols والتربينات المتعددة Polyterpenes.

2-) مسار الـ Deoxy-D-Xylulose:- هذا المسار يحدث في البلاستيدات وينتج عنه تكون الايزوبرين Isoprene والتربين الأحادي Monoterpenes والتربين الثنائي Diterpenes وأشباه الكاروتين Carotenoids [171].

إن الوحدات البنائية للتربينات هي وحدات الايزوبرين Isoprene (الشكل 4-1) المرتبطة مع بعضها بحلقات مختلفة في درجة تشبعها وبالمجاميع العاملة المرتبطة بها ان وحدات الايزوبرين Isoprene نفسها يتم إطلاقها بكميات كبيرة جداً من العديد من النباتات خاصة عند الحرارة المرتفعة [239] تقسم التربينات على أساس عدد وحدات الايزوبرين المكونة لها. إن معظم التربينات الأحادية Monoterpenoids هي مركبات متطايرة توجد مع الزيوت الأساسية كأحد مكوناتها وتوجد في مدى واسع من الأنواع النباتية من مغطاة وعارية البذور وتكون جزء من الروائح والطعم الملازمين لأنسجة النوع النباتي والتربينات الأحادية هي مركبات غير حلقية او قد تكون ذات حلقة مفتوحة. ومثال ذلك الجيرانيول Geraniol أحادي الحلقة بينما الليمونين Limonene يكون ثنائي الحلقة. إن عملية منع التسمم الذاتي للنبات بالتربين الأحادي يتطلب تخزينه بشكل مركب غير سام ومنفصل.

إن الصف او المجموعة الأكبر من التربينات هي مجموعة التربين ونصف التربين Sesquiterpenoids التي وجدت ايضاً مرتبطة مع الزيوت النباتية الأساسية. ان من الأمثلة المعروفة جداً هو مركب البولي كوديال Polygodial التابع لمجموعة الـ Driman-type aldehydes وكذلك مركب الـ Warburganal حيث يعمل كلا

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

المركبين كمانعي تغذية لمدى واسع من الانواع الحشرية [266]. اما لاكتونات التربين ونصف التربين الـ Sesquiterpene lactones فتضم خمسة مركبات أهمها Glaucolide A ويوجد في نباتات عائلة الاستر Asteraceae حيث يتركز وجودها في الشعيرات الغذية او قنوات البشرة.

الجدول (4-2): الصفوف الرئيسة للتربينات النباتية.

Terpenoid category and general formula	Plant product	Principal types
Hemiterpenoids (C5H8)	Essential oils	Tuliposides
Monoterpenoids (C10H16)	Essential oils	Iridoids
Sesquiterpenoids (C15H24)	Essential oils, resins	Sesquiterpene lactones
Diterpenoids (C20H32)	Resins, bitter extracts	Clerodanes,tiglianes, gibberellins
Triterpenoids (C30H48)	Resins, latex, corks, cutins	Sterols, cardiac glycosides (cardenolides), phytoecdysteroids, cucurbitacins, saponins
Tetraterpenoids (C40H64)	Pigments	Carotenes, xanthophylls
Polyterpenoids [(C5H8)n]	Latex	Rubber, balata, gutta
Terpenoid category and general formula	Plant product	Principal types

أما الجوسيبول Gossypol وهو تربين ونصف التربين فينولي Phenolic sesquiterpene يوجد في القطن والأنواع التابعة لأجناس العائلة الخبازية Malvaceae. اما التربين الأحادي والتربين ونصف الهايدركاربوني فيمتازان برائحتها الضعيفة للإنسان اما بالنسبة للحشرات فإنهما يلعبان دوراً مهماً في حاسة الشم. أما التربينات الثنائية Diterpenoids فأنها تضم أحماض الرانتج Resin acids الموجودة في الصنوبريات. تضم أحماض ابيتك Abeitic acid ومجموعة الكليردانيز Clerodanes ومنها مركب Clerodin الذي تم استخلاصه من شجرة بهات الهندية Indian Bhat tree، وكذلك ان مركبات اجوكارين Ajugarin من أوراق نبات الـ *Ajuga remota*. إن مركبات Clerodanes هي مركبات مانعة لتغذية العديد من

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الأنواع الحشرية. كما تحوي التربينات الثلاثية Triterpenoids الفلين Corks شمع طبقة البشرة الـ Cutins، مجموعة الليمونيات Liminoids الموجود مع الازادراكتين كأحد أقوى مانعات التغذية المعروفة [194] مركبات أخرى مانعة للتغذية مثال ذلك Cucurbitacin B [18، 257] كما تعد هذه المواد مصدر جذب للحشرات المتخصصة بالتغذية على القرعيات [1].

أما المواد الصابونية Saponins فتحتوي على شطر اكلايكون متعدد الحلقات Polycyclic aglycone مصدره اما من التربين الثلاثي (C_{30}) او من الستيرويد (C_{27}) المرتبط بشطر السكر. ومن الأمثلة على المواد الصابونية المركبين Aescin و Dioscin اللذان وجدا في نباتي كستناء الحصان *Aesculus hippocastaneum* ونبات اليام Yam spp *Dioscorea* على التوالي. لقد تم تشخيص السابونين Saponins في ثمانين عائلة نباتية وقد وجد ان العديد من مركبات السابونين عملت على اعاقة نمو الحشرات [4]. كما وجد ان الحشرات غير قادرة على تصنيع الستيرويدات بكميات كافية لاحتياجاتها وعليه فأنها تحصل على الكوليستيرول Cholestrol او السايتوسيتول Sitosterol والعديد من المشتقات المشابهة له والتي تسمى بستيريدات الانسلاخ النباتية Phytoecdysteroids (الشكل 4-1) من النبات.

إن بعض السرخسيات ونباتات عارية البذور تحوي كميات أكبر بخمسة أضعاف مما تحويه الحشرات من الكوليسترول، مثال ذلك نبات السرخس *Polypodium vulgare* يحوي أكثر من 1% من الـ β ecdyson وهو الـ Ecdysteroid الرئيسي في الحشرات كما وجد ان السيقان الجافة لنبات *Diploclisia glaucescens* تحتوي على أكثر من 3.5% من الاكدايسون النباتي. ان الدور الفسيولوجي الحقيقي لهذه المركبات في النبات غير معروفة، الا ان من المعروف انها تلعب دوراً مهماً في الية الدفاع ضد الحشرات العاشبة [80، 181].

إن بعض المركبات ذات الأصل التربيني Terpenoid، وتبدو انها فقدت او اكتسبت ذرة كاربون منها مادة الجبريللينات Gibberellins التي تعمل كهرمونات في النباتات الكبيرة وكذلك مادة التوكونيرول Tocopherols مثل فيتامين (E) تعمل

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

كمضاد للأكسدة في البذور الزيتية، وكذلك المادة الفعالة الأساسية في الماريوانا Marihuana المعروفة بالـ Cannabidiol. توجد التربينات النباتية عادة بشكل مزيج معقد، فزيت أوراق الجزر كمثال يحوي أكثر من تربين مختلف [148] كما تم استخلاص 23 تربين من راتنجات سيقان أشجار البيسيه الراتنجية *Picea abies*.

الفينـولات Phenolics

تحتل المركبات الفينولية موقع معين في النبات [120، 185] وتمتاز باحتوائها على حلقة عطرية مع مجموعة او أكثر من مجاميع الهيدروكسيل مع عدد من المكونات الأخرى. إن اسم هذه المجموعة مشتق من مادة عطرية تسمى الفينول Phenol. إلا ان معظمها تحوي أكثر من مجموعة هيدروكسيل وتسمى Polyphenol الفينول المتعدد. وتقسم الفينولات على أساس عدد ذرات الكاربون الموجودة في هيكلها الأساس (الجدول 4-3).

إن مجموعة بسيطة نسبياً من الفينولات تضم أحماض الـ Hydroxybenzoic ومثالها حامض الفانيلك Vanillic acid كما تضم أحماض الهيدروكسي بينامیك Hydroxycinnamic acids ومثالها حامض كافييك Caffec acid. فضلاً عن الكومارين Coumarins ومثالها الـUmbelliferone الواسعة الانتشار في نباتات عائلة Apiaceae ومادة السكوبوليتين Scopoletin الشائعة الوجود في نباتات العائلة الباذنجانية وعائلات نباتية اخرى. أما إذا تناولنا المجموعة الأكبر والأكثر انتشاراً من الفينولات وهي مجموعة الفلافونيدات Flavonoids الموجودة في جميع النباتات الراقية. وعليه فان معظم العاشبات ومنها الحشرات تتعرض الى هذه المجموعة من المركبات الثانوية خلال تغذيتها، إن النباتات تحوي عادة عدة مركبات تمثل هذه المجموعة وان كل نوع نباتي لديه تقريباً ما يميزه من هذه المركبات. إن الفلافونيدات تشترك في تركيب أساس هو C6-C3-C6 (الشكل 4-1) مثل مادة الـ Kaempferol) إن نواة الفلافونيدات مرتبطة بجزيء السكر لتكوين كلوكوسيد Glucoside ذائب في الماء، وان معظم الفلافونيدات تخزن في فجوات خلايا النبات.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الجدول (4-3): الصفوف الرئيسة للفينولات النباتية (عن Harborne، 1994) (120).

Basic skeleton	No. of carbon Atoms	Class	Examples
C6 6	C6 6	Benzoquinones 2,6-Dimethoxybenzoquinone	Simple phenols Catechol, hydroquinone
C6–C1	7	Phenolic acids	p-Hydroxybenzoic, salicylic acid
C6–C2	8	Acetophenones Phenylacetic acids	3-Acetyl-6-methoxybenzaldehyde p-Hydroxyphenylacetic acid
C6–C3	9	Hydroxycinnamic acids Phenylpropenes Coumarins socoumarins Chromones	Caffeic acid, ferulic acid Myristicin, eugenol Umbelliferone, aesculetin Bergenin Eugenin
C6–C4	10	Naphthoquinones	Juglone, plumbagin
C6–C1–C6	13	Xanthones	Mangiferin
C6–C2–C6	14	Stilbenes Anthraquinones	Lunularic acid, Emodin
C6–C3–C6	15	Flavonoids , Isoflavonoids	Quercetin, malvin , Genistein
(C6–C3)2	18	Lignans	Podophyllotoxin
(C6–C3–C6)2	30	Biflavonoids	Amentoflavone
(C6–C3)n	9n	Lignins	
(C6)n	6n	Catechol melanins	
(C6–C3–C6)n	15n	Flavolans (condensed tannins)	

إن الفلافونيددات تقسم الى ما يأتي:-

- الفلافونات Flavones ومثالها Luteolin
- الفلافونانز Flavanones ومثالها Naringenin
- انثوسيانين Anthocyanins
- كالكونات Chalcones

إن العديد من الـ Flavones والـ Flavanones والـ Flavonols تمتص الضوء المرئي وبذلك تعطي الأزهار والأجزاء النباتية الأخرى لونها الأصفر او الكريمي

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

البراق، اما المركبات عديمة اللون فتعد مواد ذات أهمية في منع تغذية بعض الحشرات ومثالها الـ Catechin وقد تكون سامة للحشرات مثل الروتينون. مادة قوية أخرى ملنعة لتغذية الحشرات هي الفاصولين Phaseolin التي تم اختبارها ضد يرقات خنفساء الـ *Costelytra zealandic* التي تتغذى على الجذور حيث اظهر الاختبار ان قيمة FD_{50} (التركيز الحامض للتغذية بنسبة 50%) بلغت 0.0033 جزء بالمليون. من جهة أخرى فإن العديد من المركبات الفلافونيدية استخدمت مع الحشرات وحيدة العائل الغذائي ومتعددة العوائل الغذائية للتعرض على عوائلها الغذائية وتحفيز عملية التغذية (الجدول 7-4) [240 و273].

الانثوسيانينات Anthocyanins هي المسؤولة عن الصبغات الحمراء والزرقاء في الأزهار والثمار والأوراق [113] وهي عبارة عن كلايكوسيدات Glycosides مع الكلوكوز Glucose وعليه فإن السيانين Cyanin هو استر الكلوكوز للسيانيدين Cyanidin. التانينات Tannins هي مركبات متعددة الفينول Polyphenolic وزنها الجزيئي يتراوح بين 500-20000 دالتون هذه المركبات وجدت في جميع النباتات البدائية وغالباً ما تكون بتراكيز عالية (الجدول 4-4). وتوجد بشكل سائل في عصارة الخلايا.

ترتبط مجاميع الهيدروكسيل الفينولية للتانينات مع معظم البروتينات الذائبة منتجة ما يسمى بالبوليمرات المساعدة غير الذائبة. إن الأنزيمات المعقدة بهذه الطريقة أظهرت انخفاض واضح في نشاطها. إضافة لما سبق فإن البروتينات المرتبطة بالتانين لا يمكن ان تحلل بفعل الأنزيمات في القناة الهضمية، وعليه فإن التانينات يعتقد انها تعمل بشكل عام على خفض القيمة الغذائية لأنسجة النبات (انظر الفصل الخامس) كما قد ترتبط التانينات مع الأحماض النووية والسكريات المتعددة.

إن التانينات تقسم الى مجموعتين هما:-

- Hydrolysable tannins التانينات الذائبة بالماء.
- Non-hydrobysable tannins التانينات غير الذائبة.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الجدول (4-4): تراكيز بعض المركبات الثانوية في النبات.

Compound	Class	Plant species	Concentration (% dry weight)	Reference
Vincristine	Alkaloid	*Catharanthus roseus* (leaf)	0.0002	255
Sinigrin (61)	Glucosinolate	*Brassica oleracea* (leaf)	0.03–0.3	53
Digitoxin	Cardenolide	*Digitalis purpurea* (leaf)	0.06	188
Bergaptan (and others)	Furanocoumarin	*Pastinaca sativa* (leaf)	0.1	297
Aristolochic acid	Alkaloid	*Aristolochia philippinensis* (leaf)	0.1	185
Colchicine	Alkaloid	*Merendera montana* (leaf)	0.1	109
Glucobrassicin (27)	Glucosinolate	*Brassica oleracea* (leaf)	0.3–3	53
Hypericin (31)	Quinone	*Hypericum hirsutum* (inflorescence)	0.3	214
Hypericin (31)	Quinone	*H. perforatum* (leaf)	1.4	243
Aucubin	Iridoid glycoside	*Plantago lanceolata* (leaf)	0.4	180
Tomatine (66)	Glycoalkaloid	Lycopersicum esculentum (leaf)	0.5–5.1	242
Quinolizidine alkaloid	Alkaloid	*Lupinus arboreus* (leaf)	0.8–2	5
Quinolizidine alkaloid	Alkaloid	*L. arboreus* (seed)	2–14	5
Pyrrolizidine alkaloid	Alkaloid	*Senecio jacobaea* (leaf)	1.6–5.5	178
Cyanogen	Cyanogen	*Ryparosa* sp. nov. (seed)	1	287
Nicotine	Alkaloid	*Nicotiana tabacum* (whole plant)	1–6	244
Amygdalin (4)	Cyanogenic glycoside	*Prunus amygdalus* (seed)	3–5	98
Ligustaloside	Polyphenol	*Ligustrum vulgare* (leaf)	4.1	222
Berberine	Alkaloid	*Berberis vulgaris* (bark)	5	232
Catalposide	Iridoid glycoside	*Catalpa bignonioides* (leaf)	5.3	33
Tannins	Polyphenol	*Quercus robur* (leaf)	0.6–6	91
Tannins	Polyphenol	*Englerina woodfordioides* (leaf)	15	284
Tannins	Polyphenol	*Acer saccharum* (leaf)	30	208
Tannins	Polyphenol	*Thea sinensis* (leaf)	<30	279
L-Dopa	Amino acid	*Mucuna* sp (seed)	5–10	20
Pinitol	Sugar alcohol	*Mesembryanthemum crystallinum* (leaf)	10	209
Tremulacin (and others)	Phenolglycoside	*Populus trichocarpa* (leaf)	23	21, 259
Resin	Phenolic aglycones	*Mimulus aurantiacus* (leaf)	>30	122
Resin	Phenolic aglycones	*Larrea cuneifolia* (young leaves)	44	218

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

إن التانينات الذائبة تتحلل في الحامض المخفف الحار ويكون وجوده مقتصر على كاسيات البذور وبالمقابل فإن التانينات غير الذائبة او المكثفة تكون واسعة الانتشار في المملكة النباتية (الجدول 4-5). ان من أكثر التانينات الذائبة شيوعاً هي أسترات حامض الكاليك Gallic acid وحامض Hexahydroxy diphenic مع السكريات. اما التانينات المكثفة فهي عبارة عن بوليمرات لوحدات الفلافونيدات (الشكل 4-1) المرتبطة بأواصر كاربونية – كاربونية وهي غير حساسة للتحلل المائي، وخلال عملية نضج أنسجة النبات مثل نضج الثمار، تقوم التانينات بالمزيد من عمليات البلمرة ونتيجة ذلك تصبح اقل ذوباناً مما يؤدي الى خفض مذاقها القابض.

الجدول (4-5): توزيع التانينات الذائبة والكثيفة في المملكة النباتية (عن Swain، 1979) (256).

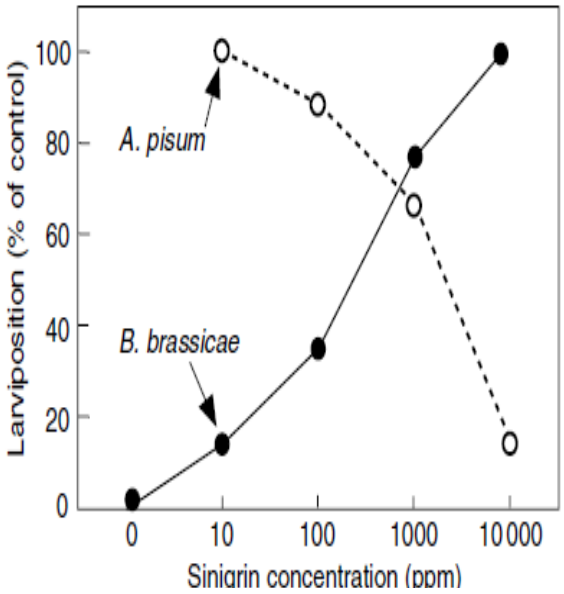
Taxon	% of plant genera containing tannins	
	Hydrolysable	Condensed
Psilopsida (primitive ferns)	0	0
Lycopsida (club mosses)	0	0
Sphenopsida (horsetails)	0	28
Filicopsida (ferns)	0	92
Gymnosperms	0	74
Angiosperms	13	54
Monocotyledons	0	29
Dicotyledons	18	62

الكلوكوسينولات Glucosinolates

مجموعة صغيرة ومعروفة من المركبات الثانوية [95 و191] وتركيبها العام موجود في الشكل (4-1) جميع مركبات هذه المجموعة ومنها كلوكوسيدات زيت الخردل تحتوي على ذرات الكبريت والناتروجين وقد تكون غير حلقية كما هو الحال في مركب السنكرين Sinigrin (Allylisothiocyanate) او قد تكون حلقية Aromatic كما في السينالبين Sinalbin. إن عملية تحلل مركبات الـ Glucosinolate مائياً تتم بسهولة في حالة وجود أنزيم الميروسينيز Myrosinase والذي ينتج عنه تكون Isothiocyanates الايزوثايوسيانات (زيت الخردل) والـ Nitriles والنتريلات

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

ومركبات اخرى اعتماداً على درجة الـ pH وعوامل أخرى. إن التحلل المائي لهذه المجموعة يحدث بسرعة عند تمزيق الأنسجة النباتية وتحدث ايضاً ولكن بنسبة منخفضة جداً خلال عملية الايض الهدمي. إن مركبات الـ Glucosinolate توجد بشكل رئيس في نباتات العائلة الصليبية، وقد بدأ الاهتمام بدراسة هذه المجموعة منذ التجربة التاريخية التي قام بها Verschaffelts [278] لدراسة تأثير الـ Sinigrin في فراشة اللهانة البيضاء. إن مركبات هذه المجموعة سامة وغير قابلة للأكل [191] من قبل العديد من العاشبات العامة وكذلك العديد من العاشبات المتخصصة على النباتات من خارج العائلة الصليبية [190 و215]. إن مركبات الـ Glucosinolate هي من المحفزات القوية للتغذية ووضع البيض للعديد من الحشرات المتخصصة على العائلة الصليبية (الشكل 4-3) [50].



الشكل (4-3): إنتاج الحوريات في مـنْ البزاليا *Acyrthosipon pisum* ومن اللهانة *brevicoryne brassicae* على أوراق نبات الباقلاء المعاملة جهازياً بالـ Sinigrin والـ Glucosinolate ومعاملة المقارنة هي أوراق السلجم غير المعاملة لمكافحة المنْ *B.brassicae* واوراق الباقلاء غير المعاملة المنْ *A. pisum* حيث يلاحظ ان الـ Sinigrin ثبط تكاثر المنْ الموجود على نباتات العائلة الصليبية (عن Nault وSbyer، 1972) (199).

السيانوجينات Cyanogenics

من المحتمل ان تكون لدى جميع النباتات القدرة على تصنيع كلوكوسيدات السيانوجين Cyanogenic glycosides (انظر تركيبها العام في الشكل 4-1)، الا أنها تتأين في معظم الانواع النباتية ولا تتراكم فيها، وقد وجد في دراسة تقديرية ان 11% من جميع النباتات تحوي كميات جيدة من السيانوجينات، وكمثال وجد ان أوراق

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

اليوكالبتوس المعروف بالاسم *Eucalyptus cladocalyx* تحوي 15% من الـ Cyanogenic glycoside المسمى بالـ Prunasin [40]. إن مركبات السيانوجين هي مركبات نشطة ضوئياً وذلك بسبب ارتباط مجموعة الهيدروكسيل بذرة كاربون وعليه فإن أصل كلمة Pyrunasin جاء من وجود المركب في الأنواع النباتية التابعة للجنس *Prunus* spp وهو عبارة عن المشابه المجسم Steroisomer للمركب Sambunigrin الذي وجد في نبات *Sambucus* spp.

إن فجوات الخلايا النباتية غالباً ما تعمل كمخازن لهذه المركبات كما في العديد من نباتات العائلة الوردية، وعند حدوث جرح على النبات فإن السيانوجينات تتحلل انزيمياً منتجة سيانيد الهيدروجين السام جداً [108] إن الدور الذي تقوم به السيانوجينات في حماية النبات من الحشرات العاشبة ومسببات الامراض ناتج إذاً عن سيانيد الهيدروجين الذي يعد من المواد القوية المانعة لتغذية مدى واسع من الحشرات العاشبة.

كيمياء سطح الورقة Leaf surface chemistry

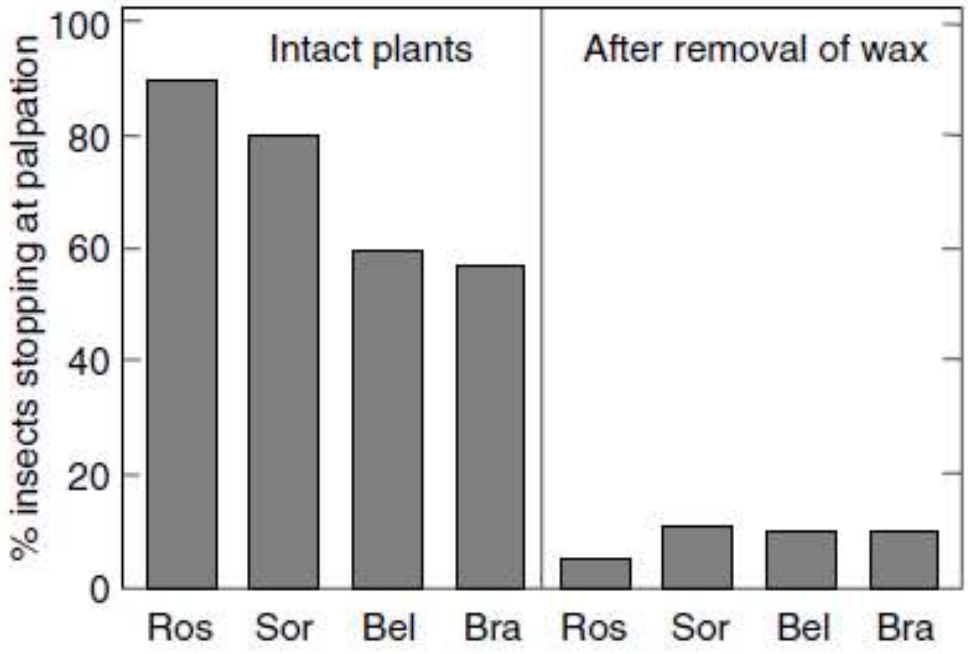
إن الاتصال الفيزيائي الأول بين الحشرات والنبات يحدث عندما تحط او تلامس الحشرة سطح النبات. وعليه فان الصفات الكيميائية لسطح الورقة إضافة الى المواصفات الفيزيائية التي تم شرحها في الفصل الثالث توثر في السلوكيات اللاحقة في الحشرات (انظر الفصل السابع) لذلك فإن كيمياء سطح الورقة يجب ان ينال نصيبه من الاهتمام. إن شموع او راتنجات سطح الورقة يشكلان خط المقاومة الأول. ان تركيب ومكونات الطبقة الشمعية لكيوتكل الورقة السطحي يختلف بين الأنواع النباتية وان هناك تباين واختلاف كبير جداً في المظهر الدقيق Micromorphology [186] للطبقة الشمعية يتراوح ما بين طبقات غير محددة الشكل الى أشكال شعاعية مختلطة من أنابيب شمعية او قضبان او صفائح. إن كيمياء هذه الشموع يضم هايدروكاربونات طويلة السلسلة وأسترات الالكيل Alkylesters وكحولات أولية وأحماض دهنية [88]. مثال ذلك وجد ان الشموع المستخلصة من أوراق الحنطة احتوت على أكثر من 50 مركب مختلف [46] وان الشموع المغطية لورقة السرخس الملكي المسمى *Osmunda regalis* قد احتوت على ما يقر ب من 139 مكون [141] ان مكونات الشمع قد تتباين

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

بشكل واضح بين نباتات الجنس الواحد كما في حالة اختلاف مكونات الطبقة الشمعية لثمانية أنواع من عائلة Papaveraceae. [46 و140]

إن الغلاف الشمعي يحوي العديد من نواتج الايض الأولية والثانية. عند غمر النبات بالماء او احد المذيبات العضوية [249] عملية الغسل هذه تعمل على غسل او إزالة ما موجود على سطح الخارجي للجزء النباتي مثل السكريات [67،173] وبعض الأحماض الامينية [67 و247] وبعض مواد النبات الثانوية مثل الـ Polarizing وهو عبارة عن الـ Dichydrochalcon لأوراق التفاح [161] وكذلك Glucobrassicin [27] وهو الـ Glucosinolate في نبات اللهانة [272] والـ Furanocoumarins [250] والقلويدات (الجدول 3-7) [140] إن عمليات الغسل هذه تعمل على إزالة الشموع الموجودة بين الكيوتكل فضلاً عن ازالة شموع الطبقة السطحية الموجودة بشكل طبقة رقيقة على سطح طبقة شمع الكيوتكل السطحي لتحليلها كيميائياً هذه العملية ساعدت في تحديد المقطع الكيميائي الذي يجابه الحشرة عندما تلامس سطح الورقة النباتية. إن كيمياء سطح الورقة يظهر نوع من التباين الموسمي، مثال ذلك نبات الجزر *Dacus carota* الذي اظهر حدوث تغيرات في كمية الفلافونيدات Flavonoids الموجودة على سطوح أوراقه وقد وجد ان هذه التغيرات ارتبطت بمراحل نمو النبات حيث وصلت الى أعلى مستوى لها خلال مرحلة الانتقال بين نمو الخضري الى مرحلة التكاثر وهذا يعني ان العوامل المؤثرة في نمو النبات تؤثر في عملية نقل هذه المواد خلال الكيوتكل. إن تلامس الحشرات مع كيميائيات سطح الورقة يكفي لمنع الحشرة من البحث الإضافي على النبات، مثال ذلك الجراد المهاجر قد يثبط عن اخذ قضمه من النبات بمجرد ان يتحسس النبات بملامسه. وعندما يتم إزالة الشمع فإن الحشرة تحتاج الى اخذ قضمات قبل اتخاذ قرار قبول او رفض النبات العائل.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

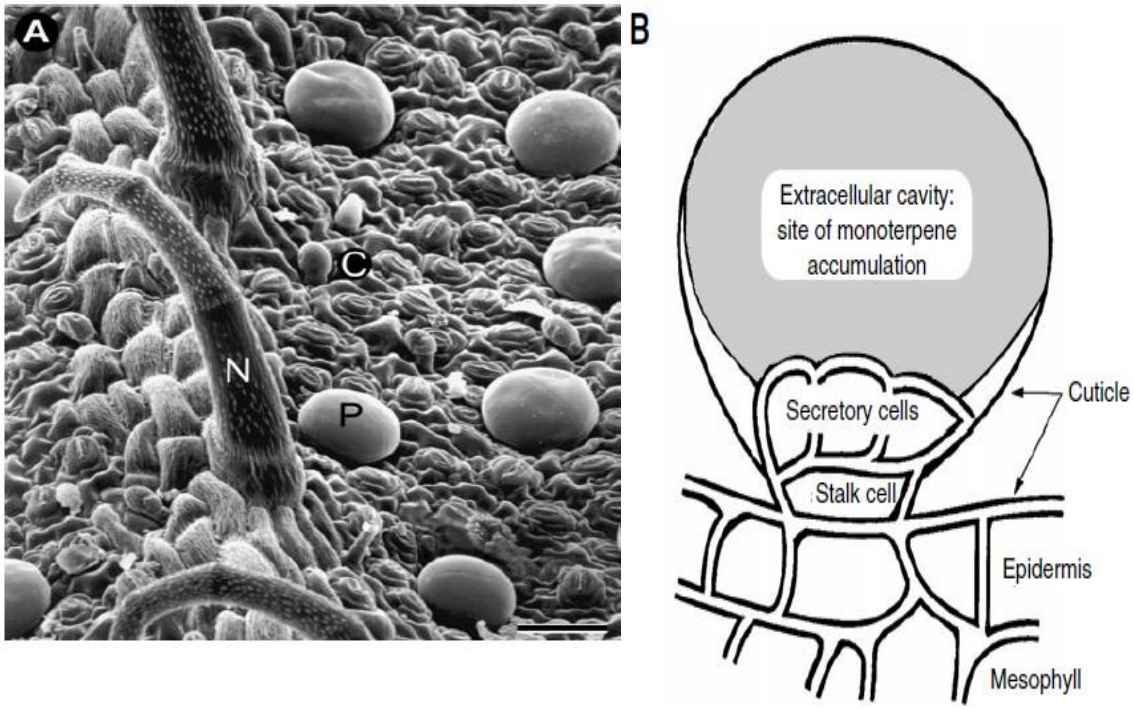


الشكل (4-4): نسبة رفض أربعة أنواع من النبات عن طريق الملامس الفكية لخوريات العمر الخامس للجراد *Locusta migratoria* (عن Woodhead و Chapman، 1986) (296).

من جهة أخرى فإن كيميائيات سطح الورقة قد تساعد بعض الحشرات على تمييز عوائلها التي تخصصت للتغذية عليها في المراحل المبكرة ففي العديد من عمليات اخذ الغذاء في بعض أنواع الخنافس وجد ان عملية تحفيز الغذاء كانت تتم بواسطة مكونات الشمع الموجودة على العوائل النباتية[3]. الشعيرات الغذية (الشكل 4-5) هي عبارة عن زوائد الطبقة البشرة، وجدت بشكل رئيس في العائلات النباتية Labiatae و Solanaceae و Asteraceae والـ Geraniaceae. هذه الشعيرات تحوي خلايا غدية متخصصة جداً تقوم بتصنيع وتخزين كميات من الزيوت التربينية Terpene oils وزيوت أخرى أساسية.

إن بعض الشعيرات الغذية تطلق إفرازاتها بشكل دائم حال إنتاجها فيما أنواع أخرى تطلق إفرازاتها عند اللمس، فيما أخرى تطلق إفرازات لاصقة عندما تكسر من قبل الحشرات الصغيرة حيث تلتصق بتلك الإفرازات وتموت (الشكل 4-6) [84 و229]، فيما تعمل تلك الإفرازات على اعاقة تغذية الحشرات الكبيرة وتحد من زيادة أعداد سكانها (154).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل (4-5): شعيرات غدية على سطح الورقة تحوي تربين أحادي (A) صورة بالمجهر الالكتروني الماسح لسطح ورقة ابطية لنبات النعناع *Mentha piperita* تحوي ثلاثة أنواع من الشعيرات هي P: ترسية الشكل C: راسية الشكل N: غير غدية (عن Turner، جامعة واشنطن) (B) مقطع عرضي تخطيطي لشعيرة غدية على سطح ورقة النعناع (عن Gershenzon و Croteau، 1991).



الشكل (4-6): صورة لشعيرات غدية مكسورة على ورقة بطاطا برية نوع *Solanum berthaulti* وإفرازاتها اللاصقة لحشرة منْ الخوخ الأخضر *Myzus persicae* (عن H.M.Smid، هولندا).

أبخرة النبات Plant volatiles

جميع النباتات قادرة على إطلاق كميات وفيرة من الأبخرة الهيدروكاربونية المتباينة كيميائياً. وان العديد من مركبات النبات الثانوية والعديد من المركبات الوسطية الناتجة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

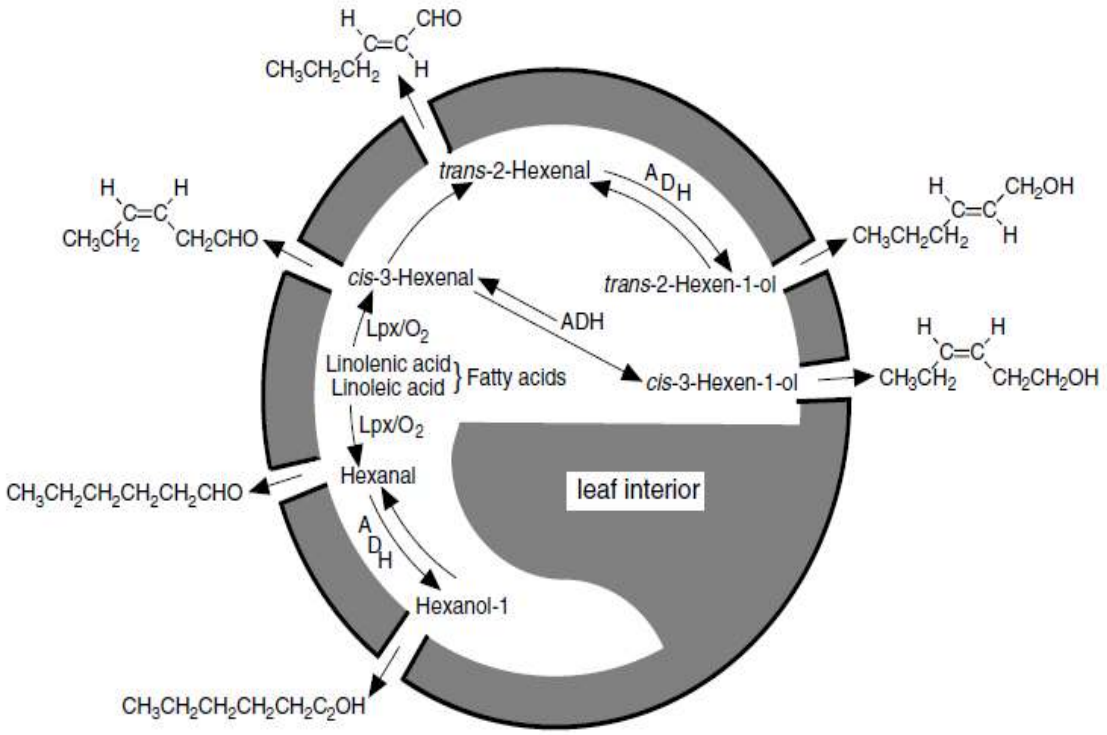
عن عمليات الايض الأولية يتم إطلاقها من قبل النبات بشكل أبخرة نباتية خاصة المواد التي تمتاز بضغطها البخاري العالي حيث تقوم بالتأثير بالكائنات الأخرى. إن العديد من المركبات التربينية والفينولات الاروماتية والكحولات والالديهايدات... الخ ذات الأوزان الجزيئية المنخفضة التي تتراوح بين 100-200 دالتون تكون سهلة التبخر عند تعرضها للهواء حيث تتحرر عند تضرر أنسجة النبات. اما النباتات السليمة فإنها تطلق هي الأخرى مركبات متطايرة حيث تتغذى من خلال فتحات النبات الـ Stomat المفتوحة وكيوتكل الأوراق وجدران الغدد، الا أن نسبة إطلاق هذه المركبات تكون منخفضة.

إن عملية تمييز الأبخرة النباتية في الماضي باستخدام مهروس المادة النباتية، هذه الطريقة استخدمت في العقود الثلاثة الأخيرة من القرن العشرين. حالياً تم تطوير طريقة تعرف بالـ Headspace طريقة محيط الرأس لجمع الأبخرة من الهواء المحيط او الهواء القريب من النباتات السليمة او المجروحة. هذه الطريقة تعكس او تظهر الطريقة ومع طريقة كوروماتو غرافي الغازي Gas-Chromatography تعطي نتائج أكثر وضوحاً حول تركيبة الخليط الطبيعي الذي ينبعث من النبات مقارنة بطريقة الاستخلاص من مهروس النسيج النباتي، مثال ذلك وجد ان استخدام طريقة الـ Haedspace مع نبات القطن وجد ان أبخرة نبات القطن احتوت على 54 مادة كيميائية ستة منها وجدت فقط ضمن 58 مركب وجدت في الزيت الأساس لنبات القطن المستخلص من براعم القطن [129].

إن الأبخرة النباتية يمكن ان تقسم الى مجموعتين ما:-

1-) أبخرة نباتية عامة General Volatiles:- وهي الأبخرة الشائعة حول النباتات المتضررة ومثالها الأبخرة المتصاعدة من الحشائش الخضراء المقطوعة او المجزوزة، هذه الأبخرة هي عبارة عن كحولات سداسية الكاربون مشبعة او أحادية التشبع مع الالديهايدات ومشابهاتها، كما يضيف بعض المؤلفين لهذه المجموعة بعض مشتقاتها مثال ذلك الأسيتان (الشكل 4-7)، هذه الأبخرة يتم انتاجها بكميات لا باس بها.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



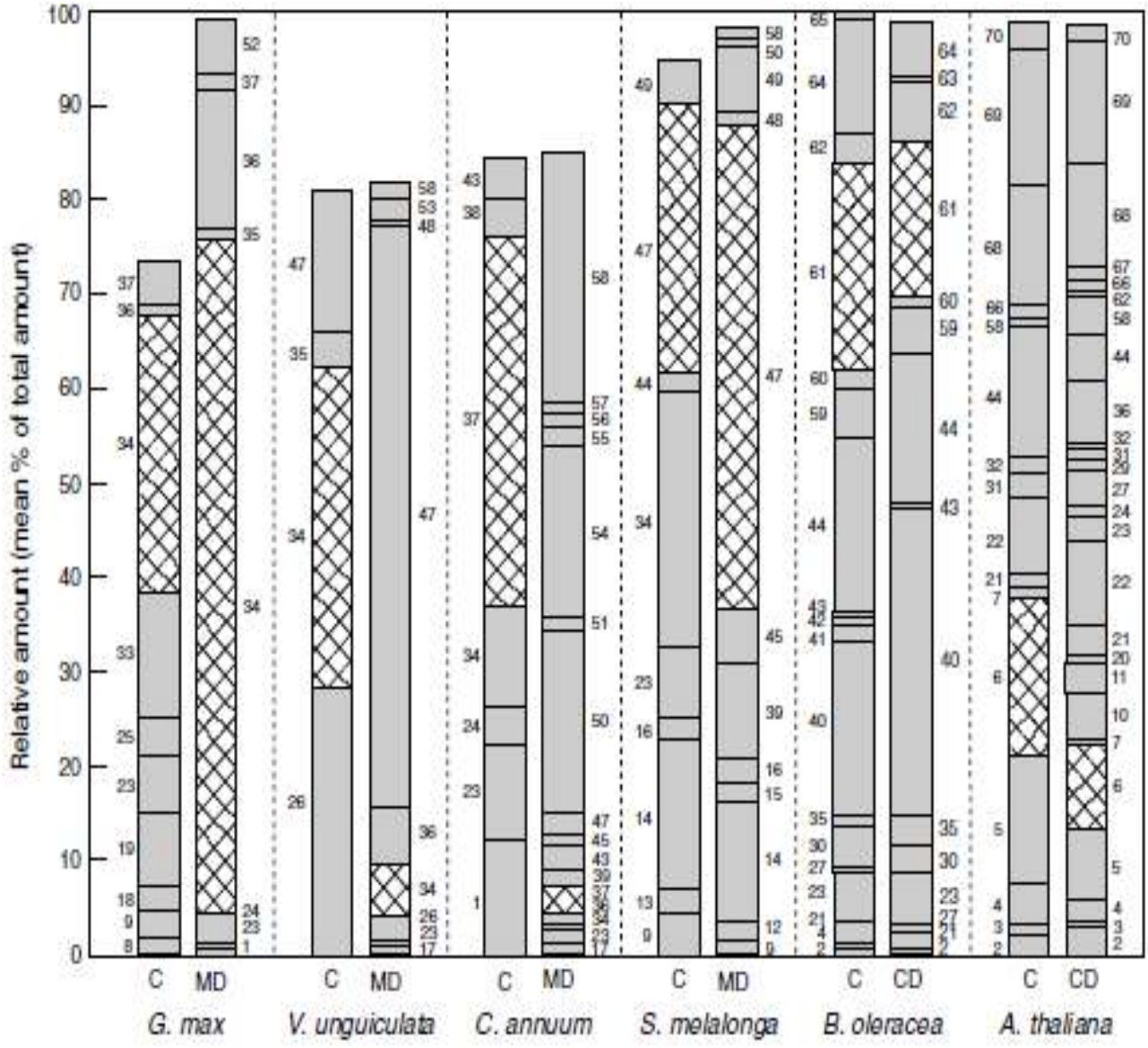
الشكل (4-7): ابخرة الورقة الخضراء المشتقة من الأحماض الامينية الموجودة بداخل الورقة وتنفذ الى الهواء المحيط عبر الثغور التنفسية (عن Visser وAve، 1978) (289).

عن طريق أكسدة دهون الورقة النباتية [126]. إن الأسلاف او بادئات هذه المجموعة من الابخرة هي عبارة عن الديهايدات غير مشبعة وكحولات وحامض اللينوليك Linolenic هذه المركبات تشكل أكثر من 1% من الوزن الجاف للأوراق.

2-) ابخرة نباتية متخصصة Specific volatiles:- هذه المجموعة توجد بكميات نسبية ضمن مكونات رائحة النباتات الخضراء ضمن الأبخرة النباتية العامة ولكنها تشكل او تعطي رائحة مميزة او منفردة للنوع النباتي. هذه الرائحة تساعد الحشرات في التمييز بين عوائلها النباتية. مثال ذلك خنفساء كولورادو البطاطا، فتستجيب بشكل ايجابي لمزيج أبخرة أوراق البطاطا الخضراء. اما عند زيادة تركيز أحد مكونات أبخرة هذا المزيج فإن الاستجابة تتوقف [280]. إن العديد من الأبخرة النباتية المتخصصة التي تطلقها النباتات قد تكون ايضاً مميزة للمرتبة التقسيمية التي تنتمي اليها تلك المجموعة النباتية. إن عدد المواد او المركبات الموجودة في أبخرة النبات الموجودة في الهواء المحيط بالنبات قد تزيد عن عدة مئات، بالرغم من ان مركب واحد يضع

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

مركبات تكون هي السائدة في مزيج أبخرة النبات (الشكل 4-8) مثال ذلك وجد ان الهواء المحيط بأوراق الذرة يحتوي على الأقل 24 مركب وان سبعة مركبات منها فقط تشكل 75%.



الشكل (4-8): تحليل الهواء المحيط بتسعة أنواع من النباتات التابعة لثلاثة عائلات مختلفة.(C) المقارنة تركيب الهواء المحيط بأوراق سليمة (MD) تركيب الهواء المحيط بأوراق مصابة بالحلم العنكبوتي ذو البقعتين او بيرقات فراشة اللهانة (CD) جميع المركبات تمثل على الاقل 0.5% من مجموع كمية مخلوط البخار للنباتات، فول الصويا *G.max* واللوبيا *V.unguiculate* والفلفل الحلو *C.annuum* والباذنجان *S.melalonga* والبروكلي *B.oleracea* ونبات الـ *Arabidopsis thaliana* (عن Van den Boom واخرون، 2004 و Blaakmeer واخرون، 1994 و Van Poecke وآخرون، 2001) (26 و 271 و 276).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

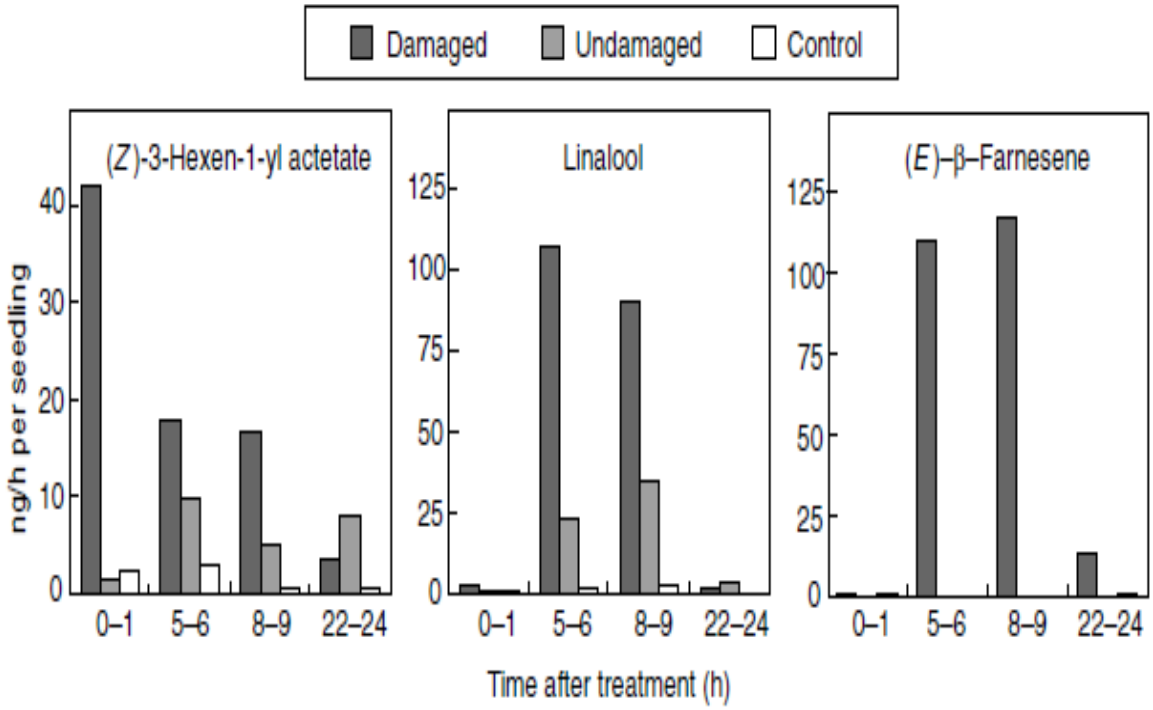
اذ يلاحظ من الشكل السابق إن ابخرة فضاء الرأس Haedspace الرئيسة في النباتات الستة كانت الالديهايدات او الاستر او التربينات. اما في الأنواع النباتية الستة المتضررة فإن جزء من هذه المكونات الرئيسة اما ان تزداد نسبتها كما في نبات فول الصويا والباذنجان او تتخصص قليلاً كما في اللهانة والـ *A. thallane* او متخصص بشدة كما في اللوبيا والفلفل. إن الأضرار التي تسببها اليرقات والحلم في جميع النباتات تعمل على استحثاث النباتات على إطلاق مركبات يمكن اكتشاف وجودها بتراكيز منخفضة او قد لا يمكن اكتشاف بعضها. كذلك فإن الأنواع النباتية التابعة لنفس العائلة تتباين في نوعية الأبخرة التي تطلقها مثال ذلك عند المقارنة بين ابخرة نباتي اللوبيا وفول الصويا.

إن عدد من الـ N.oximes تم تعقبها فقط في نبات الباذنجان، فيما وجد مركبين من Cycloheptadienes بكميات جيدة في نبات الـ Thalecress من الواضح ايضاً ان تغير مقطع المركبات التي تطلقها وخاصة عند تعرضها للضرر (الأشكال 4-8 و4-9) [262 و282] والأكثر من ذلك وجود الأبخرة التي تطلقها باقة الأزهار بعد جرحها ميكانيكياً تختلف عن تلك التي تطلقها نتيجة تغذية الحشرات عليها [361، 363]. إن الأمثلة السابقة تشير الى وجود اختلاف كمي ونوعي بين الأبخرة المنبعثة من الأنواع النباتية المختلفة وبين سلالات النوع النباتي الواحد. ففي مثال لذلك وجد ان ثلاثة سلالات من الداؤدي احتوت أبخرتها 43 مركب 14 منها فقط كانت مشتركة بين السلالات الثلاثة [251]. إن أضرار الحشرات العاشبة للنبات تتسبب بشكل واضح في انبعاث أبخرة النبات وقد وجد ان كميات الأبخرة المنبعثة من النباتات المتضررة بفعل الحشرات تزيد بمرتين ونصف عن الأبخرة المنبعثة من النباتات السليمة [282] وقد وجد ان المركبات التربينية تحتل موقع دائمي في الأبخرة المنبعثة من النباتات المتضررة (الشكل 4-8) ومن أهم تلك التربينات المركبين:

4, 8, 12- trimethyl- و E- 4- 8dimethyl -1, ,3 ,7- nonatriene- 1,3(E),7(E), 11- tridecatetraene وكلا المركبين من مجموعة الميثلين غير الحلقية التربينية [30]. ان كمية هذين المركبين تختلف تبعاً لنوع الحشرة العاشبة فيما

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

احتـوت أبخـرة فضـاء رأس أوراق التفـاح المصـابة بـالحلم العنكبـوتي ذو البقعتـين *Tetranychus urticae* على 9% من المركبين السابقين. هذا التباين يكفي لجذب أنواع مختلفة من الحلم المفترس [69] إذ من الواضح ان هذه المفترسات تتفاعل مع نسب معينة من رائحة مكونات بخار النبات. إن الطاقة التي يستهلكها النبات لإنتاج وإطلاق هذه المركبات لازالت موضع دراسة واهتمام العديد من الباحثين [123].



الشكل (4-8): كميات ثلاثة مكونات لأبخرة أوراق بادرات الذرة أطلقت بعد جرحها صناعياً أعقب ذلك معاملاتها باليرقات في أوقات مختلفة بعد جرحها وقد استخدمت الأبخرة المنبعثة من الأوراق السليمة كمقارنة، لاحظ ان مكونات مزيج الرائحة المنبعث من الاوراق المتضررة اختلف مع الوقت (عن Turlings، Tumlinson، 1992) (262).

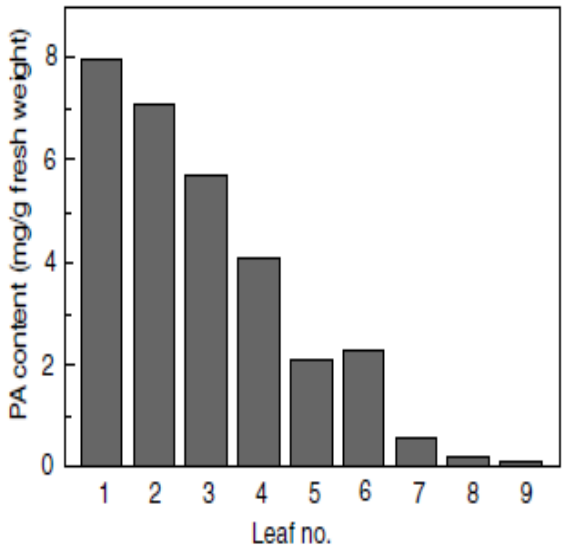
تراكيز مركبات النبات الثانوية

Concentrations of secondary plant substances

إن الكميات النسبية من مركبات النبات الثانوية الموجودة في النبات هي مركبات متنوعة جداً (الجدول 4–4) فضلاً عن انتشارها وتوزيعها المتباين في أجزاء النبات المختلفة والخاصية الأخيرة مفيدة جداً للحشرات حيث ان الأخيرة تتغذى على الخلايا وأنسجة أجزاء محددة من النبات (أنظر الفصل الثاني) ومن جهة نظر النبات فإن لهذه

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

المركبات منطقياً دور دفاعي وذلك من خلال تركيزها في الأجزاء النباتية التي تكون عرضة لمهاجمة الحشرات [95، 96، 270]. إن العديد من الأجزاء النباتية تخزن العديد من مركبات النبات الثانوية بمستويات مختلفة بهدف حماية النبات وعليه فإن من المتوقع ان تكون تراكيز هذه المركبات مرتفعة في البذور وذلك لان الأخيرة تلعب دوراً رئيساً في بقاء واستمرار النوع النباتي وتأكيدا لذلك وجد ان بذور نبات الـ *Pastinaca sativa* يكون فيها تركيز مادة الفيورانوكومارين Furanocoumarin أربعة أضعاف تركيزه في الأوراق و 800 ضعف تركيزه في الجذور [214] كذلك فإن أزهار نبات الـ *Hypericum hirsutum* تحتوي على 5–10 أضعاف من الـ Hypericin اكثر مما تحويه الأوراق من هذه المادة [214] كما وجد ايضاً ان الأوراق الصغيرة والأجزاء النامية الأخرى من النبات تكون محمية عادة بشكل أفضل من الأجزاء الناضجة او كاملة النمو، مثال ذلك وجد ان الأوراق الأصغر او الأحدث لنبات لسان الكلب *Cynogloassum officinale* تحتوي على أكثر من 53 ضعف من مادة Pyrrolizidine القلوية مقارنة بالأوراق الناضجة (الشكل 4–10) [268].

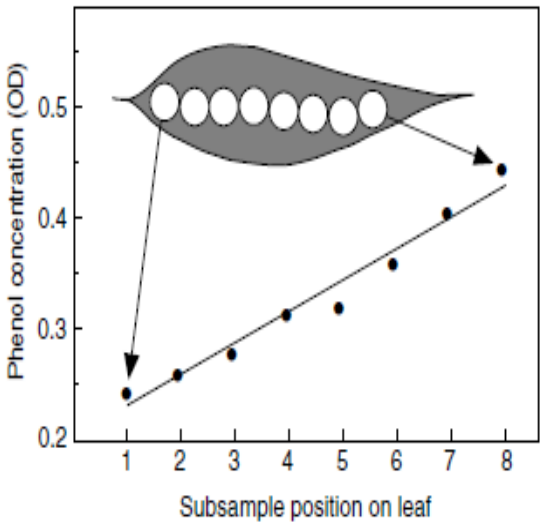


الشكل (4-10): تركيز مادة الـ Pyrrolizidine / ورقة لنبات *Cynoglossum officicnale* والعمود رقم واحد يمثل الأوراق الأصغر (عن Van Dam وآخرون، 1994).

أن أوراق فرع نفس الشجرة تختلف ايضاً في محتواها من مركبات النبات الثانوية، مثال ذلك اختلاف أوراق الفرع الواحد للشجرة في محتواها من الفينولات المتعددة Polyphenol وهذا يفسر سبب تغذية بعض يرقات حرشفية الأجنحة المتجولة على

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الأشجار على أوراق معينة على النوع فيما تنجذب أوراق أخرى فهي تختار بعناية الأوراق التي تتغذى عليها [100 و284] في الورقة المفردة الواحدة وجد ان هناك اختلاف في التراكيز الموضعية للكيميائيات حماية الورقة، ففي أوراق أشجار القوغ مثلاً وجد ان هناك زيادة تدريجية تبدأ من قاعدة الورقة وحتى قمتها (الشكل 4-11) وعليه فإن استعمار من الأورام للورقة لا يحدث بشكل عشوائي على الورقة وهو يميل الى تكوين أورامه عند قاعدة الورقة حيث يكون تركيز الفينولات فيها منخفض [298] حالة أخرى مشابهة وجدت في أوراق التبغ التي تحوي قمتها على 2-3 أضعاف أكثر من النيكوتين مما تحويه قاعدة الورقة وعليه فإن دودة التبغ تفضل التغذية على قواعد أوراق التبغ لانخفاض محتواها من النيكوتين. فيما أظهرت دودة الطماطة ذات القرن *Manduca quinquena*.Culate سلوكا معاكساً [186].



الشكل (4-11): تركيز الفينولات معبر عنها بالكثافة البصرية (OD) في ثمانية مواقع على ورقة قوغ مفردة، حيث فضل من الأورام تكوين أورافه على قاعدة الورقة عند تركيز المنخفض للفينولات (عن Whitham، 1983) (289 و295).

أمثلة أخرى عن تباين أعضاء النبات الواحد في محتواها الكمي من المركبات الثانوية وجد في نبات الكولا المعروف بالاسم *Cola nitida* حيث وجد ان قرنات بذور الكولا احتوت على 0.44% من وزنها الجاف من مادة الكافيين Caffein فيما احتوت البذور على 1.85% من الكافيين [204]. فضلاً عن اختلاف أجزاء الورقة في محتواها من مادة الكافيين، لابل ان دراسات حديثة أظهرت وجود تباين في محتوى أنسجة الورقة من الكافيين ويعتقد بعض الباحثين ان هذا التباين يمكن ان يمثل إحدى

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

ستراتيجيات النبات لمقاومة اليرقات الحديثة الفقس التي تبدأ بالتغذية اولاً على محتويات خلايا البشرة وعليه فإن وجود تركيز عالي من الكافيين في خلايا البشرة سوف يحرم هذه اليرقات من مصدر غذائها، وفي عائلة النيجيليات Poaceae وجد ان كلوكوسيدات السيانوجين Cyanogenic glucosides تتركز ايضاً في خلايا البشرة حيث تعمل هذه المادة 90% من محتويات الكاربوهيدرات الذائبة الموجودة في أوراق نبات البهيشة الأمريكي *Ilex opaca* وجد انها تحتوي على 38% من وزنها الجاف من السايونينات Saponins ان هذه الكميات الكبيرة من الـ Saponins في خلايا الطبقة العمادية تعمل كمثبطات للأنزيم المحلل للبروتين Protease في القناة الهضمية ليرقات العديد من الناخرات خاصة النوع *Phytomyza ilicota* [157] وبالمقابل فان بعض اليرقات الناخرة للأوراق التي تتغذى على أشجار البلوط تفضل خلايا الميزوفيليه الأسفنجية وتنجذب الخلايا العمادية ذات المحتوى العالي من التانين Tanin [91]. في العديد من الحالات وجد ان مركبات النبات الثانوية تتراكم في أنسجة غير الأنسجة التي تنتجها، مثال ذلك بعض القلويدات ومركبات أخرى، وقد وجد ان مركب النيكوتين في نباتات التبغ تصنع في الجذور وتنتقل عبر الأوعية الخشبية الى الأوراق [15]. ان القلويدات غالباً ما توجد بتراكيز عالية في الأنسجة حديثة النمو. إن كمية مركبات النبات الثانوية تتباين بالطبع بين نباتات النوع الواحد، هذا التباين له أهمية في التباين الفردي بين النباتات وقد لا يقتصر هذا التباين على التباين الكمي ولكنه قد يمتد ليصبح تباين نوعي ايضاً، ان هذا التباين من الكلوكوسيدات السيانوجينية Cyanogenic glycoside كما في نباتات الاكاسيا نوع *Acacia farnesiana* الموجودة في مساحة معينة في كوستاريكا [238]. اذ التباين له أهمية بيئية معنوية، خاصة بعد أدراك علماء الأحياء حديثاً ان من المحتمل حدوث اختلاف في سلوك الحشرات العاشبة على نباتات النوع الواحد [150]. إن التنوع الكبير في محتويات النبات من المركبات الثانوية [45 و223] هذه الحقيقة جاءت من احتواء النبات على مزيج من عدة مركبات، مثال ذلك نبات الشاي الصغير يحتوي على أكثر من 24 مركب فينولي [230].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

تكاليف الإنتاج Production costs

إن عملية إنتاج مركبات النبات الثانوية تحتاج الى مواد أولية وطاقة. خاصة عندما يحتوي النبات على كميات جيدة من المركبات الثانوية حيث ان عملية تصنيعها وتخزينها يحتاج الى كلفة وهي مسألة يصعب قياسها كما أشرنا سابقاً. إن علماء الفسلجة بإمكانهم التعبير عن تكاليف المقاومة من خلال مفاهيم الكيمياء الحيوية Biochemical. مثال ذلك ان الطاقة اللازمة لإنتاج كمية معينة من مركبات الايض الثانوية موجودة في الجدول (4–8) حيث يلاحظ من الجدول ان كلفة انتاج المركبات الأولية الثانوية اعلى من كلفة إنتاج المركبات حيث يلاحظ مثلاً ان كلفة إنتاج التربينات كانت عالية وذلك بسبب المستوى العالي للاختزال الكيميائي. والعدد الكبير من التفاعلات او التحولات الأنزيمية لتكوين التربينات. إذ ان العديد من التربينات الأحادية Monoterpenes تحتاج الى تسعة خطوات لتكوينها. بينما تحتاج عملية تكوين مركب الـ Irodoid glycoside antirchinoside 13 خطوة [103] ان مجموع تكاليف المقاومة الكيميائية في النبات لا تعتمد فقط على تكاليف تصنيع المركبات الثانوية والتي تكون قليلة عادة ولكن الكميات الحقيقية للكيميائيات الموجودة فعلا في النبات، فضلاً عن كلفة نقل وتخزين تلك الكيميائيات وتكاليف تجنب التسمم الغذائي بتلك المركبات. إن القيم المعروضة في الجدول (4–6) نسبة التكاليف التي تم قياسها في نبات *Diplacus aurantacus* تحت الظروف الطبيعية. كما وجد ان هناك ارتباط سالب بين كمية الفينولات الراتنجية المغلفة لأوراق النوع النباتي السابق ونسبة النمو وقد وجد ان لكل غرام من الراتنج المنتج قابلية حدوث اختزال في نمو بلغ 2.1 من الوزن الجاف للكتلة الحيوية للمجموع الخضري. [117] وعليه فإن كلفة انتاج الراتنجات هي أعلى من كلفة النمو.

في دراسة حول العلاقة بين نمو الأشجار الصغيرة للنوع *Cecropia peltata* وتركيز مركبات النبات الثانوية وجد ان هناك علاقة عكسية بين محتوى الأوراق من التانين ونسبة النمو، الشكل (4–12).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الجدول (4-6): تكاليف تكوين مختلف المركبات الأولية والثانوية في النبات، معبرعنها بعدد الغرامات اللازمة من الكلوكوز لإنتاج غرام من المركب (عن Gershenzon، 1994 b).

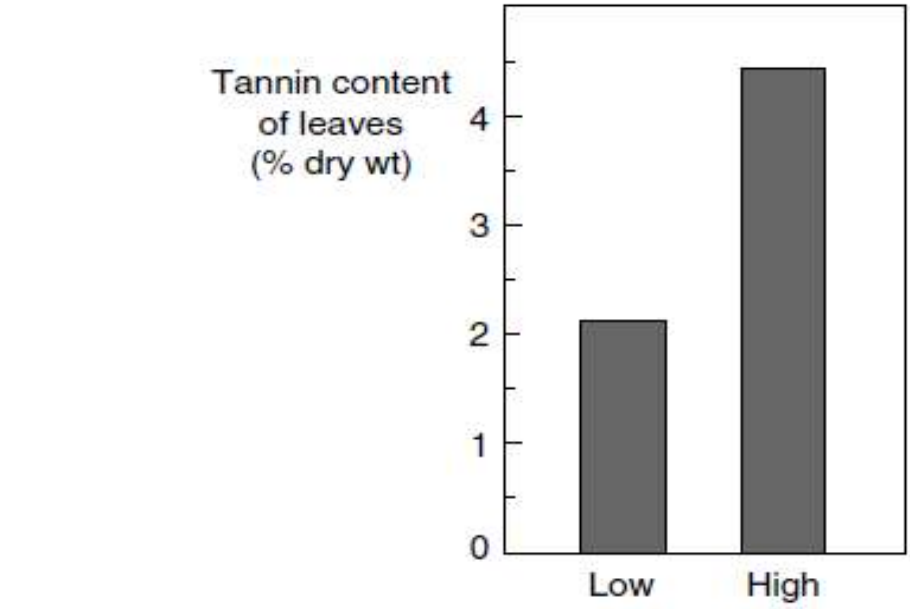
Primary compounds	Cost
Carbohydrates	1.07
Organic acids	0.73
Lipids	3.10
Nucleotides	1.59
Amino acids	2.09
Secondary compounds	
Terpenoids	3.18
Phenolics	2.11
Alkaloids	3.24
Other nitrogenous secondary compounds	2.27

إن تأثير التانينات المضاد للحشرات العاشبة تم ملاحظته في نفس الدراسة عندما تم تربية نباتات بعمر 18 شهر تحت ظروف قياسية ولكنها متباينة في محتواها من التانين وتم تعريضها بعد ذلك للحشرات العاشبة وقد وجد ان ضرر الحشرات كان أعلى في النباتات ذات المحتوى المنخفض من التانين مقارنة بالضرر الذي تسببه نفس الحشرات في النباتات ذات المحتوى العالي من التانين. كما أظهرت الدراسة ان زيادة انتاج التانين في نبات الـ *Cecropia* من 1% الى 6% أدى الى خفض نسبة انتاج الأوراق بنسبة 30% [55] نفس الحالة شوهدت في أشجار البتولا Birch النوع *Betula pendula* حيث كان هناك ارتباط سالب بين ارتفاع الشجرة وكمية الفلافونيدات Flavonols الموجودة في الأوراق وهذا يشير الى ان انتاج المركبات المضادة للحشرات العاشبة يتم على حساب عملية نمو النبات [197].

إن نتائج العديد من الدراسات أظهرت ان انتاج مركبات ايض النبات الثانوية هي عملية مكلفة [104 و281] بالرغم من ان دراسات أخرى أظهرت ان كلفة انتاج هذه المواد تكون قليلة عادة او غير مكلفة على الإطلاق [253 و269] هذا التباين في النتائج ربما يرجع الى التباين في المعايير المستخدمة لقياس درجة تكيف النبات. مثال ذلك ان مقاومة الشعير للبق الأخضر يبدو مكلفاً عند اعتماد النمو في الكتلة الحيوية للنبات

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

كمقياس، اما عند اعتماد عدد الاوراق المنتفخة عند القمة كذليل على النمو المستقبلي كمقياس فإننا سنحصل على نتيجة معكوسة [44]. وبالرغم من النتائج السابق فإننا لازلنا بحاجة الى المزيد من الدراسات الخاصة بتكاليف مقاومة النبات الكيميائية للحشرات العاشبة.



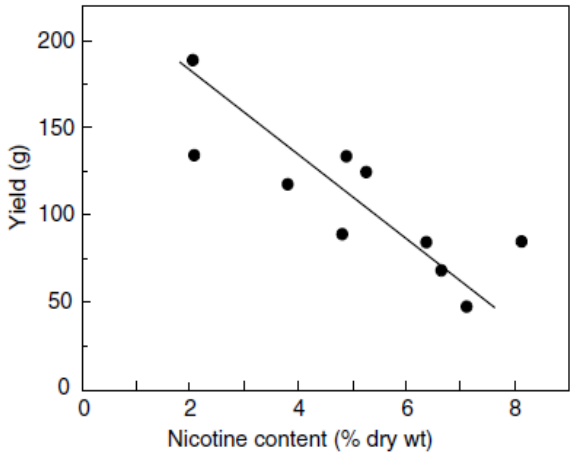
	Low	High
Leaf production (no. of leaves/18 months)	48	40
Leaves lost to insect feeding (% leaf surface eaten/day)	0.62	0.49

الشكل (4-12): المقارنة بين انتاج الأوراق والحساسية لتغذية الحشرات على الاشجار *Cecropia peltata* الصغيرة ذات المحتوى المنخفض والمرتفع من التانين (عن Coley، 1986) (55).

على الرغم مما سبق فإننا يجب ان ندرك ايضاً ان نمو النبات تحدده درجة تعزيز توفر النتروجين أكثر مما تحدده عملية توفر الطاقة المتمثلة بتوفر الكلوكوز والتركيب الضوئي. في هذه الحالة فإن عملية انتاج المركبات الحاوية على النتروجين مثل القلويدات ستكون على حساب نمو النبات وتكاثره (الشكل 4–1) وهذا قد يفسر سبب انخفاض مستوى القلويدات مقارنة بالفينولات كمثال. ان درجة الحماية التي توفرها الكيميائيات المذكورة تشكل عامل بيئي أخر يحدد الكميات المنتجة من تلك المركبات

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

بمعنى أخر وعليه فعندما تكون القلويدات بشكل عام أكثر سمية من الفينولات فان من المتوقع ان تكون تراكيز القلويدات اقل بالمقارنة بتراكيز الفينولات. في تحليل لـ 33 دراسة حول تكاليف مقارنة النبات الكيميائية للحشرات العاشبة. أظهرت ان معظم الحالات كانت هناك تكاليف ملموسة [253] دراسات أخرى في هذا المجال يمكن ان تجدها في [104 و123 و241].



الشكل (4-13): العلاقة (r= 0.86) بين إنتاجية المجموع الخضري ومحتوى ثمانية سلالات من نبات التبغ من مادة النيكوتين (عن Vandenberg وMatzinger، 1970) (271).

الحجر Compartmentation

ويقصد بها الحجز في حجرات، أي قدرة النبات على حجز المركبات الثانوية وبذلك تمتلك القدرة على مقاومة الحشرات العاشبة ومسببات أمراض النبات كيميائياً وان الأخيرة هي مواد سامة للآفات وللنبات المنتج لها، وعليه فإن من المنطقي ان يكون للنبات المنتج لتلك السموم القدرة على حماية نفسه منها. وذلك من خلال ما يأتي:-

1-) يعمل النبات على تخزين المواد السامة بشكل مواد أولية تكون اقل سمية ويتم تحويلها الى توكسينات سامة عند الحاجة اليها مثال ذلك عند جرح النبات من قبل العاشبات.

2-) تخزين المواد السامة في حجرات الخلية وذلك لا بعادها عن عمليات الايض مثال ذلك تخزينها في جدر الخلايا او الفجوات Vacuoles.

إن كلا الميكانيكيتين يمكن ان تعملان بشكل منفرد او سوية في النبات ان تركيز المركبات السامة في الفجوات الخلوية يكون مرتفع عادة، مثال ذلك مادة الـ Bercherine القلويدية توجد بمستوى اعلى من 0.25 M في فجوات خلايا نبات الـ

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

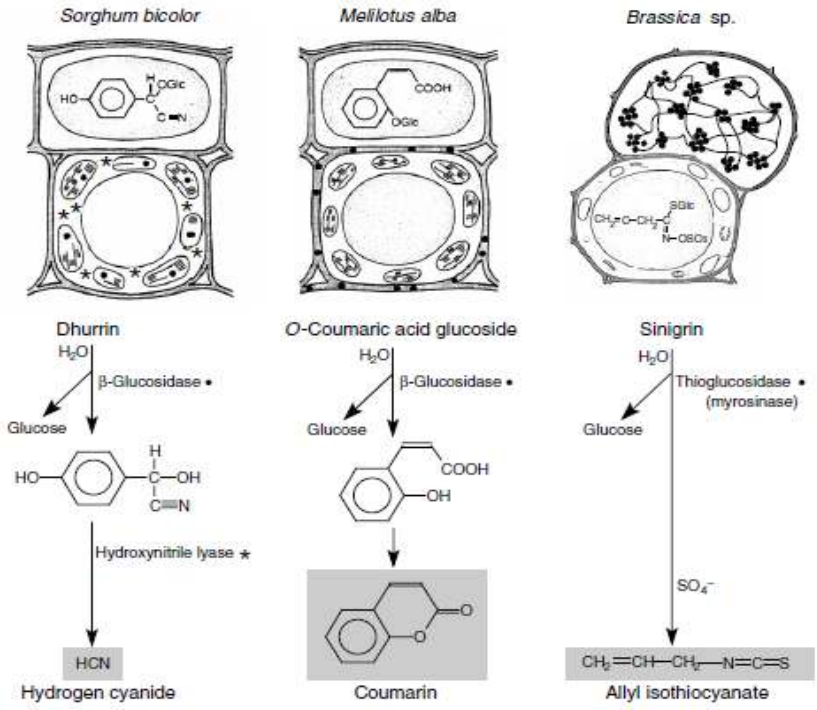
Chelidonium majus. هذه المركبات تشغل مواقع متخصصة تتطلب وجود الية فسلجية تقوم بنقل المركبات من أماكن تصنيعها الى أماكن تخزينها [294]. إن ارتباط المركبات السامة بالسكر يعمل على إزالة سميتها وزيادة ذوبانها في الماء مما يسهل عملية تخزين كميات كبيرة منها في الفجوات الخلوية.

إن النباتات الصغيرة للذرة البيضاء *Sorghum bicolor* تحتوي على اكثر من 30% من وزنها الجاف على مادة الـ Dhurrin وهي من الكلايكوسيدات السيانوجينية Cyanogenic Glycoside وان معظم هذه المادة يتم تخزينها بتركيز عالي في فجوات خلايا طبقة البشرة، وفي نفس الوقت فإن كلوروبلاست طبقة الميزوفيل تحتوي على انزيم الـ B–glycosidase وان سايتوسول Cytosol خلايا البروتوبلاست تحتوي ايضاً على أنزيم Hydroxynitrile وعند تضرر أوراق الذرة فإن مادة الـ Dhurrin تختلط مع الانزيمين مما يؤدي الى تحللها وانتاج مادة سيانيد الهيدروجين (الشكل 4–14) [108] وهي مادة سامة لمعظم الكائنات الحية. حالة مشابهة لما سبق وجدت في نبات الحندقوق الأبيض *White Melolet* المسمى *Melilotus alba* وعند تضرر أوراقه تتكون فيها مادة الكومارين Coumarin بواسطة التحلل المائي (الشكل 4–14) وهي مادة سامة للنبات الحندقوق نفسه ولكنه يستطيع تجنب هذه السمية عن طريق امتلاكه لغشائين يعملان كحاجز بين الوسط او البيئة التي تعمل عليها مادة الكومارين وبين الأنزيم. هذه الأغشية هي غشاء فجوة الخلية وغشاء الـ Plasmalemma.

إن مركبات الـ Glucosinolates توجد في فجوات الخلية في جميع أعضاء النبات، إذ ان الـ Myrosinases المايروسينات تتوزع في خلايا الـ Myrosin ان مركبات الـ Glucosinolates الكاملة تكون غير سامة وعند حدوث جروح للنبات فان مادة الـ Glucosinolate تصبح في تماس مع الـ Myrosinases الموجودة في الخلايا المجاورة حيث يؤدي ذلك الى تحول الـ Glucosinolate الى زيت الخردل Mustard ذو التأثير الطارد والسام للعديد من الانواع الحشرية (الشكل 4–14) [183 و291]. نوع اخر من عمليات حجز المركبات الثانوية في حجرات هو تراكم التربينات

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

ذات الأوزان الجزيئية المنخفضة وزيوت متطايرة أخرى في الشعيرات الغذية والخلايا النباتية المعزولة Idioblast حيث تتجمع الراتنجات في القنوات الراتنجية وعصارة الأشجار Latex في خلايا تسمى الـ Latieifers [85] إذ ان هناك أكثر من 20 الف نوع من مغطاة البذور تعود لـ 40 عائلة تنتج عصارة نباتية عبارة عن سوائل معلقة او مستحلبة تحتوي مواد مثل الراتنجات والزيوت الأساسية غيرها [171] وبالرغم من ان العديد من مركبات النبات الثانوية تخزن في فجوات الخلية، فإن هذا لا يعني نواتج خاملة لبعض التفاعلات الايضية، وان فجوات الخلية تشكل بيئة حركية من خلالها تتمكن نواتج الايض من العودة الى السايتوبلازم وان هذه الالية لا تعني انها الية طرح او نبذ كيميائي. إن هناك تباين كبير خلال النهار في مستويات مركبات النبات الثانوية تؤكد ان عمليات الايض هي عمليات مستمرة يتم التحكم بها من خلال عوامل داخلية مثل مرحلة النمو وعوامل البيئة مثل الموسم والمناخ وكمية الإضاءة وغيرها من العوامل. هذا التغير في مستوى مركبات النبات الثانوية سجل في العديد من النباتات (103 و125 و160 و227 و233).

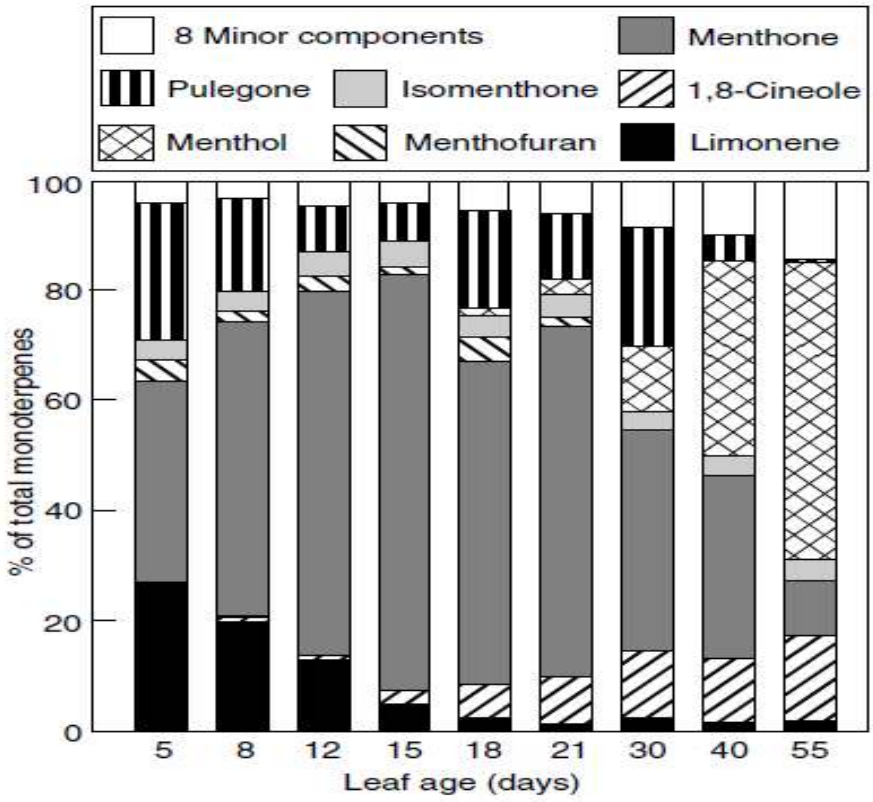


الشكل (4-14): وجود المواد الأولية لمركبات النبات السامة في حجرات وانزيمات الهادمة في ثلاثة أنواع نباتية هي الذرة البيضاء والحندقوق الأبيض وفجل الخيل (عن Matile، 1984) (183).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

التباين المؤقت Temporal variability

إن التصنيع الكيميائي للنبات هي ليست عملية ثابتة وهي تظهر تباينات مختلفة (الشكل 4-15) [165] حيث ان النباتات الناضجة تختلف في العديد من الاوجه عن النباتات الصغيرة. كذلك فإن الأنسجة النباتية في مرحلة النمو تظهر تغيرات نوعية وكمية مقارنة بحجم التغيرات التي تحصل في أنسجة الأعضاء النامية بشكل كامل. هذه التغيرات في عمليات التصنيع الكيميائية للنبات تتباين في مناطق العالم المختلفة كما تتباين تبعاً للعمر او مرحلة نمو النبات والتي تؤثر في العديد من الصفات المظهرية والفسلجية مثل خشونة الورقة والمحتوى المائي وغيرها [91 و171].



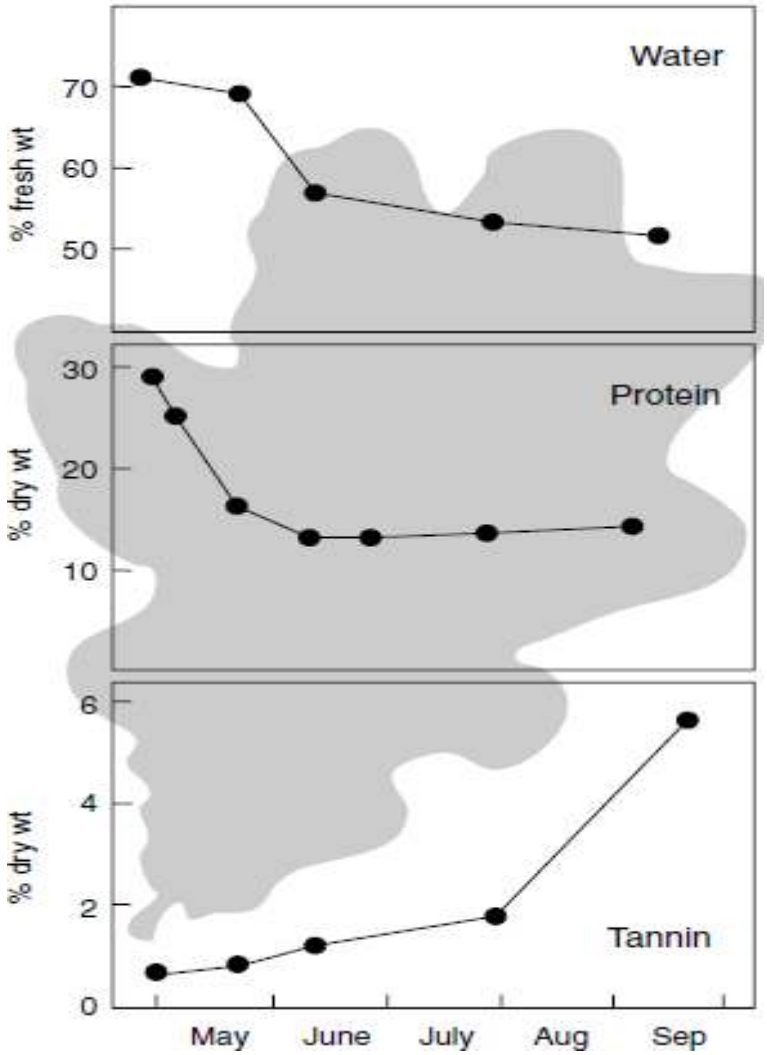
الشكل (4-15): التغيرات الحاصلة في تركيب التربينات الأحادية خلال عملية نمو الورقة في نبات النعناع (عن Gershenzon وآخرون، 2000) (106).

مما سبق يتبين ان عمليات الايض والتصنيع الكيميائي تتباين تبعاً لما يأتي:-

1-) **التأثيرات الموسمية Seasonal effects**:- إن التباين في محتويات الورقة من العناصر الغذائية والكيميائيات الحليلة مع الموسم تعد مسالة مهمة بالنسبة لتغذية

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الحشرة على أوراق النبات. ففي دراسة لـFeeny وجد ان معظم الأنواع الحشرية الموجودة على أوراق نبات البلوط تركز تغذيتها في بداية الربيع وذلك لان القيمة الغذائية للأوراق في بداية الربيع تكون عالية ثم تنخفض مع اقتراب الورقة من النضج [91] وهذا يعني انخفاض محتوى الورقة من الماء والبروتينات وتراكم التانينات في الصيف (الشكل 4-16). دراسة حديثة أظهرت ان الارتباط كان سالباً بين درجة توفر الحياة الحيوانية خلال الموسم وتركيز التانين في المجموع الخضري للنباتات [94].

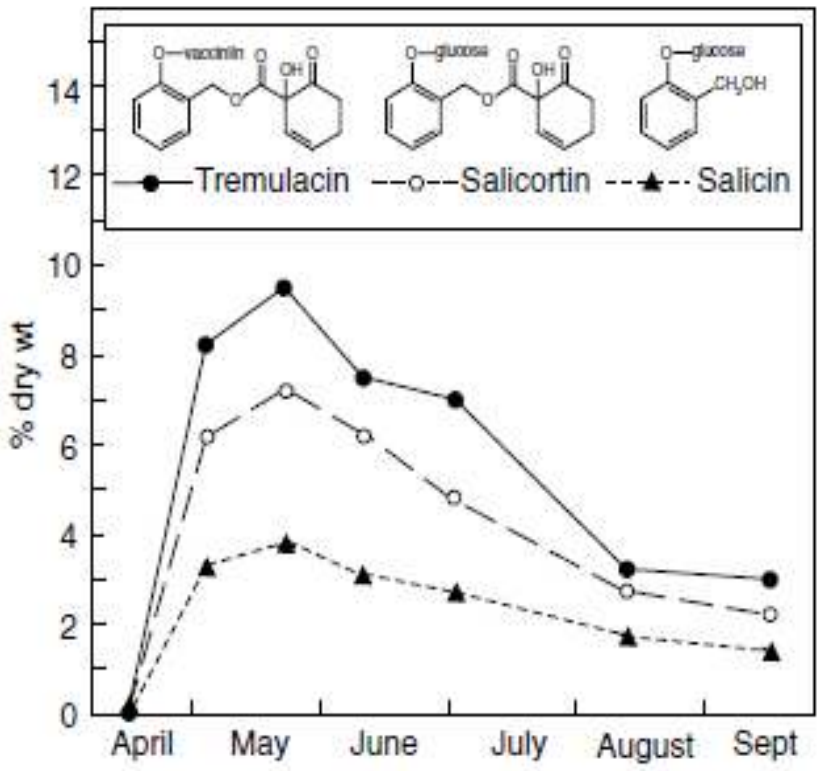


الشكل (4-16): التباين الموسمي في محتوى اوراق البلوط من الماء والبروتينات والتانينات (عن Feeny، 1970) (91).

إن الزيادة السريعة في مستوى الفينولات في أوراق النبات في الربيع حتى تصل الى مستوى متميز في أوراق القوغ (الشكل 4-17) هذا المستوى العالي من الفينولات له

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

تـأثير واضـح فـي الحشرات التـي تهـاجم القوغ. وعلـى النقيض مـن ذلـك فقد وجـد ان محتوى نبات الـ *Hypericum perforatum* من القلويدات ازداد بمقدار 20 ضعفاً خـلال الشـتاء مقارنـة بمحتوى النبـات مـن القلويـدات فـي الصيف [248]. كمـا وجـد ان مستوى التربينات Terpenoids في العديد من الأنواع النباتية كان أعلى في الأوراق الصغيرة او حديثة النمو مقارنة بالأوراق الناضجة. ان نفس نموذج التغيير وجد في أعضاء النبات الأخرى كالسيقان والجذور حيث ان الأعضاء الصغيرة او النامية يكون فيها تركيز التربينات اعلى بـ 2–10 ضعف التركيز الموجود في الأعضـاء الناضجة [105]. ان الـعديد مـن الحشرات تنمو بشكل جيد وتزداد خضوبتها عند التغذية على أوراق الحديثة مقارنة بالتغذية على الأوراق الناضجة او مكتملة النمو وذلك بسبب القيمة الغذائية العالية للأوراق الحديثة النمو. كذلك فان يرقات او دودة اللهانة *Pieris rapae* تفضل التغذية على أوراق اللهانة حديثة النمو بشكل جيد، فيم تفضل يرقات اللهانة القياسة *Trichoplusia ni* التغذية على الأوراق الناضجة [35].



الشكل (4-17): التباين الموسمي في تركيز ثلاثة أنواع من الفينولات في اوراق القوغ (عن Thieme و Benecke، 1971) (259).

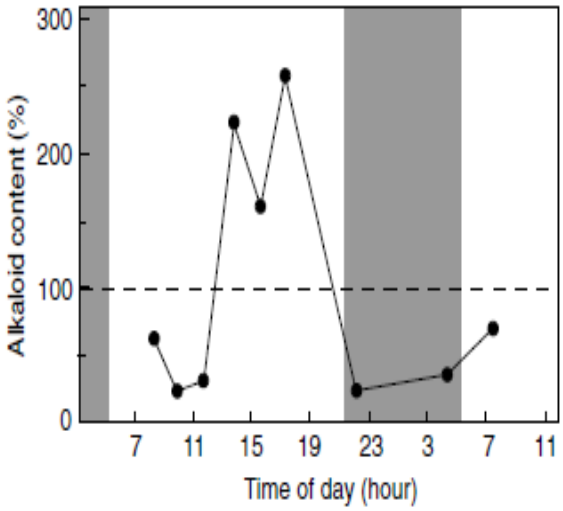
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

كما وجد ان عصارة لحاء أشجار الطرفة Willow تحتوي على 0.4% احماض امينية حرة خلال موسم الربيع، هذه النسبة تنخفض صيفاً لتصل الى 0.05%. إن العديد من الكيميائيات الحليلة تعد من التوكسينات او مانعات للتغذية او وضع البيض ينخفض تركيزها مع تقدم الورقة في العمر وعلى العكس من ذلك فان مركبات الخافظة للهضم مثل التانين او الراتنجات يزداد تركيزها في الأوراق مع تقدم الأخيرة في العمر وبذلك تصبح الاوراق غير مناسبة لتغذية العاشبات.

إن المركبات التي تقف وراء مقاومة النبات للحشرات العاشبة في بداية الموسم هي مركبات نايتروجينية الأصل مثل القلويدات ومركبات السيانوجين واحماض امينية غير بروتينية، وهذا مرتبط طبعاً بزيادة مستوى النتروجين في التربة في بداية الموسم وان النبات يستخدم المركبات النتروجينية ليس لأغراض الحماية فقط وانما يقوم بخزنها لأغراض النمو اللاحق وفي نفس الوقت تكون كمية الكاربون محدودة في الأنسجة حديثة النمو، الا انها تزداد في نهاية الموسم لتزيد عن متطلبات عملية النمو مما يسمح للنبات بإنتاج كمية من المركبات المقاومة للحشرات العاشبة مصدرها الكاربون مثل التانين [56 و201].

2-) تأثيرات الليل والنهار Day / Night effects:- إن مستويات العديد من مركبات النبات الثانوية تتذبذب خلال اليوم وذلك نتيجة التغير الحاصل في نشاط عملية التركيب الضوئي وفي النشاط الايضي لغذاء النباتات كما ان تغذية الحشرات العاشبة ليلاً يختلف عن تغذيتها في النهار. ان كمية المركبات الثانوية قد تتذبذب بنسبة 35% خلال دورة الليل والنهار ومنها مثلاً مركبات السيانوجين Cyanogenic في نبات الكسافا Cassava [205]. كما سجل وجود تباين كبير خلال اليوم في مركب الـ Quinolizidne القلويدي في نبات الترمس الأبيض *Lupinus albus* (الشكل 4-18) ان التباين اليومي في مستويات مركبات النبات الثانوية سجل ايضاً في كمية الأبخرة التي يطلقها النبات [174].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



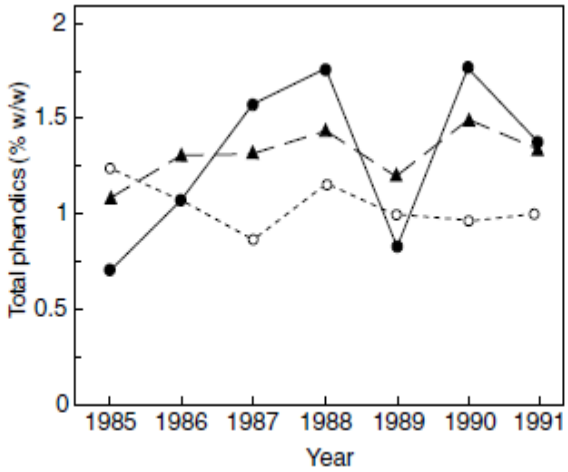
الشكل (4-18): التذبذب اليومي لمادة Lupanine ومركبات quinolizidine القلوية ذات العلاقة في أوراق الترمس الأبيض (عن Wink، 1998) (291).

إن من الواضح ان التركيب الكيميائي للنبات غير ثابت خلال اليوم وان عدم الثبات لا يقتصر على كميات المركبات المختلفة بل يمتد ليشمل نسب هذه المواد لبعضها [220]. هذا التذبذب اليومي يفسر سبب حصاد او جمع النباتات الطبية في أوقات معينة من اليوم فقد ذكر ثيوقراط في القرن الرابع قبل الميلاد ان جمع الأعشاب يجب ان تتم في أوقاتها وأشار الى ان جذور بعض النباتات يجب ان تجمع في الليل فيما جذور نباتات أخرى تجمع في النهار واخرى تجمع قبل تعرضها لأشعة الشمس [220]. مثال ذلك وجد ان عصارة الكبسولات النامية لنبات الـ *Papaver somniferum* التي تم حصادها في التاسعة صباحاً أعطت كمية من المورفين تزيد بأربعة أضعاف كمية المتحصل عليها من الكبسولات التي جمعت في التاسعة ليلاً. كذلك وجد ان عمليات الايض الأولي تظهر هي الأخرى تباين وتذبذب كبير خلال اليوم مثال ذلك التغير الحاصل في تركيز السكريات في الاوراق النباتية فضلاً عن التغير الحاصل في مستوى الأحماض الامينية الحرة في عصارة اللحاء[101]. إن هذا التيأين في المحتوى الكيميائي للنبات ما بين الليل والنهار قد يفسر لنا لماذا بعض الأنواع الحشرية تفضل التغذية ليلاً فيما أنواع أخرى تفضل التغذية نهاراً [153] فضلا عن وجود العديد من الأمثلة عن اليرقات التي تغير وقت تغذيتها في أعمارها الأخيرة من التغذية النهارية الى التغذية الليلية [59]. ان نوعية الغذاء تلعب دوراً في تحديد ستراتيجية التغذية في الحشرات متعددة العوائل الغذائية مثل يرقات الفراشة الغجرية التي تتغذى على الأوراق ليلاً

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

وعندما تصبح الأوراق فقيرة في محتواها الغذائي تبدأ بالتغذية في الليل والنهار هذه الحشرة عند تربيتها على بيئة صناعية وجد انها تتغذى ليلاً فقط الا انها تتحول الى التغذية النهارية عند احتواء البيئة الصناعية على 2% تانين [167].

3-) التباين بين السنوات Inter year variation:- إن دور العوامل الخارجية مثل المناخ وتوفر العناصر الغذائية في التباين الكيميائي للنبات قد تم ملاحظته ايضاً في تباين مستوى الكيميائيات الثانوية كماً ونوعاً في الانواع النباتية بين سنة وأخرى تلك الكيميائيات الحليلة المنتجة من قبل الأشجار والنباتات المعمرة، ففي دراسة وجد ان هناك اختلاف في كمية الفينولات في ثلاثة أنواع من النجيليات بين السنوات (الشكل 4-19) [192].



الشكل (4-19): معدل مجموع المحتوى الفينولي على مدار سبعة سنوات لثلاثة أنواع من النجيليات (عن Mole وJeem، 1993).

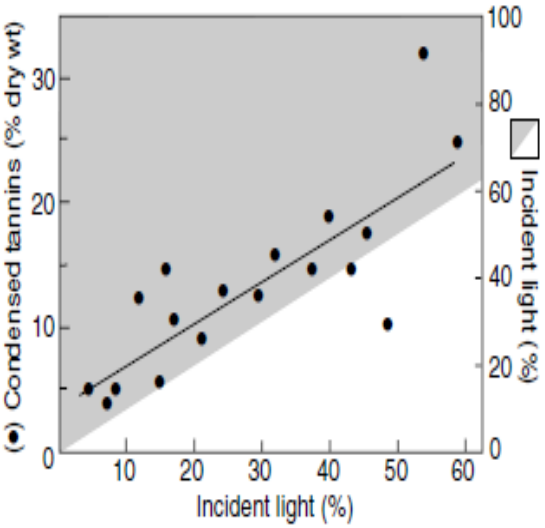
تأثيرات الموقع والأسمدة Effects of location and fertilizers

إن لعوامل الموقع تأثير كبير في كيمياء النبات منها التعرض المباشر لأشعة الشمس والخواص الكيميائية والفيزيائية للتربة، وفيما يأتي عرض لأهم هذه العوامل:-

1-) الشمس والظل Sun and shade:- يعد الضوء المتطلب الأساسي لجميع النباتات الخضراء والتي بإمكانها تحويل الطاقة الشمسية الى مادة عضوية، ومن المعروف ايضاً ان شدة الإضاءة تؤثر في عمليات الايض الأولية والثانوية وعليه فإن خفض شدة الإضاءة سيؤثر سلباً في عملية التركيب الضوئي مما يخفض من عملية إنتاج الكاربوهيدرات وعندما لا تتأثر عملية اخذ العناصر المعدنية من قبل النبات فإن

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

نتيجة ذلك تكون انخفاض في توازن نسبة C/N في النباتات الموجودة في الظل. هذا الانخفاض في التوازن سيؤدي الى خفض مستويات نواتج الايض التي يدخل في تركيبها الكاربون مثل الفينولات [83 و193] الشكل (4–20). ان وجود النبات في الظل يؤثر في بعض الصفات المظهرية للنبات مثل خشونة الورقة والمسافة بين عروق النبات. كما ان الأوراق الموجودة في الظل تكون مساحتها أكبر واقل سمكاً من تلك الموجودة في الشمس.



الشكل (4-20): محتوى المجموع الخضري من التانين المكثف مقابل نسبة الإضاءة المتوفرة لأوراق الاكاسيا (عن Mole وآخرون، 1988).

هناك العديد من الأمثلة اليوم حول الاختلاف بين النباتات النامية في الشمس وتلك النامية في الظل مثال ذلك نبات سرخس الأكمة *Pteridium aquilium* النامي في الظل يحتوي على مركبات السيانوجين Cyanogenic بنسبة تزيد عن 50% من تلك الموجودة في النباتات النامية في الشمس في دراسة أخرى وجدت ان هناك تراكيز عالية من الفلافونيدات Flavonoids والتانينات في النباتات النامية في الشمس. ان هذا التباين الكيميائي له تأثير. واضح على درجة تقبل النبات من قبل الحشرات والحيوانات العاشبة للتغذية عليها [58] دراسات أخرى أظهرت ان الاختلاف الكيميائي بين نباتات الظل والشمس يمتد الى الاختلاف بين أجزاء النبات الواحد [254]. وكمثال لما سبق فإن يرقات الفراشة الغجرية كانت تفضل التغذية على أوراق أشجار الالدر الملتقطة من الجهة الغربية للشجرة مقارنة بالأوراق الملتقطة من الجهة الشمالية لنفس

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الشجرة (الشكل 2-5). كذلك فإن الخنفساء اليابانية *Popilla japonica* تفضل التغذية على الأجزاء الخضرية النامية في الشمس مقارنة بالأجزاء النامية في الظل [226] وهذا يشير الى ان الحشرات العاشبة العامة تظهر القدرة على التمييز في التغذية على النباتات النامية في الشمس او الظل.

دراسة أخرى أظهرت ان يرقات حشرة *Malacosma disstria* المتعددة العوائل الغذائية تفضل التغذية على المجموع الخضري لنبات القيقب السكري *Acer saccharum* المعرض للشمس أكثر من التغذية على المجموع الخضري الموجود في الظل وذلك لارتفاع مستوى السكريات الذائبة في المجموع الخضري المعرض للشمس [108]. استجابة معاكسة تم تسجيلها في يرقات حشرة الـ *Epirrita autumnata* المتعددة العوائل الغذائية التي فضلت التغذية على أفرع النبات الموجودة في الظل العائل هو اشجار البتولا الجبلية ووجد ان اليرقات نمت بشكل أفضل عند التغذية على أوراق الأفرع المضللة التي تحتوي على نسبة اعلى من نسبة الفينولات وتكون الأوراق اقل خشونة [133]. هذه الأمثلة كافية لتأكيد ان الظل يعمل على تحوير كيمياء الورقة النباتية وهذا يؤثر في درجة تفضيل الحشرات العاشبة للأوراق. إن الحشرات ذات اجزاء الفم الثاقبة الماصة تستجيب هي الأخرى لعوائلها النباتية المتباينة كيميائياً بسبب نموها في الشمس او في الظل.وقد وجد ان ضرر بسليد اليوكالبتوس *Cardiaspina densitexta* كان أكبر على الأشجار النامية في الشمس مقارنة بالأشجار الموجودة في الظل [288]. أمثلة أخرى عديدة في هذا المجال يمكن الرجوع اليها في [57]. إن شدة الإضاءة العالية تحفز عمليات الايض الثانوية وكنتية لذلك فإن النبات او أجزاء النبات تحتوي كميات من مركبات النبات الثانوية أكبر من تلك الموجودة في الظل. مثال ذلك وجد ان تركيز التربينات الثنائية وكذلك مجموع راتنج التربين الثنائي في أوراق الصنوبر البرية نوع *Pinus sylvestris* زادت بنسبة 100% مقارنة بأوراق الصنوبر النامية في الظل [115]. ان وجود ارتباط موجب بين الإضاءة وإنتاج مركبات النبات الثانوية علاقة قد تم تأكيدها في دراسات عديدة [284].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

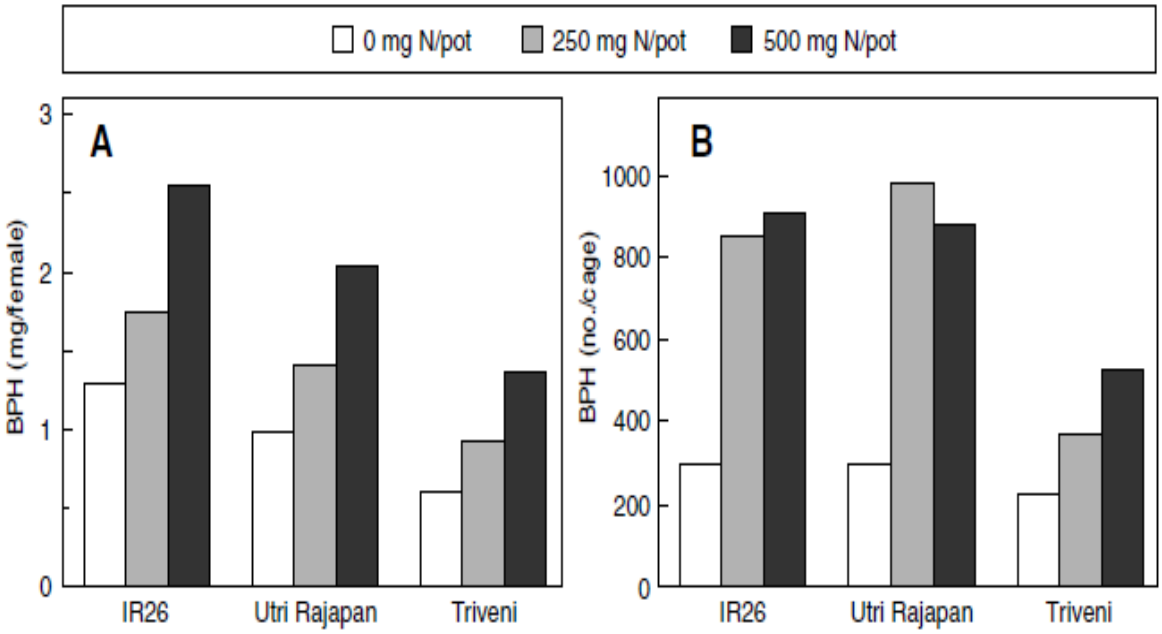
2-) عوامل التربة Soil factors:- من العوامل الأخرى المهمة المؤثرة في نمو النبات هي خواص التربة وصفاتها وبضمنها الحالة المعدنية للتربة. ملاحظات عديدة ربطت بين نمو الحشرة وتكاثرها وكيمياء التربة التي تؤثر بدورها على نمو العائل النباتي للحشرة. إن عملية استخدام الأسمدة في الزراعة أصبحت اليوم من العمليات الشائعة لزيادة وتحفيز نمو النبات وإنتاج نباتات سليمة وزيادة الإنتاج. إذ تعمل الأسمدة على التأثير في فسلجة النبات وإحداث تغيير في مظهر النبات وفي دورة حياته إن الاستجابة او قياسها من خلال التغير الحاصل في تركيب العناصر الغذائية للنبات مثل مستويات البروتين، فضلاً عن تأثر عمليات الايض الثانوية مما ينتج عنه حدوث زيادة او نقصان في مركبات النبات الثانوية [102]. في تحليل اخير لـ 14 تقرير ومرجع في موضوع تأثير التسميد النتروجيني أشارت الى ان التسميد العالي بالنتروجين ادى الى خفض تركيز مركبات النبات الثانوية ذات الأصل الكاربوني في المجموع الخضري للنبات [164] وهنا من الضروري ان نفهم ايضاً ان انخفاض الزيادة الحاصلة في مركبات النبات الثانوية تكون ابطأ من نسبة الزيادة في الكتلة الحيوية الـ Biomass فإن تراكيز مركبات النبات الثانوية ستنخفض [163] وفي بعض الحالات وجد ان الحشرات تستجيب بشكل رئيس الى التركيبة الغذائية لعوائلها وفي حالات أخرى وجد ان الكيميائيات الحليلة كانت هي المسيطرة في هذا المجال. ان من الواضح ايضاً انه ليس الحالة الغذائية للنبات هي وحدها المؤثرة في هذا المجال بل ان كيمياء سطح أوراق النبات ومظهرها يمكن ان يتأثر بالتسميد وكنتيجة لذلك فإن بحث الحشرات عن العائل النباتي لوضع البيض عليه قد يؤدي الى تباين الحشرات في استجابتها للعائل النباتي مقارنة بنباتات العائل غير المسمدة مثال ذلك وجد ان لإناث فراشة اللهانة البيضاء *Pieris rapae* القدرة على تمييز نباتات اللهانة المسمدة وغير المسمدة خلال 24 ساعة من إضافة السماد [198] وهذا يعني انه ليس النبات فقط

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

يستجيب سريعاً للسماد وانما الحشرات هي الأخرى بإمكانها تحسس ذلك. إن العديد من الحشرات تستفيد من تحسين نمو النبات وذلك بسبب زيادة القيمة الغذائية للنبات، الا أن نتائج الدراسات الخاصة بتأثير التسميد في الحشرات كانت متباينة حيث اظهرت نتائج بعض الدراسات ان لتسميد النبات تأثير سلبي في سكان الحشرات حيث ان السماد يزيد من حيوية النبات ويعمل على اختزال المراحل الحساسة من النبات للإصابة بالحشرات، فيما دراسات أخرى أظهرت ان السماد النتروجيني يعمل على تحفيز وزيادة أعداد سكان الحشرة نتيجة لزيادة استهلاك النبات (الشكل 4-24) [196]. الباحث Scriber اشار في تقريرٍ له الى ما يقرب من 115 دراسة أكدت ان أضرار الحشرات للنباتات ازدادت مع زيادة محتواها من النتروجين [236] كذلك وجد ان نباتات الزينة الخشبية ازدادت حساسيتها لأضرار الحشرات بعد التسميد وذلك نتيجة زيادة قيمتها الغذائية للحشرات او نتيجة انخفاض محتواها من مركبات النبات الثانوية [134].

نتائج معاكسة غالباً ما تم تسجيلها عند تسميد اشجار الغابات لازالت في حاجة الى تفسير. أما بالنسبة لتأثير السماد الفوسفاتي والبوتاسي والسماد العضوي فلازال الباحثون غير قادرين على وضع قاعدة عامة حول تأثيرها في أعداد سكان الآفات الحشرية ولكن ذلك لا يعني عدم وجود تأثير لتلك الاسمدة في الحشرات العاشبة وبالرغم من ان معرفتنا لا زالت ضعيفة في مجال تأثير عناصر التربة المعدنية في التداخل ما بين الحشرات والنبات [60]. إن التأثيرات البيئية في عمليات الايض الثانوية في النبات يكن ملاحظتها بوضوح عند المقارنة بين نبات نفس المحصول المزروع في الحقل، مثال ذلك وجد ان نسبة محتوى أوراق اللهانة المزروعة في البيت الزجاجي من الـ Glucosninolate بلغت 10% من ذلك المستوى الموجود في أوراق اللهانة الموجودة في الحقل [52]. ونتيجة معاكسة ارتفعت محتويات الأوراق من المركبات القلويدية بمقدار 2-4 أضعاف الكمية الموجودة في نباتات الطماطة في الحقل [19].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل (4-21): (A) وزن جسم إناث قافز النبات البني *Nilaparvata lugens* (B) النمو السكاني للقافز على ثلاثة أصناف من الرز نامية في أقفاص تحت التسميد نتروجيني بمستويات مختلفة (عن Hernirichs و Medrano، 1995) (132).

المقاومة المستحثة Induced resistance

يتعرض النبات للعديد من أنواع المهاجمين المتحركين الذين لا يستطيع الهرب منهم، كما انه لا يستطيع توقع نوع المهاجم الذي سيهاجمه لكي يقوم بتهيئة الدفاعات المناسبة لدحره، لذلك فإن الفقرة الحالية ستهتم بموضوع قدرة النباتات على استحثاث او تكوين المقاومة في النبات استجابة لمهاجمة الحشرات العاشبة للنبات. إن ظاهرة استحثاث المقاومة تم اكتشافها في سبعينيات القرن العشرين من قبل علماء البيئية وكيمياء الحياة [114 و127] ثم أصبحت موضوع اهتمام علماء الفسلجة وعلم الحياة الجزيئي والحشرات ونتيجة هذا الاهتمام ازداد حجم الدراسات والمراجع في هذا المجال منها على سبيل المثال (Karban و Baldwin [151] Agrawal وآخرون [6] و Dicke و Hilker [174]. وقد أصبح معروفا اليوم ان التركيب الكيميائي للنبات لا يتأثر فقط بالعوامل اللاحيوية Abiotie ولكنه ايضاً يتأثر بدرجات متباينة بالعوامل الحيوية Biotic ايضاً ومنها الحشرات والحيوانات العاشبة هذه الحقيقة تشمل مدى واسع من مركبات الايض الثانوية وكذلك التأثير في عمليات التصنيع الحيوي لجميع مجاميع

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

مركبات الايض الثانوية وهناك اليوم مثلا العديد من الدراسات أشارت الى انه يمكن استحثاث عملية تصنيع الفينولات والتربينات والقلويدات والـ Glucosinoltae والهيدروكاربونات والـ Cyanogenic glycosides [151] إضافة الى استحثاث بعض الأنزيمات والبروتينات. ان التغيرات الكيميائية التي تحدثها عملية الحث قد لا يكون تأثيرها مباشراً من خلال تأثيرها غير المباشر في الأعداء الحيوية للحشرات العاشبة ونتيجة لما سبق فان هناك اليوم أربعة أنماط من المقاومة النباتية قد تم تمييزها لحد الان (الجدول 4-7).

الجدول (4-7): انواع المقاومة النباتية للعاشبات.

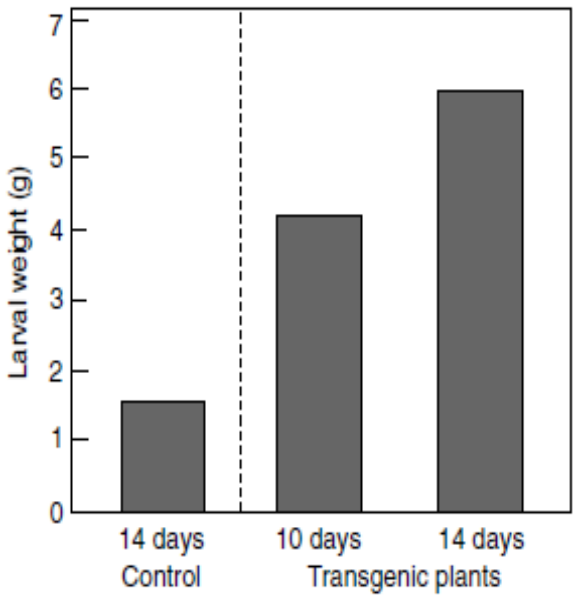
	المقاومة أصيلة	مقاومة مستحثة
مقاومة مباشرة	وجودها لا يعتمد على ضرر العاشبات وتؤثر سلباً في الحشرات	تستحث بواسطة العاشبات وتؤثر في الحشرات سلباً
مقاومة غير مباشرة	وجودها لا يعتمد على الضرر وتؤثر ايجابياً في الأعداء الطبيعية للحشرات العاشبة	تستحث بواسطة العاشبات وتؤثر ايجابياً في الأعداء الطبيعية للحشرات العاشبة.

ان استحثاث المقاومة المباشرة [151] وغير المباشرة [71] تم تسجيلها في العديد من الأنواع النباتية التابعة لعائلات نباتية متباينة ولذلك فهي تعد الية دفاعية شائعة في النبات. إن المقاومة المباشرة وغير المباشرة المستحثة هي مقاومة فعالة ضد الحشرات العاشبة بطرائق تغذيتها المختلفة سواء كان ذات أجزاء فم قارضة – ماضغة او ثاقبة ماصة او كانت متغذيات داخلية او خارجية.

1-) المقاومة المباشرة المستحثة Induced direct resistance:- ان جميع اليات المقاومة الكيميائية التي يستخدمها النبات في مقاومة العاشبات يمكن تنشيطها بالحث. مثال ذلك وجد ان الضرر الناتج عن تغذية خنفساء كولورادو أدى الى

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

استحثاث عملية تصنيع مستويات عالية من مثبطات انزيم الـ Protenase [114] حيث تعمل هذه المثبطات على إعاقة عملية الهضم في خنفساء كولورادو والحشرات العاشبة الأخرى. اما عند استبعاد استجابة النبات عن طريق اقحام نسخة من الجين المعكوس Antisense والذي تكون منتجاته ضرورية في عملية الاستحثاث، فإن نمو يرقات فراشة التبغ *Monduca sexta* على نباتات الطماطة المعدلة وراثياً يكون اعلي او أكثر من نمو يرقات نفس الحشرة على نبات طماطة طبيعي (الشكل 4-22). كما وجد ان بعض الأنماط او الطرز الوراثية لنبات الطماطة أظهرت استجابة مفرطة لعملية وضع البيض من قبل خنفساء كولورادو تمثلت بموت الأنسجة المحيطة بمكان وضع البيض مما يؤدي الى جفاف البيض وموته او سقوطه على التربة حيث يتم افتراسه من قبل حشرات التربة [14]. إن استحثاث المقاومة المباشرة في المملكة النباتية سجل في أكثر من 100 نوع نباتي تعود لـ 24 عائلة [151].



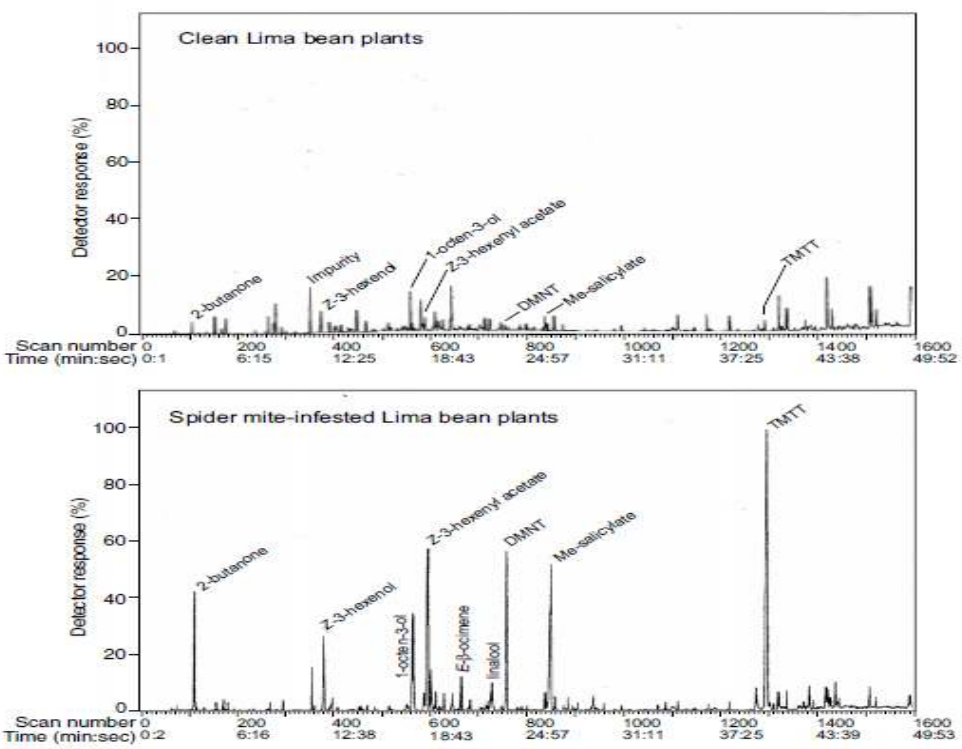
الشكل (4-22): نمو يرقات الـ *Manduca sexta* المتغذية على نباتات الطماطة الطبيعية والمعدلة وراثياً (عن Oruzacu-Cardenes واخرون، 1993) (207).

2-) المقاومة غير المباشرة المستحثة Induced indirect resistance:-

يمكن للنباتات ان تستخدم كيميائياتها في تحفيز تأثير الأعداء الطبيعية للحشرات العاشبة وذلك عن طريق استجابة الأعداء الطبيعية للجروح الناتجة عن تغذية الحلم العنكبوتي *Tetranychus urticae* على اوراق نبات الفاصوليا حيث تنطلق من

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الجروح مزيج من الأبخرة التي تختلف كليا عن الأبخرة التي تطلق من نباتات الفاصوليا السليمة. ان تغذية الحلم العنكبوتي تعمل على استحثاث إطلاق عدة تربينات والـ Methyl salicylat هذه المركبات تجذب الحلم المفترس *Phytoseiulus persimilis* وتمكنه من تحديد موقع فرائسه (الشكل 4-23) [271]. إن استحثاث العاشبات لإنتاج الأبخرة الجاذبة للمفترسات او اللاحمات Carnivores، هذه الظاهرة سجلت في أكثر من 20 نوع نباتي تعود لـ 13 عائلة نباتية [71] وإن اللاحمات هنا لا تقتصر على المفترسات فقط بل تمتد لتشمل الطفيليات [264]. إن عملية وضع البيض من قبل الحشرات يمكن ان تستحث هي الأخرى انتاج الابخرة النباتية ايضاً حيث وجد ان وضع البيض من قبل خنفساء أوراق أشجار الدردار *Xanthogaleruca luteola* على أوراق الدردار ادى الى إطلاق ابخرة تجذب طفيل البيض *Oomyzus galleruca* [187]. حالة اخرى مشابهة وجدت عند قيام حشرة البقة الخضراء *Nezara viridula* بوضع البيض على أوراق نبات الفاصوليا مما ادى الى انبعاث الأبخرة الجاذبة لطفيل البيض *Trissolus basalis* [51].

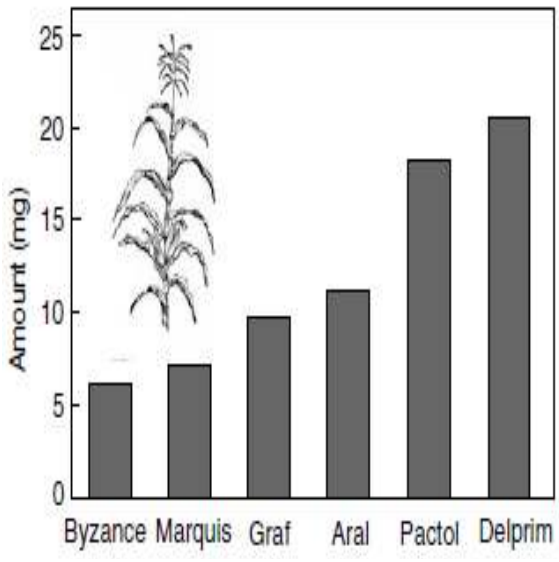


الشكل (4-23): تحليل الأبخرة المنطلقة من نبات فاصوليا سليم واخر مصاب بالحلم العنكبوتي باستخدام كروماتوغرافيا الغازي وجهاز الطيف الكتلي Mass-Spectrophotometer.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

حديثاً هناك تقرير يشير الى ان خطوات اليرقات على اوراق النبات تؤدي ايضاً الى استحثاث ابخرة النبات هذه المسألة بحاجة الى مزيد من الدراسات والبحث [34]. إن الإضرار الميكانيكية للنبات تشبه الى حد كبير في استحثاث المقاومة التي تسببها العاشبات او عملية وضع البيض. كذلك فإن الأبخرة المنبعثة من النبات بسبب تغذية الحشرات العاشبة هذه الابخرة قد تعمل ايضاً على طرد أنواع حشرية اخرى وهو وجه اخر من اوجه التداخل بين الحشرات والنبات [31 و75 و136 و149].

3-) تباين التغيرات المستحثة بالعاشبات – Variation in herbivore induced changes:- إن التغيرات الكيميائية الحاصلة نتيجة الاستجابة للعاشبات تتباين تبعاً للنماط او الطرز الوراثية للنبات وكذلك تبعاً لنوع النبات. لذلك فإن اختلافات كبيرة قد تم تسجيلها في مجموع الأبخرة المنبعثة من عدد من الطرز الوراثية Genotypes المختلفة لنبات الذرة الصفراء (الشكل 4-24) [111]. كذلك فإن العوامل الاخيرة مثل الضوء والرطوبة وتوفر العناصر الغذائية يمكن ان يكون لها تأثيرات معنوية.



الشكل (4-24): مجموع كمية الابخرة المستحثة بواسطة قيء يرقات الـ *Spodoptera littoralis* الموضوع على الجروح الميكانيكية لخمسة أصناف من الذرة (عن Gouinguene واخرون، 2001) (111).

مثال ذلك وجد ان كميات الابخرة المنبعثة من نباتات الذرة استجابة لما يشبه ما تحدثه تغذية اليرقات العاشبة ارتبطت بشكل موجب مع كمية الضوء خلال اليوم وان كمية الأبخرة كانت الاعلى عندما كانت رطوبة التربة منخفضة وتوفر العناصر الغذائية

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

بنسبة مرتفعة [110]. إن استجابة النبات للعاشبات يختلف عن استجابتة للاضرار الميكانيكية، كذلك فإن استجابة النبات للأنواع المختلفة من العاشبات قد لا تكون متشابهة تماماً [75]. مثال ذلك نباتات الذرة المتضررة بفعل تغذية الدودة القارضة *Spodoptera exigua* حيث تنبعث عنها عدة مركبات تربينية تجذب الطفيل *Cotesia marginiventris* وبالمقابل فان نباتات الذرة المتضررة ميكانيكياً لا تنبعث عنها تلك الابخرة ولكن عند اضافة قيء اليرقات الى الجروح الناتجة عن الأضرار الميكانيكية فان النبات يظهر نفس الاستجابة لتغذية الدودة القارضة [263]. هناك العديد من الأمثلة ايضاً حول قدرة اللاحمات Carnivores على التمييز بين الابخرة المستحثة بواسطة الأنواع المختلفة من العاشبات [70] مثال ذلك طفيل المنْ *Aphidius ervi* ينجذب الى الابخرة المنبعثة من نباتات الباقلاء المصابة بحشرة منْ الباقلاء *Acyrthosiphon pisum* بينما الابخرة المنبعثة من نباتات الباقلاء المصابة بالمنْ *Aphis fabae* وهو ليس عائل للطفيل فان الابخرة لا تجذبه [81]. إن نباتات الفاصوليا المصابة بالحلم العنكبوتي *Tetranychus urticae* تنبعث منها كميات كبيرة من الأبخرة تحوي الـ Methyl Salicylate وتربينات مثل الـ – (3E, 7E) 4,8,12–Trimethyl–1,3,7,11–tridecatetraene تجذب المفترس *Phytoseiulus persimilis*، اما عند مهاجمة نفس النباتات من قبل الدودة القارضة *Spodoptera exigua* وهي ليست عائلات المفترس *P.persimilis* فان كمية الابخرة المنبعثة من نباتات الفاصوليا تكون منخفضة جداً او اثرية، مما يشير الى ان كمية الابخرة المنبعثة يمكن ان تساعد المفترس للتمييز بين الفريستين وقد تم إثبات ذلك عن طريق إضافة كمية من المركبات التي تحويها أبخرة نبات الفاصوليا التي سبق الإشارة اليها حيث لوحظ انجذاب أعداد كبيرة من المفترس الى الدودة القارضة [63].

4–) التغيرات الايضية والوراثية المستحثة بالعاشبات Genomic and metabolamic changes induced by herbiovore:– للعاشبات القدرة على أحداث تغيرات كبيرة في التركيب الكيميائي للنبات، مثال ذلك نبات فاصوليا ليما

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

المتضرر نتيجة تغذية الحلم العنكبوتي ينبعث منه أبخرة لـ 30 مركب مختلف خاصة التربينات والتي لا تنبعث من النباتات السليمة [77]. هذه التغيرات التي تحدثها العاشبات قد تمتد أكثر لتشمل المزيد من الجوانب الفسلجية حيث اظهر التحليل الوراثي للنباتات المصابة بالعاشبات انه تمكنت من تحوير مستويات االتعبير الجيني [236] ففي مثال على ذلك وجد ان نبات التبغ *Nicotiana attenuate* المصاب بدودة التبغ *Manduca sexta* ظهر ان نسخته الجينية المستجيبة لتغذية الحشرة احتوت على اكثر من 500 الـ mRNA الرسول المختلفة [135] هذه النتائج اظهرت ان فسلجة النبات قد تغيرت بشكل قوي عند تغذية اليرقات وان النسخة النباتية الناتجة عن تغذية اليرقات انقضت فيها عملية التركيب الضوئي بشكل واضح، بينما كانت استجابتها للضغوط البيئية والجروح ومسببات الامراض والدفاعات المرتبطة بالكاربون والناتروجين كانت عالية التنظيم [15]. في نبات الـ *Arabidopsis thaliana* تم البحث والتحقق من تغير 114 جين من أصل 7200 جين لوحظ حدوث تغير فيها استجابة لتغذية يرقات الـ *Pieris rapae* [217]. اما عند إصابة النبات السابق بمسببات الامراض وجد ان النبات اظهر استجابة أوسع تمثلت بحدوث تغيير في 2375 جين مقارنة بالنباتات السليمة، الا انه لم يكن لتلك الجيينات تأثير في إنتاج النبات للمركبات الكيميائية، الا أن لبعضها كان تأثير مباشر او غير مباشر. في السنوات الأخيرة كان هناك تراكم واضح في المعلومات الخاصة حول تأثير العاشبات في استحثاث الجينات المسؤولة عن التصنيع الحيوي لمركبات النبات الثانوية حيث ان جينات تصنيع التربين في نبات الذرة يكون مميز في نبات الذرة، الا ان الملاحظ ان ابخرة التربين التي تنبعث من أصناف الذرة المصابة بالعاشبات كانت مختلفة، هذا الاختلاف والتباين سببه الاختلاف في اليلات الجين الواحد [161]. حالياً هناك عدد من الجينات التي تم حثها بواسطة الحلم العنكبوتي منها مثلاً

- جين تصنيع الـ (E)-ß-ocimene الذي وجد في النبات البقولي *Lotus japonicus*.
- جين تصنيع ابخرة التربين في نبات الخيار [12 و189].

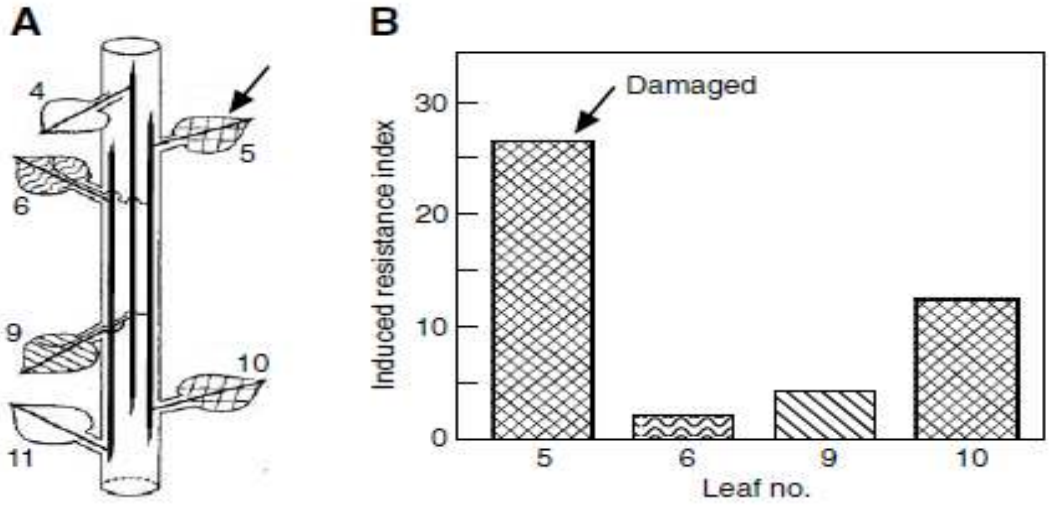
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

إن المعلومات الجينية المتوفرة حول نبات الـ *Arabidopsis thaliana* تم استثمارها بنجاح لعمل عدة نسخ او Clone من جينات تصنيع التربين Terpene Synthase Genes وان شكل التعبير عن هذه الجينات استجابة لضغوط مختلفة وقد تم اكتشافه لفهم العوامل البيئة التي تشغل او توقف الجينات المسؤولة عن تصنيع أبخرة التربين وقد وجد ان العديد من هذه الجينات مسؤولة عن أبخرة معينه فيما مجموعة اخرى منها تكون مسؤولة عن التصنيع الحيوي لأبخرة الأوراق او تصنيع بعض مركبات الجذور [49]. إن المعلومات المتوفرة من الدراسات المختلفة التي تعني بنظام الحشرة –النبات المفرد، هذه المعلومات دعمت النتائج القائلة ان العاشبات تحدث تغييرات كيميائية واسعة في عوائلها الغذائية والأكثر من ذلك فان التقنيات الحديثة سمحت اليوم بالتأكد المباشر من حدوث مثل هذه التغييرات الكيميائية مثال ذلك تم استخدام طريقة تحليل التباين في 326 مركب كيميائي من المجموع الخضري أخذت من طرز وراثية [93] لنبات *Arabidoepsis thaliana*. ان التطور الاخير الحاصل في هذ الطرائق ستمكننا من التعقب المقارن للتغييرات الكيميائية الحاصلة في النباتات المتضررة بتغذية العاشبات. من الواضح اليوم ان طرائق الوراثية الجزيئية تجهزها بأدوات مهمة وجديدة مثل الطفرات والاستنساخ الوراثي [79 و155 و275].

5-) التأثيرات الجهازية Systemic effects:- إضافة الى التأثيرات الموضعية، فان للإصابات الموضعية تأثيرات جهازية. هذه التأثيرات ترتبط بالمقاومة المباشرة وغير المباشرة المستحثة. ان الضرر الناتج عن التغذية على ورقة الطماطة المفردة ادى الى إنتاج مثبط انزيم تحليل البروتين Protease في الأوراق الأخرى على نفس النبات [228]. حالة أخرى مشابهة وجدت عند تغذية اليرقات على ورقة ذرة مفردة ادى الى انبعاث ابخرة جاذبة للطفيليات من على الأوراق الأخرى للذرة [262]. في بعض الحالات وجد ان التأثيرات الجهازية قد تكون ملازمة للتأثير الموضعي، إذ ان تصنيع النيكوتين في نباتات التبغ يحدث في الجذور وان ضرر اليرقات لأوراق التبغ أدى الى حث عملية انتاج النيكوتين في الجذور وانتقاله الى الأوراق المصابة وغير المصابة [16]. إن الطبيعة الحقيقية لالية الانتقال الجهازي لازالت غير محلولة لحد الان، الا ان

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

هناك ادلة تشير الى وجود بعض الكيميائيات المثيرة او المحفزة [225] تعمل كإشارات هيدروليكية [179] او كهربائية [292] هذه الإشارات الجهازية تعمل سوية متعمدة على الآيات السابقة. إن نقل الأشارات الجهازية يعتمد على ضغط منطقة اتصال الأوراق بالأوعية الناقلة [206] (الشكل 4-25).



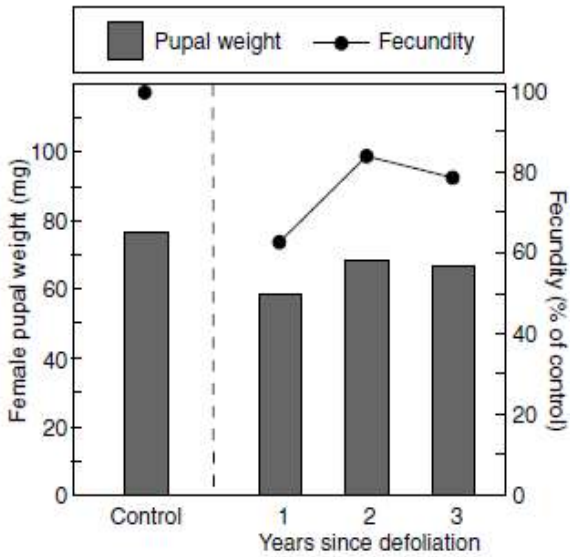
الشكل (4-25): درجة استحثاث المقاومة في أشجار القوغ الشرقي *Populus deltoids* ميكانيكياً نتيجة تضرر ورقة مفردة، إذ ان عملية الحث تعتمد على درجة الاتصال الوعائي بين الأوراق (A) الاوراق رقم 5 و10 تشتركان برباط وعائي مباشر بينما الأوراق رقم 6 و9 اقل ارتباط بالرقم 5. (B) ان نموذج الاستحثاث هو مراة للارتباط الوعائي بين الأوراق (عن Iones وآخرون، 1993) (145).

من الشكل (4-25) يتضح ان نقل عملية الحث التي تسببها الحشرة العاشبة المتغذية على ورقة النبات المفردة تنتقل جهازيا الى ورقة أخرى او عضو اخر في النبات لتحفيز عملية التصنيع الكيميائي الذي يلعب دوراً في مقاومة النبات للعاشبات، هذا النقل الجهازي يتم عن طريق الارتباط الوعائي بين الأوراق وأجزاء النبات المختلفة [11].

6-) الاستجابات طويلة الأمد Long-term responses:- إن الفقرات السابقة اهتمت بموضوع الاستجابات السريعة التي تؤثر على المدى القصير، الا انه لوحظ ايضاً في الموسم التالي في المجموع الخضري للنباتات الخشبية [102] مثال ذلك وجد ان تغذية العاشبات في بداية الموسم على بعض النباتات الاستوائية مثل نبات الـ *Croton psedoniveus* و*Bursera instabilis* عملت على استحثاث إنتاج

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الفينولات و التبانينات الكثيفة التي عملت على التأثير في الحشرات العاشبة في نهاية الموسم [29]. مثال اخر مهم في هذا المجال هو خاص بأشجار البتولا Birch المنتشرة بشكل واسع في غابات فنلندا حيث قام الباحث Haukiejia وجماعته بقياس زيادة تراكيز الفينولات في أوراق الأشجار المعرضة لتغذية اليرقات التي اثرت سلباً على القيمة الغذائية للنبات وانعكس ذلك على نمو الحشرات، وفي هذه الحالة تم متابعة التغيرات الكيميائية الحاصلة على مقياسين زمنين مختلفين ووجد ان الزيادة الحاصلة في مستويات الفينولات خلال ساعات او ايام كان تأثيرها يزول خلال فترة قصيرة اما الاستجابة على المدى الطويل فأنها تنتهي بعد أشهر الى سنوات [200]. إن تربية يرقات حشرة الـ *Epirrita autumnata* على المجموع الخضري لأشجار تم إزالته قبل سنتين او أكثر، فإن نمو الحشرات وخصوبتها انخفض بشكل واضح (الشكل 4-26) وسبب ذلك يرجع الى ان نوعية غذاء الأشجار بعد إزالة الأوراق بالكامل يؤثر في اداء الحشرة حتى بعد عدة سنوات، هذه العملية قد يؤثر في بناء سكان أعداد الحشرة مستقبلاً كما قد تسبب التذبذب الكافي الدوري وعليه فإن ذلك قد يفسر الظهور الوبائي الدوري لعثة براعم الارز *Zeiraphera diniana*



الشكل (4-26): تأثيرات الإسقاط الصناعي لأوراق أشجار البتولا في وزن عذارى الآفات وخصوبة الإناث الخريفية للعثة *Epirita autamnata* المربأة على المجموع الخضري المأخوذة من أشجارتم إسقاط أوراقها قبل 2-4 سنوات استمرت في إظهارحدوث انخفاض في نموها وخصوبتها (عن Neuvonen وHaukiajia، 1991) (200).

7-) توصيل الإشارة Signal transduction:- هناك اليوم تقدم في فهم عملية توصيل الإشارة من الجرح المتسبب عن تغذية العاشبات لاستحثاث التغييرات

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الكيميائية وان العديد من الباحثين لاحظو ان الحث النباتي الكيميائي يمكن تحفيزه بشدة وبتخصصية أكثر بواسطة إفرازات الحشرة وذلك لان الشجرة تستطيع التمييز بين الجرح المتسبب عن مقص معقم وذلك الذي تسببه أجزاء الفم القارضة لليرقة [124]. إن هذا التباين في استجابة النبات للجروح المتسببة عن العاشبات وبين الجروح الميكانيكية يرجع الى امتلاك العاشبات لما يعرف بالمثيرات Elicitors التي تحفز النبات على إنتاج مركبات النبات الثانوية ومما يؤكد ذلك هو ان إضافة القيء او الطعام المسترجع من الحشرات الى الجروح الميكانيكية [112 و116] ادى الى استحثاث النبات لإنتاج المركبات الثانوية وسبب ذلك يرجع الى احتواء الغذاء المسترجع على العديد من المثيرات Elicitors مثل Volicitin وأحماض امينية ودهنية مقترنة [116] والـ B—hglycosidase–B [184] وانزيم اكسدة الكلوكوز Glucose oxidase [195].

هناك ثلاث مسارات لتوصيل الإشارة الخاصة بالاستجابة بعملية الحث في النبات هي:-

A –) مسار الـ Octadecanoid:- هذا المسار يضم أحماض ياسمين اخرى Jasmonic acid.

B –) مسار الـ Shikimate:- ويضم بالدرجة الأساس حامض السالسيليك Salicylic acid.

C –) مسار الاثيلين Ethylene [76].

ويعد المسار الأول هو المسار الرئيس لإيصال الإشارة الخاصة باستحثاث المقاومة النباتية ضد الحشرات، كما يشترك المساران الاخران بهذه العملية ايضاً. مثال ذلك وجد ان انبعاث الأبخرة من نبات الفاصوليا ليما المصاب بالحلم العنكبوتي يدخل في استحثاثها كعامل وسطي حامض الياسمين Jasmonic والـ Ethylene كموازريين Synergistic لعملية الاستحثاث بواسطة مسار الـ Octadecanoid [137]. إن الابخرة المستحثة بين النباتات الأخرى قد تم بواسطة الـ Methyl salicylate والـ Methyl ester لحامض الـ Jasmonic الا ان إنتاج الـ Methyl salicylate لا يتم حثها بوساطة هذا المركب الإشارة [77] أي حامض الـ Jasmonic. ان عملية انبعاث

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الـ Methyl salicylate تعد طريقة لطرح حامض الـ Salicylic والذي يمتاز بتأثيره المضاد لحامض الـ Jasmonic والـ Ethylene كما يلعب حامض الـ Salicylic دوراً موازراً لعملية استحثاث مثبطات الأنزيمات المحللة للبروتينات في نبات الطماطة [203]. ولكن في حالة استحثاث النيكوتين في نبات التبغ البري فان الـ Ethylene يؤثر سلباً في حامض الـ Jasmonic [147]. في تداخلات أخرى بين الحشرات والنبات وجد ان هناك خليط من المسارات التي يتم تنشيطها لذلك فان مسارات الـ Octadecanoid والـ Salicylic acid يشتركان في عملية استحثاث الابخرة الجاذبة للطفيل *Cotesia rubacula* المتطفل على يرقات فراشة اللهانة *Pieris rapae* المتغذية على نبات الـ *Arabidopsis* spp.

8-) تداخل التغيرات المستحثة بالعاشبات والممرضات Interaction between herbivore – induced and pathogen-induced changes:-

تتعرض جميع النباتات لمختلف أنواع الإصابات و ليس فقط العاشبات الحشرية حيث تتعرض ايضاً لمسببات أمراض النبات إذ ان مسببات أمراض النبات مثل البكتريا والفطريات تستحث التغيرات الكيميائية التي يتم تحفيزها بواسطة الإشارات الثلاثة الرئيسة السابقة [210] وكنتيجة لذلك فان المسببات الحاثة للتغيرات الكيميائية وكذلك العاشبات قد تتداخل من خلال التواصل عبر مسارات الإشارات الثلاثة، مثال ذلك فان المسبب المرضي يحث بلتغيرات الكيميائية في نباتات الطماطة بواسطة مسار حامض الـ Salicylic وان هذه التغيرات تؤثر سلباً في العاشبات الحاثة للتغيرات الكيميائية في النبات والتي تتم عبر مسار حامض الـ Jasmonic [258] ملاحظات عديدة اكدت ان مسببات الأمراض الحاثة للاستجابات للتغيرات الكيميائية في النبات ترتبط غالباً بمسار حامض الـ Salicylic والحشرات الحاثة للاستجابة بواسطة مسار حامض الـ Jasmonic تم تسجيل حدوثها في العديد من النباتات. كذلك فان هناك أمثلة حول استخدام المسببات المرضية لمسار حامض الـ Jasmonic في إحداث التغيرات الكيميائية في عائله النباتي وكذلك استخدام الحشرات العاشبة لمسار حامض الـ Salicylic في استحثاث التغيرات الكيميائية في النبات العائل [274].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

إن استخدام النباتات لمسارات مختلفة في استجابتها للإصابات المرضية والحشرية، هذه العملية تزود العاشبات بالية لتدمير الدفاعات المستحثة. مثال ذلك وجد ان يرقات الـ *Helicoverpa zea* المتغذية على نبات فول الصويا تستخدم مسار إشارة حامض الـ Salicylic ولا تستخدم مسار حامض الـ Jasmonic، وان التغيرات الكيميائية التي يحدثها مسار الـ Salicylic لا تؤدي الى إحداث مقاومة ضد اليرقات المتغذية على فول الصويا وعليه فان اليرقة تعمل على التلاعب بالية اشارات عائلها الغذائي عن طريق خفض مستوى المقاومة النباتية الناتجة عن مسار حامض الـ Jasmonic [95]. هذا المثال يوضح ان تداخل الدفاعات ضد عدد من المهاجمين من قبل النبات هو موضوع شيق يحتاج المزيد من البحث والدراسة.

9-) التداخل بين النبات والنبات Plant-plant interaction:- في ثمانينيات القرن العشرين تم تسجيل اول دليل على ان عملية حث التغيرات الكيميائية في النبات لا تحدث فقط في النبات المتضرر ولكنها تحدث في النباتات المجاورة السليمة [17 و213]. في العقود الماضية تجمعت كمية جيدة من الملاحظات والأدلة في هذا المجال جميعها دعمت حقيقة وجود التداخل بين نبات ونبات [72 و78]. حاليا هناك أدلة خول استحثاث المقاومة المباشرة وغير المباشرة في المختبر وتحت الظروف الحقل وتداخلاتها بين نباتات النوع الواحد او بين الأنواع المختلفة. مثال ذلك وجد في دراسة حقلية على أشجار الالدر أظهرت انه تم استحثاث المقاومة في الأشجار التي تم ازالة الأوراق منها جزئياً وفي الأشجار غير المعاملة (المقارنة) من نفس النوع. وفي دراسة مختبرية وجد ان انبعاث أبخرة من الأشجار التي تم إزالة الأوراق منها جزئياً [260]. كما وجد ان تعريض نباتات الفاصوليا ليما للأبخرة المنبعثة من نفس النوع المصابة بالحلم العنكبوتي ادى الى حث تعبير الجينات المسؤولة عن الاستجابات الدفاعية وكذلك حث عملية جذب الحلم المفترس للحلم العنكبوتي [10 و37]. وكذلك للتداخل بين الأنواع النباتية المختلفة في ظروف الحقل. وجد ان الابخرة المنبعثة من نباتات المريمية الناعمة Sagebrush المتضررة أدت الى حث المقاومة في نباتات التبغ البري المجاورة لها *Nicotana attenuate*. ان استجابة نبات التبغ هي استجابة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

فسلجية للأبخرة الحاوية على مركب Methyl Jasmonic المنبعثة من نباتات المريمية المتضررة [153 و212]. إن معظم الدراسات تركزت حالياً حول دور أبخرة النبات الهوائية في التداخل بين الأنواع النباتية المختلفة، ففي دراسة حديثة وجد ان العاشبات فوق الأرض يمكن ان تتسبب في تبادل الكيميائيات مع الأجزاء تحت الأرضية هذه الكيميائيات تعمل على حث التغيرات الكيميائية في النباتات المجاورة، لذلك فان جذور نباتات الفاصوليا المصابة بالمنْ والحلم العنكبوتي تنضح بالمثيرات Elicitors والتي عند ملامستها لجذور النباتات المجاورة السليمة والتابعة لنفس النوع فأنها تعمل على حث انبعاث الابخرة الجاذبة للاحمات Carnivores [47 و73].

تباين الأنماط الوراثية Genotypic variation

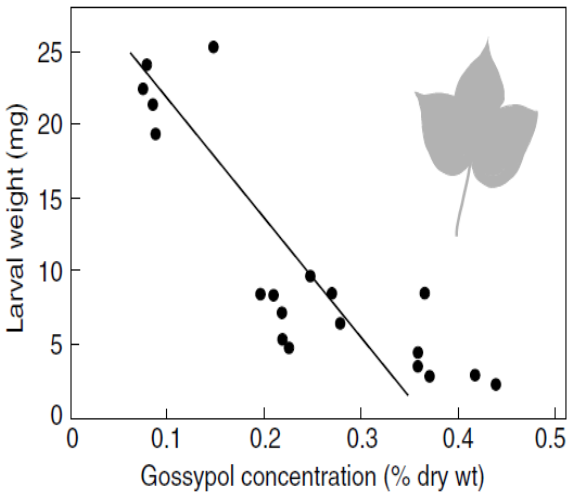
إن مناقشة موضوع التباين بين الأنماط الوراثية يمكن ان يتم من خلال ما يأتي:-

1-) التباين بين الافراد في كيمياء النبات Inter-individual variation in plant chemistry:- إن الاختلاف الكمي والنوعي في مركبات النبات الثانوية بين افراد النوع النباتي يتم السيطرة عليه وتنظيمه وراثياً او جينياً، وبالرغم من التأثيرات التحويرية للبيئة. أن تراكيز أكثر نم 50% من المركبات يتم تحديدها وراثياً ولذلك فإنها تظهر تأثيرات متباينة في الأنماط الحياتية لأفرد النوع الواحد [24 و165]. في تجربة انتخابية تم إيضاح ان تراكيز مركبات النبات الثانوية في الأنسجة النباتية يتم السيطرة عليها وتنظيمها وراثياً وذلك بانتخاب ثلاث خطوط من نبات الـ *Brassica rapae* الخط الأول يحوي على 60% او أكثر من الـ Glucosinolate والثاني يحوي على اقل من 40% من الـ Glucosinolate اما الثالث فان نسبة الـ Glucosinolate فيه تشبه تلك الموجودة في الابوين وعند تقديم أوراق الخطوط الثلاثة للتغذية من قبل اليرقات الـ *Pieris rapae* والـ *Trichoplusia ni* فان اليرقات استهلكت مساحة ورقية اكبر من اوراق الخط ذو نسبة الـ Glucosinolate المنخفضة مقارنة بأوراق الخطوط الأخرى عند إعطاء اليرقات حرية الاختيار [251].

إن السيطرة الجينية لا تقتصر على مستويات مركبات الايض الثانوية للنبات بل تمتد لتشمل ايضاً المركبات التي يتم استحثاث تصنيعها عند تضرر النبات [54] فقد وجد في

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

حالة قلويدات البايروليزدين Alkaloids Pyrrolizidin المستحثة في نبات لسان الحمل Cynoglossum officinale بلغ الاختلاف او التباين الوراثي في كمياتها 35%. في دراسة أخرى وجد ان تراكيز الـ Salicin في أوراق خطوط نبات الطرفة تراوحت بين 0.05-5% على أساس الوزن الجاف أي معدل مئة ضعف [245]. مما سبق يتبين ان تراكيز مركبات النبات الثانوية تخضع لسيطرة جينية منضبطة، فإن عملية الانتخاب قد تعمل على تحوير الكميات المنتجة منها وهذا يفسر سبب وجود مقارنة بالأصناف البرية الموجودة، وعليه فإن انتخاب خطوط ذات كيميائيات حليلة Allelochemicals منخفضة ادى الى تغيير حساسية النبات للإصابة الحشرية. وقد وجد فعلاً ان أصناف القطن ذات المستويات المختزلة من الجوسيبول Gossypol تعد مصادر جيدة لغذاء العديد من الحشرات مقارنة بالخطوط الحاوية على مستوى عالي من الـ Gossypol (الشكل 4-27).

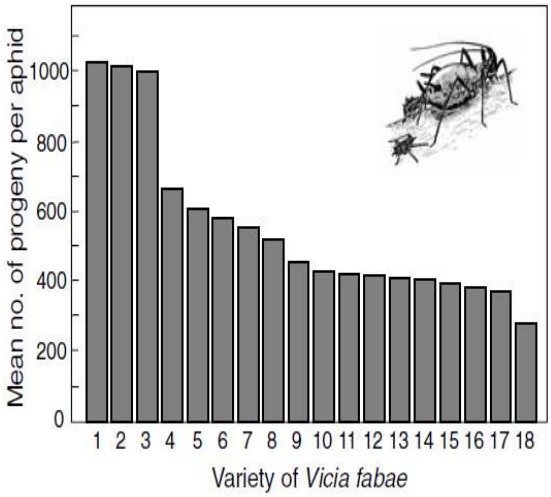


الشكل(4-27): نمو العمر اليرقي الأول لدودة براعم التبغ بعد مرور خمسة ايام من وضعها على نباتات سليمة تمثل 20 صنف من نباتات قطن ذات مستويات مختلفة من الـ Gossypol (عن Hedin واخرون، 1983) (130).

إن إنتاج مادة الـ Cucurbitacin التي تعطي نبات الخيار الطعم المر يتم السيطرة عليها بواسطة جين مفرد وباعتماد برنامج تربية تم اختيار أصناف غير مرة وحلوة المذاق بالنسبة للإنسان. وذلك لان هذه المركبات تعد مواد معيقة لتغذية الحشرات وسامة للعديد من العاشبات ومنها الآفات وعليه فان أصناف الخيار منخفضة الـ Cucurbitacin تعد حساسة جداً للاصابة بالحلم العنكبوتي *Tetranychus urticae* والعديد من انواع الحشرات يعمل مربو النبات على استخدام التباين الوراثي الواسع في

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الصفات الكيميائية والفيزيائية للأنواع البرية لإنتاج أصناف ذات صفات مرغوبة، وفعلاً تم إنتاج أصناف تمتلك العديد من الصفات المرغوبة وتمتلك درجات متباينة من الحساسية للإصابة الحشرية بسبب الاختلاف في تركيبها الجيني (الشكل 4-28).



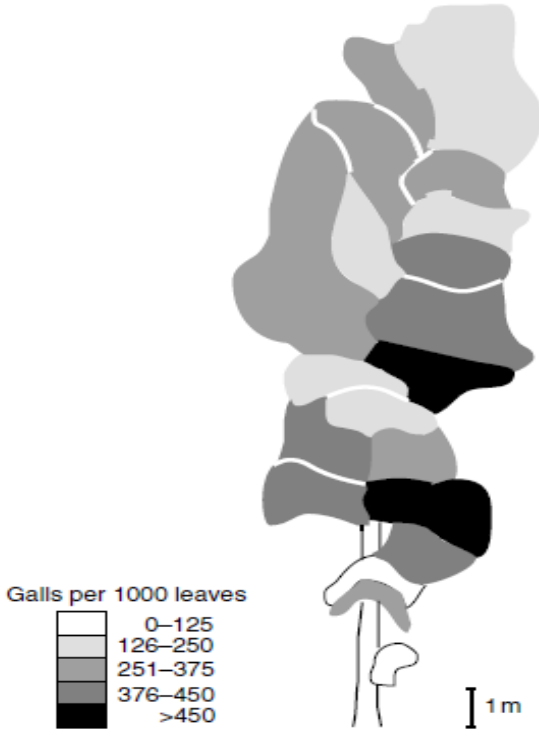
الشكل (4-28): متوسط عدد الذرية الناتجة من حشرة منْ مفردة *Aphis fabae* خلال 14 يوم عند وضعها على 18 صنف من البـاقلاء (عن Davidson، 1922) (62).

إن الانتخاب الشديد لإنتاج نباتات سريعة النمو وإنتاجية عالية أدى في الماضي أدى الى خفض مواقع المقاومة في النبات، وعليه فان النباتات الهجينة اليوم هي أكثر عرضة للإصابة بالآفات مقارنة بالأنواع البرية. في الوقت الحاضر يسعى مربو النبات الى انتخاب أصناف لازالت تظهر فيها الحماية الكيميائية الطبيعية ماعدا الأعضاء التي تستخدم في تغذية الانسان كالبذور والثمار [144] (انظر الفصل الثالث عشر).

2-) التباين في كيمياء النبات المفرد Intra – individual variation in plant chemistry:- في هذه الحالة تم اعتبار الشجرة مجموعة سكانية لعدة وحدات من كائنات اصغر (نماذج) وان كل وحدة تنمو وتموت في وقتها، وفي هذه الحالة فان الشجرة توصف على انها مجموعة نماذج او وحدات ترتبط بساق وجذور [286]. ان نظرية طول الجيل قد تكون اقل وضوحاً ضمن النظر الى الشجرة على انها مجموعة وحدات سكانية، خاصة وان فترة الجيل لبعض الأنواع النباتية قد تمتد لفترة طويلة وعليه فإن نسبة إعادة التشكل الوراثي في مثل هذه الأنواع تكون منخفضة جداً مقارنة بالحشرات. إذ ان بعض أنواع الأشجار من عريضة الأوراق قد تستغرق فترة حياتها الـ 100 سنة او أكثر وهي بذلك تعتبر بمثابة زراعة مفردة Monoculture

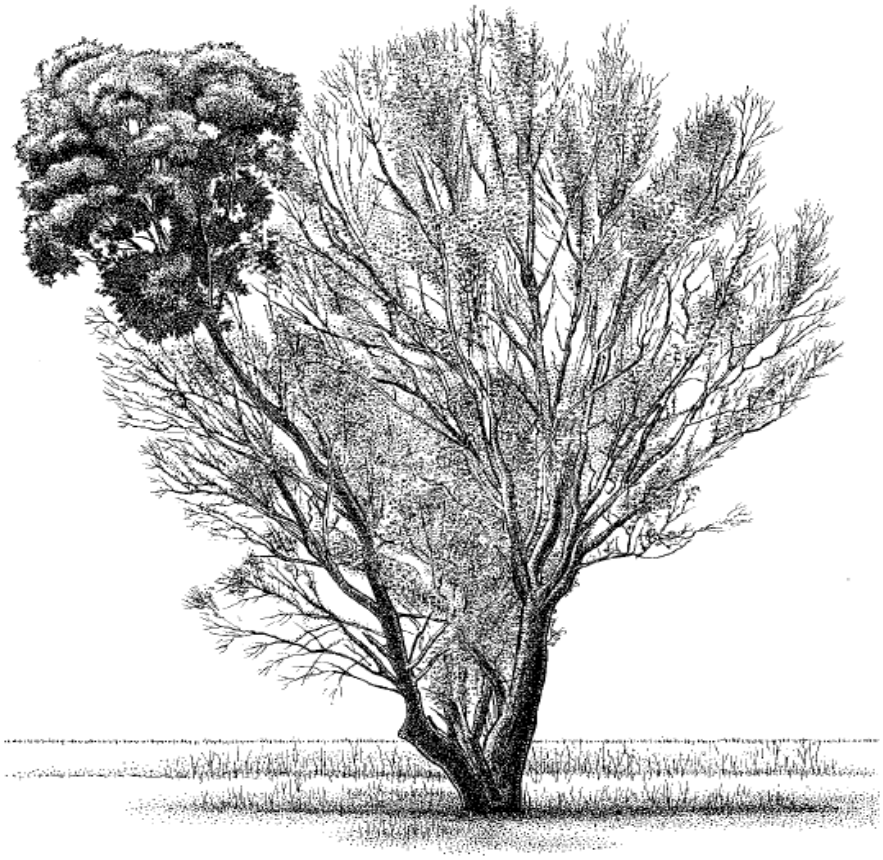
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

على مستوى الزمن. إن بعض خطوط نبات السرخس *Pteridium aqailinum* يعتقد ان عمره يزيد عن 1000 سنة او أكثر وكذلك الحال مع أشجار الالم الانكليزية التي تم تقدير أعمارها بالطريقة الجزيئية حيث وصلت الى ما يقرب من 2000 سنة، وان تشابه تركيبها الوراثي وتجانسه يفسر الانتشار السريع لمرض الـ Dutch elm disease الذي يسببه أحد الفطريات المنقولة بواسطة خنافس قلف الالم [107]. ان مضاد النبات الجيني للنباتات التي تعيش فترة طويلة هو حدوث الطفرات على مستوى الخلايا الجسمية وان تراكم هذه الطفرات قد يؤدي الى نمو خط يحوي فرد مختلف [87]. إن نتيجة حدوث الطفرات الجسمية في النباتات ذات الأعمار الطويلة قد يؤدي في النهاية الى نمو أجزاء او أنواع على الشجرة تختلف وراثياً عن بقية اجزاء الشجرة، مثال ذلك هو تباين حساسية أفرع أشجار القوغ للاورام لم يكن عشوائياً ولكنه يعكس الشكل الفسيفسائي لمقاومة العائل للأورام (الشكل 4–29) ان هذا يفسر المستوى العالي من الاختلاف في الحساسية لمنْ الأوراق ضمن الشجرة الواحدة يعكس مدى التباين الموجود ضمن أشجار المجموعة السكانية [289]. مثال اخر على المقاومة الفسيفيائية *Mosaic Resistance* يمكن ملاحظة الشكل (4–30).



الشكل(4-29): توزيع ما يقرب من 5 الف ورم ناتجة عن الإصابة بـ *Pemphigus betae* على أكثر من 20 نوع لأشجار *Populus angustifolia* وان حجم كل فرع يعكس مجموع مساحة أوراقه (عن Whitham، 1983) (289).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل(4-30): المقاومة الفسيفسائية في أشجار اليوكالبتوس *Ecalyptus meliodora* لخنفساء عيد الميلاد *Anoploguatus montanus* عند ظهورها بشكل وبائي واستيطانها لأوراق الشجرة حيث يلاحظ ان بعض الأفرع واحياناً جميع الشجرة تكون منيعة وذلك لان تركيب زيوتها المتطايرة مختلفة. ان أجزاء النبات المقاومة تنشأ من الخلايا المرستيمية الحاوية على الطفرات الجسيمية وان الأنواع المقاومة تنتج بذور تحمل جينات المقاومة (عن Edward وآخرون،1995) (87).

3-) تأثير جنس النبات في حساسية للحشرات Plant sex affects insect susceptibility:- إن ما يقرب من 6% من جميع أنواع النباتات الزهرية هي نباتات ثنائية المسكن Dioecious أي ان كل نبات مفرد اما ان يحمل أزهار ذكرية او أزهار انثوية. وقد لاحظ علماء الحشرات عدة أمثلة وهي ان إناث الحشرات كانت تفضل وضع البيض والتغذية على النباتات الذكرية مقارنة بالإناث (الجدول 4-8). والسؤال هنا هو ما أهمية ذلك؟ والإجابة: نعم هي مسالة مهمة وذلك لان العاشبات المختلفة تسلط ضغوط انتخابية غير متساوية على جنس النبات وهذا قد يؤثر في عملية نشؤ أنظمة تربية النبات، وذلك لان النباتات ثنائية المسكن عادة هي نباتات

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

كبيرة الحجم (أشجار) وان التلقيح فيها يتم بواسطة الرياح وان فائدة هذه الستراتيجية من التكاثر انها تقلل من احتمالية حدوث التربية الداخلية بينها ان تفضيل الحشرات العاشبة للأشجار الذكرية ربما يرجع الى انخفاض محتواها من النتروجين وانخفاض خشونة أوراقها او انخفاض مستوى مركباتها الدفاعية مقارنة بالأشجار الأنثوية [8].

الجدول (4-8): دراسات مختارة توضح العلاقات المختلفة للحشرات العاشبة مع جنس النبات.

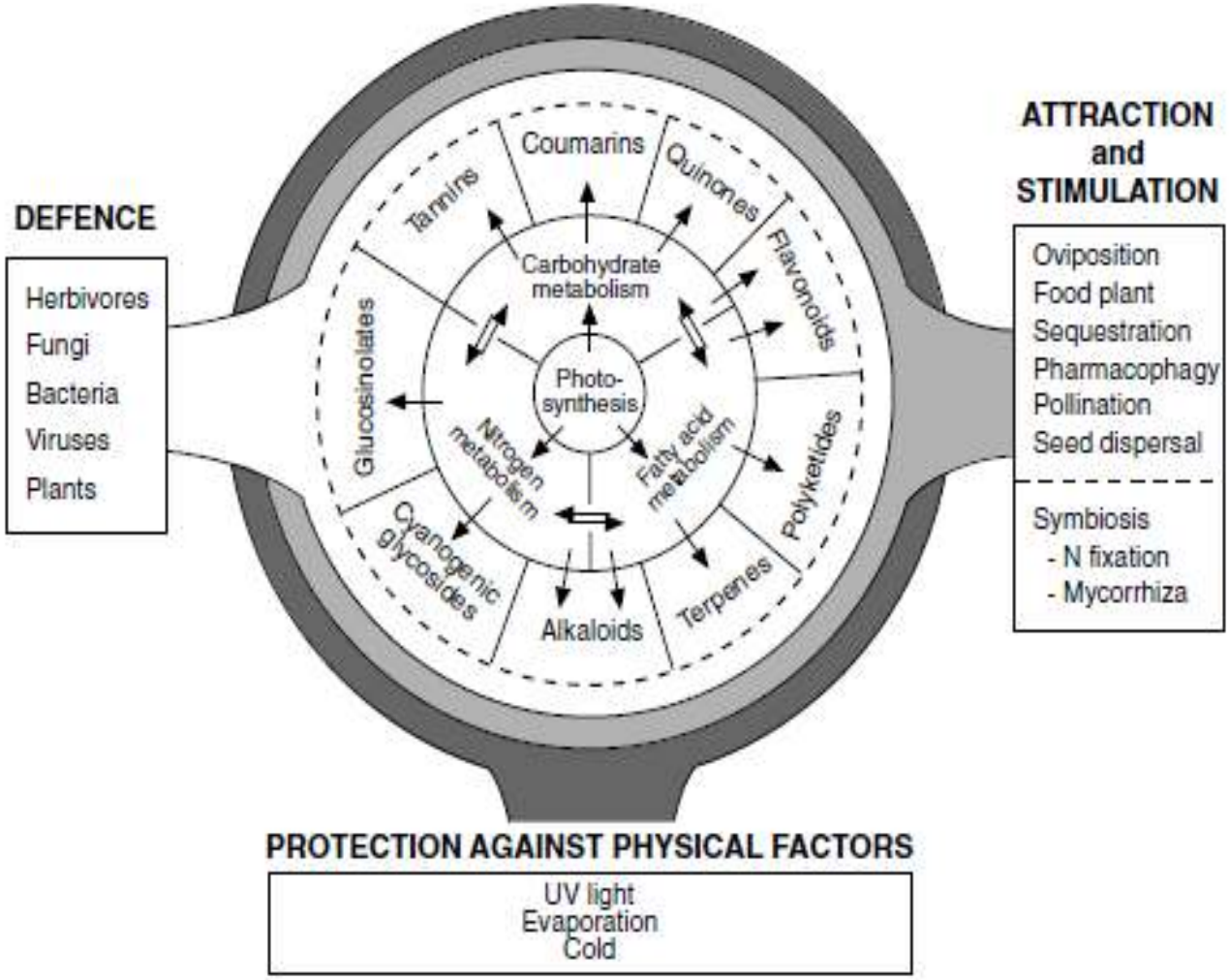
Plant species and family	Insect species and order	Measured effects	Reference
Rumex acetosella Polygonaceae	*Conoderus vespertinus* Coleoptera	Female plants suffer greater damage	175
Salix discolor Salicaceae	*Phyllocolpa leavitti* Hymenoptera	Higher survival on female plants	97
Pistacia atlantica Anacardiaceae	*Slavum wertheimae* Homoptera	Better performance on male plants	295
Rubus chamaemorus	Four insect species	Leaves of male plants suffer greater damage	7
Salix cinerea Salicaceae	Various insect species Various orders	Male plants suffer greater damage	9
Ephedra trifurca Ephedraceae	*Lasioptera ephedrae* Diptera	More galls on male plants	27
Salix Salicaceae	Five sawfly species Hymenoptera	More insects on male plants, due to differences in leaf phenology	28
Baccharis halimifolia Asteraceae	*Trirhabda bacharidis* Coleoptera	Insects prefer feeding on male leaves, females show higher fecundity on male leaves, male leaves more tender	166

Conclusions الخلاصـــــات

إن عمليات الايض الأولية للنبات تنتج مدى واسع جداً من المركبات الثانوية والأدوار المتعددة لهذه الكيميائيات لازال فهمنا لها قليلاً بشكل واضح ولكنها لا شك تلعب دوراً في حماية النبات ضد عوامل البيئة الحيوية وغير الحيوية من مسببات إمراض وعاشبات، كما في الشكل (4-31). إن بحث العلماء عن قواعد عامة في الطبيعة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

غالباً ما أهملوا التباينات البسيطة الموجودة في قياسات جميع الظواهر البيولوجية وذلك عن طريق قياس او حساب معدلاتها. في الفصل الحالي تم التأكيد على الاختلاف بين النباتات في تراكيبها الكيميائية حتى مستوى النوع والفرد.



الشكل (4-31): مركبات النبات الثانوية المشتقة من مركبات الايض الأولية حيث يظهر الشكل الوظائف المتعددة للعوامل البيئية الحيوية وغير الحيوية المشتركة في العملية (عن Hartmann، 1996) (39).

Literature المراجع

هناك مجموعة كبيرة من المراجع حول مركبات النبات الثانوية منها:-

Fine introductions are provided by Vickery and Vickery [279] and Hanson. [118] The chemotaxonomy of plants is covered by Frohne and Jensen 98 and Smith. [246] The unrivalled standard work on

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

phytochemistry is Hegnauer's Chemotaxonomie der Pflanzen. [131] The volumes by Rosenthal and Janzen [225] and Rosenthal and B erenbaum [224] present much information on plant compounds relevant to insects. The well known Merck Index 188 contains structural formulae and information on 10 000 chemicals, including plant substances and drugs. Other recent inventories are those by Harborne and Baxter [121] and Buckingham [39].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

References المصادر

1. Abe, M. and Matsuda, K. (2000). Feeding responses of four phytophagous lady beetle species (Coleoptera: Coccinellidae) to cucurbitacins and alkaloids. Applied Entomology and Zoology, 35, 257–64.
2. Abe, T. and Higashi, M. (1991). Cellulose centered perspective on terrestrial community structure. Oikos, 60, 127–33.
3. Adati, T. and Matsuda, K. (1993). Feeding stimulants for various leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) in the leaf surface wax of their host plants. Applied Entomology and Zoology, 28, 319–24.
4. Adel, M.M., Sehnal, F., and Jurzysta, M. (2000). Effects of alfalfa saponins on the moth *Spodoptera littorali*. Journal of Chemical Ecology, 26, 1065–78.
5. Adler, L.S. and Kittelson, P.M. (2004). Variation in *Lupinus arboreus* alkaloid profiles and relationships with multiple herbivores. Biochemical Systematics and Ecology, 32, 371–90.
6. Agrawal, A.A., Tuzun, S., and Bent, E. (1999). Induced plant defenses against pathogens and herbivores. APS Press, St Paul, MI.
7. A ˚ gren, J. (1987). Intersexual differences in phenology and damage by herbivores and pathogens in dioecious Rubus chamaemorus L. Oecologia, 72, 161–9.
8. A ˚ gren, J., Danell, K., Elmqvist, T., Ericson, L., and Hja¨lte´n, J. (1999). Sexual dimorphism and biotic interactions. In Gender and sexual dimorphism in flowering plants (ed. M.A. Geber, T.E. Dawson, and L.F. Delph), pp. 217–46. Springer, Berlin.
9. Alliende, M.C. (1989). Demographic studies of a diocious tree. II. The distribution of leaf predation within and between trees. Journal of Ecology, 77, 1048–58.
10. Arimura, G., Ozawa, R., Shimoda, T., Nishioka, T., Boland, W., and Takabayashi, J. (2000). Herbivoryinduced

volatiles elicit defence genes in lima bean leaves. Nature, 406, 512–15.
11. Arimura, G., Huber, D.P.W., and Bohlman, J. (2004a). Forest tent caterpillars (*Malacosoma disstria*) induce local and systemic diurnal emissions of terpenoid volatiles in hybrid poplar (*Populus trichocarpa* x *deltoides*): cDNA cloning, functional characterization, and patterns of gene expression of (_)-germacene d synthase, PtdTPS1. Plant Journal, 37, 603–16.
12. Arimura, G., Ozawa, R., Kugimiya, S., Takabayashi, J., and Bohlmann, J. (2004b). Herbivore-induced defense response in a model legume. Two-spotted spider mites induce emission of (E)-b-ocimene and transcript accumulation of (E)-b-ocimene synthase in *Lotus japonicus*. Plant Physiology, 135, 1976–83.
13. Ashihara, H. and Crozier, A. (2001). Caffeine: a well known but little mentioned compound in plant science. Trends in Plant Science, 6, 407–13.
14. Balbyshev, N.F. and Lorenzen, J.H. (1997). Hypersensitivity and egg drop, a novel mechanism of host-plant resistance to Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). Journal of Economic Entomology, 90, 652–7.
15. Baldwin, I.T. (1994). Chemical changes rapidly induced by folivory. In Insect-plant interactions, Vol. 5 (ed. E.A. Bernays), pp. 1–23. CRC Press, Boca Raton.
16. Baldwin, I.T. (1999) Inducible nicotine production in native Nicotiana as an example of adaptive phenotypic plasticity. Journal of Chemical Ecology, 25, 3–30.
17. Baldwin, I.T. and Schultz, J.C. (1983). Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage: evidence for communication between plants. Science, 221, 277–9.
18. Balkema-Boomstra, A.G., Zijlstra, S.,Verstappen,F.W.A., Inggamer,H., Mercke, P.E., Jongsma, M.A., et al. (2003). Role of cucurbitacin c in resistance to spider mite

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

(*Tetranychus urticae*) in cucumber (*Cucumis sativus* L.). Journal of Chemical Ecology, 29, 225–35.
19. Barbour, J.D. and Kennedy, G.G. (1991). Role of steroidal glycoalkaloid a-tomatine in host-plant resistance of tomato to Colorado potato beetle. Journal of Chemical Ecology, 17, 989–1005.
20. Bell, E.A. and Janzen, D.H. (1971). Medical and ecological considerations on l-dopa and 5-HTP in seeds. Nature, 229, 136–7.
21. Benz, G. (1974). Negative Ru¨ckkoppelung durch Raum- und Nahrungskonkurrenz sowie zyklische Vera¨nderungen der Nahrungsgrundlage als Regelprinzip in der Populationsdynamik des Grauen La¨rchenwicklers, *Zeiraphera diniana* (Guenee) (Lep., Tortricidae). Zeitschrift fu¨ r angewandte Entomologie, 76, 196–228.
22. Berenbaum, M.R. (1995). Turn about is fair play: secondary roles for primary compounds. Journal of Chemical Ecology, 21, 925–40.
23. Berenbaum, M. and Seigler, D. (1992). Biochemicals: engineering problems for natural selection. In Insect chemical ecology (ed. B.D. Roitberg and M.B. Isman), pp. 89–121. Chapman & Hall, New York.
24. Berenbaum, M. and Zangerl, A.R. (1992). Genetics of secondary metabolism and herbivore resistance in plants. In Herbivores. Their interactions with secondary plant metabolites, Vol. II (2nd edn) (ed. G.A. Rosenthal and M.R. Berenbaum), pp. 415–38. Academic Press, San Diego.
25. Bingaman, B.R. and Hart, E.R. (1993). Clonal and leaf age variation in Populus phenolic glycosides: implications for host selection by *Chrysomela scripta* (Coleoptera: Chrysomelidae). Environmental Entomology, 22, 397–403.
26. Blaakmeer, A., Geervliet, J.B.F., van Loon, J.J.A., Posthumus, M.A., van Beek, T.A., and de Groot, Æ. (1994). Comparative headspace analysis of cabbage plants damaged by two species of Pieris caterpillars:

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

consequences for in-flight host location by Cotesia parasitoids. Entomologia Experimentalis et Applicata, 73, 175–82.
27. Boecklen, W.J. and Hoffman, M.T. (1993). Sex-biased herbivory: the importance of sex-by-environment interactions. Oecologia, 96, 49–55.
28. Boecklen, W.J., Price, P.W., and Mopper, S. (1990). Sex and drugs and herbivores: sex-biased herbivory in arroyo willow (Salix lasiolepis). Ecology, 71, 581–8.
29. Boege, K. (2004). Induced responses in three tropical dry forest plant species—direct and indirect effects on herbivory. Oikos, 107, 541–8.
30. Boland, W., Feng, Z., Donath, J., and Ga¨bler, A. (1992). Are acyclic C11 and C16 homoterpenes plant volatiles indicating herbivory? Naturwisschenschaften, 79, 368–71.
31. Bolter, C.J., Dicke, M., Van Loon, J.J.A., Visser, J.H., and Posthumus, M.A. (1997). Attraction of Colorado potato beetle to herbivore-damaged plants during herbivory and after its termination. Journal of Chemical Ecology, 23, 1003–23.
32. Boufford,D.E.,Kjaer,A.,Madsen,J.O.,andSkrydstrup,T. (1989). Glucosinolates in Bretschneideraceae. Biochemical and Systematic Ecology, 17, 375–9.
33. Bowers, M.D. (2003). Hostplant suitability and defensive chemistry of the catalpa sphinx, *Ceratomia catalpae*. Journal of Chemical Ecology, 29, 2359–67.
34. Bown, A.W., Hall, D.E., and MacGregor, K.B. (2002). Insect footsteps on leaves stimulate the accumulation of 4-aminobutyrate and can be visualized through increased chlorophyll fluorescence and superoxide production. Plant Physiology, 129, 1430–4.
35. Broadway, R.M. and Colvin, A.A. (1992). Influence of cabbage proteinase inhibitors in situ on the growth of larval *Trichoplusia ni* and *Pieris rapae*. Journal of Chemical Ecology, 18, 1009–24.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

36. Brooks, J.S. and Feeny, P. (2004). Seasonal variation in *Daucus carota* leaf-surface and leaf-tissue chemical profiles. Biochemical Systematics and Ecology, 32, 769–82.
37. Bruin, J., Sabelis, M.W., and Dicke, M. (1995). Do plants tap SOS signals from their infested neighbours? Trends in Ecology and Evolution, 10, 167–70.
38. Buchanan, B.B., Gruissen, W., and Jones, R.L. (2000). Biochemistry and molecular biology of plants. American Society of Plant Physiologists, Rockville, MD.
39. Buckingham, J. (1993). Dictionary of natural products, Vols. 1–8. Chapman & Hall, London.
40. Burns, A.E., Gleadow, R.M., and Woodrow, I.E. (2002). Light alters the allocation of nitrogen to cyanogenic glycosides in *Eucalyptus cladocalyx*. Oecologia, 133, 288–94.
41. Buttery, R.G. and Ling, L.C. (1984). Corn leaf volatiles: identification using Tenax trapping for possible insect attractants. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 32, 1104–6.
42. Caballero, C., Castan˜ era, P., Ortego, F., Fontana G., Pierro, P., Savona, G., et al. (2001). Effects of ajugarins and related neoclerodane diterpenoids on feeding behaviour of *Leptinotarsa decemlineata* and *Spodoptera exigua* larvae. Phytochemistry, 58, 249–56.
43. Callaway, R.M. (2002). The detection of neighbors by plants. Trends in Ecology and Evolution, 17, 104–5.
44. Castro, A.M., Rumi, C.P., and Arriaga, H.O. (1988). Influence of greenbug on root growth of resistant and susceptible barley genotypes. Environmental and Experimental Botany, 28, 61–72.
45. Cavalier-Smith, T. (1992). Origins of secondary metabolism. In Secondary metabolites: their function and evolution (ed. D.J. Chadwick and J. Whelan), pp. 64–87. John Wiley, Chichester.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

46. Cervantes, D.E., Eigenbrode, S.D., Ding, H.J., and Bosque-Pe´rez, N.A. (2002). Oviposition responses by Hessian fly, *Mayetiola destructor*, to wheats varying in surface.
47. Chamberlain, K., Guerrieri, E., Pennacchio, F., Pettersson, J., Pickett, J.A., Poppy, G.M., et al. (2001). Can aphid-induced plant signals be transmitted aerially and through the rhizosphere? Biochemical Systematics and Ecology, 29, 1063–74.
48. Chapman, R.F. and Bernays, E.A. (1989). Insect behavior at the leaf surface and learning as aspects of host plant selection. Experientia, 45, 215–22.
49. Chen, F., Tholl, D., D'Auria, J.C., Farooq, A., Pichersky, E., and Gershenzon, J. (2003). Biosynthesis and emission of terpenoid volatiles from Arabidopsis flowers. Plant Cell, 15, 481–94.
50. Chew, F.S. and Renwick, J.J.A. (1995). Host-plant choice in Pieris butterflies. In Chemical ecology of insects, Vol. 2. (ed. R.T. Carde´ and W.J. Bell), pp. 214–38. Chapman & Hall, New York.
51. Colazza, S., Fucarino, A., Peri, E., Salerno, G., Conti, E., and Bin, F. (2004). Insect oviposition induces volatile emission in herbaceous plants that attracts egg parasitoids. Journal of Experimental Biology, 207, 47–53.
52. Cole, R.A. (1994). Locating a resistance mechanism to the cabbage aphid in two wild Brassicas. Entomologia Experimentalis et Applicata, 71, 23–31.
53. Cole, R.A. (1997). The relative importance of glucosinolates and amino acids to the development of two aphid pests *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae* on wild and cultivated brassica species. Entomologia Experimentalis et Applicata, 85, 121–33.
54. Coleman, J.S. and Jones, C.G. (1991). A phytocentric perspective of phytochemical induction by herbivores. In Phytochemical induction by herbivores (ed. D.W. Tallamy and M.J. Raupp), pp. 3–45. John Wiley, New York.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

55. Coley, P.D. (1986). Costs and benefits of defense by tannins in a neotropical tree. Oecologia, 70, 238–41.
56. Coley, P.D., Bryant, J.P., and Chapin, T. (1985). Resource availability and plant antiherbivore defense. Science, 230, 895–9.
57. Collinge, S.K. and Louda, S.M. (1988). Herbivory by leaf miners in response to experimental shading of a native crucifer. Oecologia, 75, 559–66.
58. Cooper-Driver, G., Finch, S., and Swain, T. (1977). Seasonal variation in secondary plant compounds in relation to palatability of *Pteridium aquilinum*. Biochemical and Systematic Evolution, 5, 177–83.
59. Costa, J.T., Gotzek, D.A., and Janzen, D.H. (2003). Late-instar shift in foraging strategy and trail pheromone use by caterpillars of the neotropical moth *Arsenura armida* (Cramer) (Saturniidae: Arsenurinae). Journal of the Lepidopterists' Society, 57, 220–9.
60. Dale, D. (1988). Plant-mediated effects of soil mineral stresses on insects. In Plant stress–insect interactions (ed. E.A. Heinrichs), pp. 35–110. John Wiley,NewYork.
61. Daniewski, W.M., Gumulka, M., Anczewski, W., Masnyk, M., Bloszyk, E., and Gupta, K.K. (1998). Why the yew tree (*Taxus baccata*) is not attacked by insects. Phytochemistry, 49, 1279–82.
62. Davidson, J. (1922). Biological studies of *Aphis rumicis* Linn. Reproduction on varieties of *Vicia faba*. Annals of Applied Biology, 9, 135–42.
63. De Boer, J.G., Posthumus, M.A., and Dicke, M. (2004). Identification of volatiles that are used in discrimination between plants infested with prey or non-prey herbivores by a predatory mite. Journal of Chemical Ecology, 30, 2215–30.
64. De Moraes, C.M., Mescher, M.C., and Tumlinson, J.H. (2001). Caterpillar-induced nocturnal plant volatiles repel nonspecific females. Nature, 410, 577–80.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

65. Denno, R.F. and McClure, M.S. (1983). Variable plants and herbivores in natural and managed systems. Academic Press, San Diego.
66. Derridj, S. (1996). Nutrients on the leaf surface. In Aerial plant surface microbiology (ed. C.E. Morris, P.C. Nicot, and C. Nguyen-The), pp. 25–42. Plenum Press, New York.
67. Derridj, S., Wu, B.R., Stammitti, L., Garrec, J.P., and Derrien, A. (1996). Chemicals on the leaf surface, information about the plant available to insects. Entomologia Experimentalis et Applicata, 80, 197–201.
68. Dicke, M. (1986). Volatile spider-mite pheromone and host-plant kairomone, involved in spaced-out gregariousness in the spider mite *Tetranychus urticae*. Physiological Entomology, 11, 251–62.
69. Dicke, M. (1994). Local and systemic production of volatile herbivore-induced terpenoids: their role in plant–carnivore mutualism. Journal of Plant Physiology,143, 465–72.
70. Dicke, M. (1999a). Are herbivore-induced plant volatiles reliable indicators of herbivore identity to foraging carnivorous arthropods? Entomologia Experimentalis et Applicata, 92, 131–42.
71. Dicke, M. (1999b). Evolution of induced indirect defence of plants. In The ecology and evolution of inducible defenses (ed. R. Tollrian and C.D. Harvell), pp. 62–88. Princeton University Press, Princeton, NJ.
72. Dicke, M. and Bruin, J. (2001). Chemical information transfer between plants: back to the future. Biochemical Systematics and Ecology, 29, 981–94.
73. Dicke, M. and Dijkman, H. (2001). Within-plant circulation of systemic elicitor of induced defence and release from roots of elicitor that affects neighbouring plants. Biochemical Systematics and Ecology, 29, 1075–87.
74. Dicke, M. and Hilker, M. (2003). Induced plant defences: from molecular biology to evolutionary ecology. Basic and Applied Ecology, 4, 3–14.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

75. Dicke, M. and Van Loon, J.J.A. (2000). Multitrophic effects of herbivore-induced plant volatiles in an evolutionary context. Entomologia Experimentalis et Applicata, 97, 237–49.
76. Dicke, M. and Van Poecke, R.M.P. (2002). Signalling in plant–insect interactions: signal transduction in direct and indirect plant defence. In Plant signal transduction (ed. D. Scheel and C. Wasternack), pp. 289–316. Oxford University Press, Oxford.
77. Dicke,M., Gols, R., Ludeking,D., and Posthumus,M.A. (1999). Jasmonic acid and herbivory differentially induce carnivore-attracting plant volatiles in lima bean plants. Journal of Chemical Ecology, 25, 1907–22.
78. Dicke, M., Agrawal, A.A., and Bruin, J. (2003). Plants talk, but are they deaf? Trends in Plant Science, 8, 403–5.
79. Dicke, M., Van Loon, J.J.A., and De Jong, P.W. (2004). Ecogenomics benefits community ecology. Science, 305, 618–19.
80. Dinan, L. (2001). Phytoecdysteroids: biological aspects. Phytochemistry, 57, 325–39.
81. Du, Y., Poppy, G.M., Powell, W., Pickett, J.A., Wadhams, L.J., and Woodcock, C.M. (1998). Identification of semiochemicals released during aphid feeding that attract parasitoid *Aphidius ervi*. Journal of Chemical Ecology, 24, 1355–68.
82. Dudareva, N., Pichersky, E., and Gershenzon, J. (2004). Biochemistry of plant volatiles. Plant Physiology, 135, 1893–902.
83. Dudt, J.F. and Shure, D.J. (1994). The influence of light and nutrients on foliar phenolics and insect herbivory. Ecology, 75, 86–98.
84. Dussourd, D.E. (1995). Entrapment of aphids and whiteflies in *lettuce latex*. Annals of the Entomological Society of America, 88, 163–72.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

85. Dussourd, D.E. and Hoyle, A.M. (2000). Poisoned plusiines: toxicity of milkweed latex and cardenolides to some generalist caterpillars. Chemoecology, 10, 11–16.
86. Dyer, L.A. and Coley, P.D. (2002). Tritrophic interactions in tropical versus temperate communities. In Multitrophic level interactions (ed. T. Tscharntke and B.A. Hawkins), pp. 67–88. Cambridge University Press, Cambridge.
87. Edwards, P.B., Wanjura, W.J., Brown, W.V., and Dearn, J.M. (1990). Mosaic resistance in plants. Nature, 347, 434.
88. Eigenbrode, S.D. and Espelie, K.E. (1995). Effects of plant epicuticular lipids on insect herbivores.
89. Facchini, P.J. (2001). Alkaloid biosynthesis in plants: biochemistry, cell biology, molecular regulation, and metabolic engineering applications. Annual Review of Plant Physiology, 52, 29–66.
90. Fahey, J.W., Zalcmann, A.T., and Talalay, P. (2001). The chemical diversity and distribution of glucosinolates and isothiocyanates among plants. Phytochemistry, 56, 5–51.
91. Feeny, P. (1970). Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. Ecology, 51, 565–81.
92. Fellows, L.E., Kite, G.C., Nash, R.J., Simmonds, M.S.J., and Schofield, A.M. (1989). Castanospermine, swainsonine and related polyhydroxy alkaloids: structure, distribution and biological activity. Recent Advances in Phytochemistry, 23, 395–427.
93. Fiehn, O. (2002). Metabolomics—the link between genotypes and phenotypes. Plant Molecular Biology, 48, 155–71.
94. Forkner, R.E., Marquis, R.J., and Lill, J.T. (2004). Feeny revisited: condensed tannins as anti-herbivore defences in leaf-chewing herbivore communities of Quercus. Ecological Entomology, 29,174–87.
95. Fraenkel, G.S. (1959). The raison d'eˆtre of secondary plant substances. Science, 129, 1466–70.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

96. Fraenkel, G.S. (1969). Evaluation of our thoughts on secondary plant substances. Entomologia Experimentalis et Applicata, 12, 473–86.
97. Fritz, R.S, Crabb, B.A., and Hochwender, C.G. (2003). Preference and performance of a gall-inducing sawfly: plant vigor, sex, gall traits and phenology. Oikos, 102, 601–13.
98. Frohne, D. and Jensen, U. (1973). Systematik des Pflanzenreichs. G. Fischer, Stuttgart.
99. Fung, S.Y. and Herrebout, W.M. (1988). Sorbitol and dulcitol in celastraceous and rosaceous plants, hosts of *Yponomeuta* spp. Biochemical and Systematic Ecology, 16, 191–4.
100. Gall, L.F. (1987). Leaflet position influences caterpillar feeding and development. Oikos, 49, 172–6.
101. Geiger, D.R. and Servaites, J.C. (1994). Diurnal regulation of photosynthetic carbon metabolism in C3 plants. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 45, 235–56.
102. Gershenzon, J. (1984). Changes in the levels of plant secondary metabolites and water and nutrient stress. Recent Advances in Phytochemistry, 18, 273–320.
103. Gershenzon, J. (1994a). Metabolic costs of terpenoid accumulation in higher plants. Journal of Chemical Ecology, 20, 1281–354.
104. Gershenzon, J. (1994b). The cost of plant chemical defense against herbivory: a biochemical perspective. In Insect–plant interactions, Vol. 5 (ed. E.A. Bernays), pp. 105–73. CRC Press, Boca Raton.
105. Gershenzon, J. and Croteau, R. (1991). Terpenoids. In Herbivores. Their interactions with secondary plant metabolites, Vol. 1 (2nd edn) (ed. G.A. Rosenthal and M.R. Berenbaum), pp. 165–219. Academic Press, San Diego.
106. Gershenzon, J., McConkey, M.E., and Croteau, R.B. (2000). Regulation of monoterpene accumulation in leaves of peppermint. Plant Physiology, 122, 205–13.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

107. Gil, L., Fuentes-Utrilla, P., Soto,A ´ ., Cervera,M.T., and Collada, C. (2004). English elm is a 2000-year-old Roman clone. Nature, 431, 1053.
108. Gleadow, R.M. and Woodrow, I.E. (2002). Constraints on effectiveness of cyanogenic glycosides in herbivore defense. Journal of Chemical Ecology, 28, 1301–13.
109. Go´mez, D., Azorı´n, J., Bastida, J., Viladomat, F., and Codina, C. (2003). Seasonal and spatial variations of alkaloids in *Merendera montana* in relation to chemical defense and phenology. Journal of Chemical Ecology, 29, 1117–26.
110. Gouinguene´, S.P. and Turlings, T.C.J. (2002). The effects of abiotic factors on induced volatile emissions in corn plants. Plant Physiology, 129, 1296–307.
111. Gouinguene´, S., Degen, T., and Turlings, T.C.J. (2001). Variability in herbivore-induced odour emissions among maize cultivars and their wild ancestors (teosinte). Chemoecology, 11, 9–16.
112. Gouinguene´, S., Alborn, H., and Turlings, T.C.J. (2003). Induction of volatile emissions in maize by different larval instars of *Spodoptera littoralis*. Journal of Chemical Ecology, 29, 145–62.
113. Gould, K.S. and Lee, D.W. (ed) (2002). Anthocyanins in leaves. Advances in Botanical Research, 37, 1–212.
114. Green, T.R. and Ryan, C.A. (1972). Wound induced proteinase inhibitors in plant leaves. Science, 175, 776–7.
115. Gref, R. and Tenow, O. (1987). Resin acid variation in sun and shade needles of Scots pine (*Pinus sylvestris*). Canadian Journal of Forest Research, 17, 346–9.
116. Halitschke, R., Schittko, U., Pohnert, G., Boland, W., and Baldwin, I.T. (2001). Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. III. Fatty acid–amino acid conjugates in herbivore oral secretions are necessary and sufficient for herbivore-specific plant responses. Plant Physiology, 125, 711–17.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

117. Han, K. and Lincoln, D.E. (1994). The evolution of carbon allocation to plant secondary metabolites: a genetic analysis of cost in *Diplacus aurantiacus*. Evolution, 48, 1550–63.
118. Hanson, J.R. (2003). Natural products: the secondary metabolites. Royal Society of Chemistry, Cambridge, UK.
119. Harborne, J.B. (1993). Introduction to ecological biochemistry (4th edn). Academic Press, London.
120. Harborne, J.B. (1994). Phenolics. In Natural products. Their chemistry and biological significance (ed. J. Mann, R.S. Davidson, J.B. Hobbs, D.V. Banthorpe, and J.B. Harborne), pp. 362–88. Longman, Harlow.
121. Harborne, J.B. and Baxter, H. (1993). Phytochemical dictionary. A handbook of bioactive compounds from plants. Taylor & Francis, London.
122. Hare, J.D. (2002). Seasonal variation in the leaf resin components of *Mimulus aurantiacus*. Biochemical Systematics and Ecology, 30, 709–20.
123. Harley, P.C., Monson, R.K., and Lerdau, M.T. (1999). Ecological and evolutionary aspects of isoprene emission from plants. Oecologia, 118, 109–23.
124. Hartley, S.E. and Lawton, J.H. (1991). Biochemical aspects and significance of the rapidly induced accumulation of phenolics in birch foliage. In Phytochemical induction by herbivores (ed. D.W. Tallamy and M.J. Raupp), pp. 105–32. John Wiley, New York.
125. Hartmann, T. (1996). Diversity and variability of plant secondary metabolism: a mechanistic view. Entomologia Experimentalis et Applicata, 80, 177–88.
126. Hatanaka, A. (1993). The biogeneration of green odour by green leaves. Phytochemistry, 34, 1201–18.
127. Haukioja, E. and Hakala, T. (1975). Herbivore cycles and periodic outbreaks. Formulation of a general hypothesis. Report of the Kevo Subarctic Research Station, 12, 1–9.
128. Haukioja, E., Ossipov, V., and Lempa, K. (2002). Interactive effects of leaf maturation and phenolics on

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

consumption and growth of a geometrid moth. Entomologia Experimentalis et Applicata, 104, 125–36.
129. Hedin, P.A., Thompson, A.C., and Gueldner, R.C. (1975). Survey of the air space volatiles of the cotton plant. Phytochemistry, 14, 2088–90.
130. Hedin, P.A., Jenkins, J.N., Collum D.H., White, W.H., and Parrott, W.L. (1983). Multiple factors in cotton contributing to resistance to the tobacco budworm, *Heliothis virescens* F. In Plant resistance to insects (ed. P.A. Hedin), pp. 347–65. American Chemical Society Symposium 208, Washington, DC.
131. Hegnauer, R. (1962–2001). Chemotaxonomie der Pflanzen, Vols 1–11. Birkha¨user, Basel.
132. Heinrichs, E.A. and Medrano, F.G. (1985). Influence of N fertilizer on the population development of brown planthopper (BPH). International Rice Research Newsletter, 10(6), 20–1.
133. Henriksson, J., Haukioja, E., Ossipov, V., Ossipova, S., Sillanpa¨a¨, S., Kapari, L., et al. (2003). Effects of host shading on consumption and growth of the geometrid *Epirrita autumnata*: interactive roles of water, primary and secondary compounds. Oikos, 103, 3–16.
134. Herms, D.A. (2002). Effects of fertilization on insect resistance of woody ornamental plants: reassessing an entrenched paradigm. Environmental Entomology, 31, 923–33.
135. Hermsmeier, D., Schittko, U., and Baldwin, I.T. (2001). Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. I. Large-scale changes in the accumulation of growth- and defense-related plant mRNAs. Plant Physiology, 125, 683–700.
136. Hilker, M. and Meiners, T. (2002). Induction of plant responses to oviposition and feeding by herbivorous arthropods: a comparison. Entomologia Experimentalis et Applicata, 104, 181–92.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

137. Horiuchi, J., Arimura, G., Ozawa, R., Shimoda, T., Takabayashi, J., and Nishioka, T. (2001). Exogenous ACC enhances volatiles production mediated by jasmonic acid in lima bean leaves. FEBS Letters, 509, 332–6.
138. Hruska, A.J. (1988). Cyanogenic glucosides as defense compounds: a review of the evidence. Journal of Chemical Ecology, 14, 2213–17.
139. Ikonen, A. (2002). Preferences of six leaf beetle species among qualitatively different leaf age classes of three Salicaceous host species. Chemoecology, 12, 23–8.
140. Jetter, R. and Riederer, M. (1996). Cuticular waxes from the leaves and fruit capsules of eight Papaveraceae species. Canandian Journal of Botany, 74, 419–30.
141. Jetter, R. and Riederer, M. (2000). Composition of cuticular waxes on *Osmunda regalis* fronds. Journal of Chemical Ecology, 26, 399–412.
142. Jetter, R. and Scha¨ffer, S. (2001). Chemical composition of the *Prunus laurocerasus* leaf surface. Dynamic changes of the epicuticular wax film during leaf development. Plant Physiology, 126, 1725–35.
143. Jetter, R., Scha¨ffer, S., and Riederer, M. (2000). Leaf cuticular waxes are arranged in chemically and mechanically distinct layers: evidence from Prunus laurocerasus. Plant, Cell and Environment, 23, 619–28.
144. Johns, T. and Alonso, J.G. (1990). Glycoalkaloid change during domestication of the potato, Solanum section Petota. Euphytica, 50S, 203–10.
145. Jones, C.G., Hopper, R.F., Coleman, J.S., and Krischik, V.A. (1993). Control of systemically induced herbivore resistance by plant vascular architecture. Oecologia, 93, 452–6.
146. Juniper, B.E. and Southwood T.R.E. (1986). Insects and the plant surface. Edward Arnold, London.
147. Kahl, J., Siemens, D.H., Aerts, R.J., Ga¨bler, R., Ku¨hnemann, F., Preston, C.A., et al. (2000). Herbivoreinduced ethylene suppresses a direct defense but

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

not a putative indirect defense against an adapted herbivore. Planta, 210, 336–42.
148. Kainulainen, P., Nissinen, A., Piirainen, A., Tiilikkala, K., and Holopainen, J.K. (2002). Essential oil composition in leaves of carrot varieties and preference of specialist and generalist sucking insect herbivores. Agricultural and Forest Entomology, 4, 211–16.
149. Kalberer, N.M., Turlings, T.C.J., and Rahier, M. (2001). Attraction of a leaf beetle (*Oreina cacaliae*) to damaged host plants. Journal of Chemical Ecology, 27, 647–61.
150. Karban, R. (1992). Plant variation: its effect on populations of herbivorous insects. In Plant resistance to herbivores and pathogens (ed. R.S. Fritz and E.L. Simms), pp. 195–215. University of Chicago Press, Chicago.
151. Karban, R. and Baldwin, I.T. (1997). Induced responses to herbivory. Chicago University Press, Chicago.
152. Karban, R., Baldwin, I.T., Baxter, K.J., Laue, G., and Felton, G.W. (2000). Communication between plants: induced resistance in wild tobacco plants following clipping of neighboring sagebrush. Oecologia, 125, 66–71.
153. Karowe, D. (1989). Facultative monophagy as a consequence of prior feeding experience: behavioural and physiological specialization in Colias philodice larvae. Oecologia, 78, 106–11.
154. Kellogg, D.W., Taylor, T.N., and Krings, M. (2002). Effectiveness in defense against phytophagous arthropods of the cassabanana (*Sicana odorifera*) glandular trichomes. Entomologia Experimentalis et Applicata, 103, 187–9.
155. Kessler, A., Halitschke, R., and Baldwin, I.T. (2004). Silencing the jasmonate cascade: induced plant defenses and insect populations. Science, 305, 665–8.
156. Kester,K.M.,Peterson, S.C.,Hanson,F., Jackson,D.M., and Severson, R.F. (2002). The roles of nicotine and natural enemies in determining larval feeding site distributions of Manduca sexta L. and Manduca quinquemaculata (Haworth) on tobacco. Chemoecology, 12, 1–10.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

157. Kimmerer, T.W. and Potter, D.A. (1987). Nutritional quality of specific leaf tissues and selective feeding by a specialist leaf miner. Oecologia, 71, 548–51.
158. Kirstine, W., Galbally, I., Ye, Y.R., and Hooper, M. (1998). Emissions of volatile organic compounds (primarily oxygenated species) from pasture. Journal of Geophysical Research-Atmospheres, 103, 10605–19.
159. Klages. K., Donnison,H.,Wu¨nsche, J., and Boldingh, J. (2001). Diurnal changes in non-structural carbohydrates in leaves, phloem exudate and fruit in 'Braeburn' apple. Australian Journal of Plant Physiology, 28, 131–9.
160. Kleiner, K.W., Raffa, K.F., and Dickson, R.E. (1999). Partitioning of 14C-labeled photosynthate to allelochemicals and primary metabolites in source and sink leaves of aspen: evidence for secondary metabolite turnover. Oecologia, 119, 408–18.
161. Klingauf, F. (1971). Die Wirkung des Glucosids Phlorizin auf das Wirtswahlverhalten von *Rhopalosiphum insertum* (Walk.) und *Aphis pomi* de Geer (Homoptera: Aphididae). Zeitschrift fu¨ r Angewandte Entomologie, 68, 41–55.
162. Kollner, T.G., Schnee, C., Gershenzon, J., and Degenhardt, J. (2004). The variability of sesquiterpenes cultivars emitted from two Zea mays cultivars is controlled by allelic variation of two terpene synthase genes encoding stereoselective multiple product enzymes. Plant Cell, 16, 1115–31.
163. Koricheva, J. (1999). Interpreting phenotypic variation in plant allelochemistry: problems with the use of concentrations. Oecologia, 119, 467–73.
164. Koricheva, J., Larsson, S., Haukioja, E., and Keinanen, M. (1998). Regulation of woody plant secondary metabolism by resource availability: hypothesis testing by means of meta-analysis. Oikos, 83, 212–26.
165. Krischik, V.A. and Denno, R.F. (1983). Individual, populational, and geographic patterns in plant defense. In Variable plants and herbivores in natural and managed

systems (ed. R.F. Denno and M.S. McClure), pp. 463–512. Academic Press, San Diego.
166. Krischik, V.A. and Denno, R.F. (1990). Patterns of growth, reproduction, defense, and herbivory in the dioecious shrub *Baccharis halimifolia* (Compositae). Oecologia, 83, 182–90.
167. Lance, D.R., Elkinton, J.S., and Schwalbe, C.P. (1986). Feeding rhythms of gypsy moth larvae; effect of food quality during outbreaks. Ecology, 67, 1650–4.
168. Lane, G.A., Biggs, D.R, Sutherland, O.W.R., Williams, E.M., Maindonald, J.M., and Donnell, D.J. (1985). Isoflavonoid feeding deterrents for *Costelytra zealandica*: structure–activity relationships. Journal of Chemical Ecology, 11, 1713–35.
169. Langenheim, J.H. (1994). Higher plant terpenoids: a phytocentric overview of their ecological roles. Journal of Chemical Ecology, 20, 1223–80.
170. Larsson, S. and Ohmart, C.P. (1988). Leaf age and larval performance of the leaf beetle, *Paropsis atomari*. Evolutionary Entomology, 13, 19–24.
171. Lewinsohn, T.M. (1991). The geographical distribution of plant latex. Chemoecology, 2, 64–8.
172. Lichtenthaler, H.K. (1999). The 1-deoxy-d-xylulose- 5-phosphate pathway of isoprenoid biosynthesis in plants. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 50, 47–65.
173. Lombarkia, N. and Derridj, S. (2002). Incidence of apple fruit and leaf surface metabolites on *Cydia pomonella* oviposition. Entomologia Experimentalis et Applicata, 104, 79–86.
174. Loughrin, J.H., Manukian, A., Heath, R.R., Turlings, T.C.J., and Tumlinson, J.H. (1994). Diurnal cycle of emission of induced volatile terpenoids herbivore-injured cotton plants. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 91, 11836–40.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

175. Lovett Doust, J. and Lovett Doust, L. (1985). Sex ratios, clonal growth and herbivory in *Rumex acetosella*. In Studies on plant demography: a festschrift for John L. Harper (ed. J. White), pp. 327–41. Academic Press, London.
176. Luckner, M. (1990). Secondary metabolism in microorganisms, plants, and animals (3rd edn). Springer, Berlin.
177. Macel, M., Vrieling, K., and Klinkhamer, P.G.L. (2004). Variation in pyrrolizidine alkaloid patterns of Senecio jacobaea. Phytochemistry, 65, 865–73.
178. Malone, M., Palumbo, L., Boari, F., Monteleone, M., and Jones, H.G. (1994). The relationship between wound-induced proteinase inhibitors and hydraulic signals in tomato seedlings. Plant Cell and Environment, 17, 81–7.
179. Marak, H.B., Biere, A., and van Damme, J.M.M. (2000). Direct and correlated responses to selection on iridoid glycosides in *Plantago lanceolata* L. Journal of Evolutionary Biology, 13, 985–96.
180. Marion-Poll, F. and Descoins, C. (2002). Taste detection of phytoecdysteroids in larvae of *Bombyx mori*, *Spodoptera littoralis* and *Ostrinia nubilalis*. Journal of Insect Physiology, 48, 467–76.
181. Martin, D., Tholl, D., Gershenzon, J., and Bohlmann, J. (2002). Methyl jasmonate induces traumatic resin ducts, terpenoid resin biosynthesis, and terpenoid accumulation in developing xylem of Norway spruce stems. Plant Physiology, 129, 1003–18.
182. Matile, P. (1984). Das toxische Kompartiment der Pflanzenzell. Naturwissenschaften, 71, 18–24.
183. Mattiacci, L., Dicke, M., and Posthumus, M.A. (1995). b-Glucosidase: an elicitor of herbivore-inducible plant odors that attract host-searching parasitic wasps. Proceedings of the National Academy of Science of the USA, 92, 2036–46.
184. Mebs, D. and Schneider, M. (2002). Aristolochic acid content of South-East Asian troidine swallowtails

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

(Lepidoptera: Papilionidae) and of Aristolochia plant species (Aristolochiaceae). Chemoecology, 12, 11–13.
185. Mechaber, W.L., Marshall, DB., Mechaber, R.A., Jobe, R.T., and Chew, F.S. (1996). Mapping leaf surface landscapes. Proceedings of the National Academy of Science of the USA, 93, 4600–3.
186. Meiners, T. and Hilker, M. (2000). Induction of plant synomones by oviposition of a phytophagous insect. Journal of Chemical Ecology, 26, 221–32.
187. Merck Index (13th edn). (2001). Merck and Co., Rahway, NJ.
188. Mercke, P., Kappers, I.F., Verstappen, F.W.A., Vorst, O., Dicke, M., and Bouwmeester, H.J. (2004). Combined transcript and metabolite analysis reveals genes involved in spider mite induced volatile formation in cucumber plants. Plant Physiology, 135, 2012–24.
189. Mitchell, B.K., Justus, K.A., and Asaoka, K. (1996). Deterrency and the variable caterpillar: *Trichoplusia ni* and sinigrin. Entomologia Experimentalis et Applicata, 80, 27–31.
190. Mithen, R.F. (2001). Glucosinolates and their degradation products. Advances in Botanical Research, 35, 214–62.
191. Mole, S. and Joern, A. (1993). Foliar phenolics of Nebraska sandhills prairie graminoids: betweenyears, seasonal, and interspecific variation. Journal of Chemical Ecology, 19, 1861–74.
192. Mole, S., Ross, J.A.M., and Waterman, P.G. (1988). Light-induced variation in phenolic levels of foliage of rain-forest plants. I. Chemical changes. Journal of Chemical Ecology, 14, 1–21.
193. Mordue (Luntz), A.J. and Blackwell, A. (1993). Azadirachtin: an update. Journal of Insect Physiology, 39, 903–24.
194. Musser, R.O., Hum-Musser, S.M., Eichenseer, H., Peiffer, M., Ervin, G., Murphy, J.B., et al. (2002) Caterpillar saliva beats plant defences—a new weapon emerges in the

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

evolutionary arms race between plants and herbivores. Nature, 416, 599–600.
195. Muthukrishnan, J. and Selvan, S. (1993). Fertilization affects leaf consumption and utilization by *Porthesia scintillans* Walker (Lepidoptera: Lymantridae). Annals of the Entomological Society of America, 86, 173–8.
196. Mutikainen, P., Walls, M., Ovaska, J., Keina¨nen, M., Julkunen-Tiitto, R., and Vapaavuori, E. (2002). Costs of herbivore resistance in clonal saplings of *Betula pendula*. Oecologia, 133, 364–71.
197. Myers, J.H. (1985). Effect of physiological condition of the host plant on the ovipositional choice of the cabbage white butterfly *Pieris rapae*. Journal of Animal Ecology, 54: 193–204.
198. Nault, L.R. and Styer, W.E. (1972). Effects of sinigrin on host selection by aphids. Entomologia Experimentalis et Applicata, 15, 423–37.
199. Neuvonen, S. and Haukioja, E. (1991). The effects of inducible resistance in host foliage on birch-feeding herbivores. In Phytochemical induction by herbivores (ed. D.W. Tallamy and M.J. Raupp), pp. 277–91. John Wiley, New York.
200. Nitao, J.J., Zangerl, A.R., and Berenbaum, M.R. (2002). CNB: requiescat in pace? Oikos, 98, 540–6.
201. Nykanen, H. and Koricheva, J. (2004). Damageinduced changes in woody plants and their effects on insect herbivore performance: a meta-analysis. Oikos, 104, 247–68.
202. O'Donnell, P.J., Calvert, C., Atzorn,R.,Wasternack, C., Leyser, H.M.O., and Bowles, D.J. (1996). Ethylene as a signal mediating the wound response of tomato plants. Science, 274, 1914–17.
203. Ogutuga, D.B.A. (1975). Chemical composition and potential commercial use of kola nut, *Cola nitida*, Vent. Schott and Endlicher. Ghana Journal of Agricultural Science, 8, 121–5.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

204. Okolie, P.N. and Obasi, B.N. (1993). Diurnal variation of cyanogenic glucosides, thiocyanate and rhodanese in cassava. Phytochemistry, 33, 775–8.
205. Orians, C.M., Pomerleau, J., and Ricco, R. (2000). Vascular architecture generates fine scale variation in systemic induction of proteinase inhibitors in tomato. Journal of Chemical Ecology, 26, 471–85.
206. Orozco-Cardenas, M., McGurl, B., and Ryan, C.A. (1993). Expression of an antisense prosystemin gene in tomato plants reduces resistance toward *Manduca sexta* larvae. Proceedings of the National
207. Panzuto, M., Lorenzetti, F., Mauffette, Y., and Albert, P.J. (2001). Perception of aspen and sun/ shade sugar maple leaf soluble extracts by larvae of *Malacosoma disstria*. Journal of Chemical Ecology, 27, 1963–78.
208. Paul, M.J. and Cockburn, W. (1989). Pinitol, a compatible solute in *Mesembryanthemum crystallinum* L. Journal of Experimental Botany, 40, 1093–8.
209. Pieterse, C.M.J. and Van Loon, L.C. (1999). Salicylic acid-independent plant defence pathways. Trends in Plant Science, 4, 52–8.
210. Pourmohseni, H., Ibenthal, W.D., Machinek, R., Remberg, G., and Vray, V. (1993). Cyanoglucosidases in the epidermis of *Hordeum vulgare*. Phytochemistry, 33, 295–7.
211. Preston, C.A., Laue, G., and Baldwin, I.T. (2001). Methyl jasmonate is blowing in the wind, but can it act as a plant–plant airborne signal? Biochemical Systematics and Ecology, 29, 1007–23.
212. Rausher, M.D. (1992). Natural selection and the evolution of plant–insect interactions. In Insect chemical ecology (ed. B.D. Roitberg and M.B. Isman), pp. 20–88. Chapman & Hall, New York.
213. Rees, C.J.C. (1969). Chemoreceptor specificity associated with choice of feeding site by the beetle, *Chrysolina brunsvicensis* on its foodplant, *Hypericum hirsutum*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 12: 565–83.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

214. Renwick, J.A.A. (2002). The chemical world of crucivores: lures, treats and traps. Entomologia Experimentalis et Applicata, 104, 35–42.
215. Reymond, P.,Weber,H.,Damond,M., andFarmer, E.E. (2000). Differential gene expression in response to mechanical wounding and insect feeding in Arabidopsis. Plant Cell, 12, 707–19.
216. Reymond, P., Bodenhausen, N., Van Poecke, R.M.P., Krishnamurthy, V., Dicke, M., and Farmer, E.E. (2004). A conserved transcript pattern in response to a specialist and a generalist herbivore. Plant Cell, 16, 3132–47.
217. Rhoades, D.F. (1977). The antiherbivore chemistry of Larrea. In Creosote bush: biology and chemistry of Larrea in new world deserts (ed. T.J. Mabry, J.H. Hunziker, and D.R. DiFeo), pp. 135–77. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroutberg.
218. Rhoades, D.F. (1983). Responses of alder and willow to attack by tent caterpillars and webworms: evidence for pheromonal sensitivity of willows. In Plant resistance to insects (ed. P.A. Hedin), pp. 55–68. American Chemical Society Symposium 208, Washington, DC.
219. Robinson, T. (1974). Metabolism and function of alkaloids in plants. Science, 184, 430–5.
220. Roda, A.L. and Baldwin, I.T. (2003). Molecular technology reveals how the induced direct defenses of plants work. Basic and Applied Ecology, 4, 15–26.
221. Romani, A., Pinelli, P., Mulinacci, N., Vincieri, F.F., Gravano, E., and Tattini, M. (2000). HPLC analysis of flavonoids and secoiridoids in leaves of *Ligustrum vulgare* L. (Oleaceae). Journal of Agricultural and Food Chemistry, 48, 4091–6.
222. Romeo, J.T., Ibrahim, R., Varin, L., and De Luca, V. (ed.). (2000). Evolution of metabolic pathways. Recent Advances in Phytochemistry 34, 1–480.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

223. Rosenthal, G.A. and Berenbaum, M.R. (ed.) (1991–1992). Herbivores. Their interactions with secondary plant metabolites, 2 Vols (2nd edn). Academic Press, San Diego.
224. Rosenthal, G.A. and Janzen, D.H. (ed.) (1979). Herbivores. Their interaction with secondary plant metabolites. Academic Press, San Diego.
225. Rowe, W.J. and Potter, D.A. (2000). Shading effects on susceptibility of *Rosa* spp. to defoliation by *Popillia japonica* (Coleoptera: Scarabaeidae). Environmental Entomology, 29, 502–8.
226. Ruuhola, T.M. and Julkunen-Tiitto, M.R.K. (2000). Salicylates of intact *Salix myrsinifolia* plantlets do not undergo rapid metabolic turnover. Plant Physiology, 122, 895–905.
227. Ryan, C.A. (2000). The systemin signaling pathway: differential activation of plant defensive genes. Biochimica et Biophysica Acta—Protein Structure and Molecular Enzymology, 1477, 112–21.
228. Ryan, J.D., Gregory, P., and Tingey, T.M. (1982). Phenolic oxidase activities in glandular trichomes of *Solanum berthaultii*. Phytochemistry, 21, 1885–7.
229. Sanderson, G.W. (1972). The chemistry of tea and tea manufacturing. Recent Advances in Phytochemistry, 5, 247–316.
230. Sandstro¨m, J. (2000). Nutritional quality of phloem sap in relation to host plant-alternation in the bird cherry-oat aphid. Chemoecology, 10, 17–24.
231. Schmeller, T. and Wink, M. (1998). Utilization of alkaloids in modern medicine. In Alkaloids. Biochemistry, ecology, and medical applications (ed. M.F. Roberts and M. Wink), pp. 435–59. Plenum, New York.
232. Schmelz, E.A., Grebenok, R.J., Ohnmeiss, T.E., and Bowers, W.S. (2000). Phytoecdysteroid turnover in spinach: long-term stability supports a plant defense hypothesis. Journal of Chemical Ecology, 26, 2883–96.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

233. Schultz, J.C. (1983). Habitat selection and foraging tactics of caterpillars in heterogeneous trees. In Variable plants and herbivores in natural and managed systems (ed. R.F. Denno and M.S. McClure), pp. 61–90. Academic Press, San Diego.
234. Schwab, W. (2003). Metabolome diversity: too few genes, too many metabolites? Phytochemistry, 62, 837–49.
235. Scriber, J.M. (1984). Nitrogen nutrition of plants and insect invasion. In Nitrogen in crop production (ed. R.D. Hack), pp. 175–228. American Society of Agronomy, Madison, WI.
236. Sefton, M.A., Francis, I.L., and Williams, P.J. (1994). Free and bound volatile secondary metabolites of *Vitis vinifera* grape cv. Sauvignon blanc. Journal of Food Science, 59, 142–7.
237. Seigler, D.S. and Conn, E.E. (1979). Cited by D.H. Janzen in Ref. 225.
238. Sharkey, T.D. and Yeh, S. (2001). Isoprene emission from plants. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 52, 407–36.
239. Simmonds, M.S.J. (2001). Importance of flavonoids in insect–plant interactions: feeding and oviposition. Phytochemsitry, 56, 245–52.
240. Simms, E.L. (1992). Costs of plant resistance to herbivory. In Plant resistance to herbivores and pathogens (ed. R.S. Fritz and E.L. Simms), pp. 392–425. University of Chicago Press, Chicago.
241. Sinden, S.L., Schalk, J.M., and Osman, S.F. (1978). Effects of daylength and maturity of tomato plants on tomatine content and resistance to the Colorado potato beetle. Journal of the American Society of Horticultural Science, 103, 596–600.
242. Sirvent, T.M., Krasnoff, S.B., and Gibson, D.M. (2003). Induction of hypericins and hyperforins in *Hypericum perforatum* in response to damage by herbivores. Journal of Chemical Ecology, 29, 2667–91.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

243. Sisson, V.A. and Saunders, J.A. (1982). Alkaloid composition of the USDA tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) introduction collection. Tobacco Science, 26, 117–20.
244. Smiley, J.T., Horn, J.M., and Rank, N.E. (1985). Ecological effects of salicin at three trophic levels: new problems from old adaptations. Science, 229, 649–51.
245. Smith, P.M. (1976). The chemotaxonomy of plants. Edward Arnold, London.
246. Soldaat, L.L., Boutin, J.P., and Derridj, S. (1996). Species-specific composition of free amino acids from the leaf surface of four Senecio species. Journal of Chemical Ecology, 22, 1–12.
247. Southwell, I.A. and Bourke, C.A. (2001). Seasonal variation in hypericin content of *Hypericum perforatum* L. (St John's wort). Phytochemistry, 56, 437–41.
248. Sta¨dler, E. and Roessingh, P. (1991). Perception of surface chemicals by feeding and ovipositing insects. Symposia Biologica Hungarica, 39, 71–86.
249. Stanjek, V., Herhaus, C., Ritgen, U., Boland, W., and Sta¨dler, E. (1997). Changes in the leaf surface chemistry of *Apium graveolens* (Apiaceae) stimulated by jasmonic acid and perceived by a specialist insect. Helvetica Chimica Acta, 80, 1408–20.
250. Storer, J.R., Elmore, J.S., and van Emden, H.F. (1993). Airborne volatiles from the foliage of three cultivars of autumn flowering chrysanthemums. Phytochemistry, 34, 1489–92.
251. Stowe, K.A. (1998). Realized defense of artificially selected lines of *Brassica rapa*: effects of quantitative variation in foliar glucosinolate concentration. Environmental Entomology, 27, 1166–74.
252. Strauss, S.Y., Rudgers, J.A., Lau, J.A., and Irwin, R.E. (2002). Direct and ecological costs of resistance to herbivory. Trends in Ecology and Evolution, 17, 278–85.
253. Suomela, J., Kaitaniemi, P., and Nilson, A. (1995). Systematic within-tree variation in mountain birch leaf

quality for a geometrid, Epirrita autumnata. Ecological Entomology, 20, 283–92.
254. Svoboda, G.H. (1961). Alkaloids of *Vinca rosea* (*Catharanthus roseus*). IX. Extraction and characterization of leurosidine and leurocristine. Lloydia, 24, 173–8.
255. Swain, T. (1979). Tannins and lignins. In Herbivores. Their interaction with secondary plant metabolites (ed. G.A. Rosenthal and D.H. Janzen), pp. 657–82. Academic Press, New York.
256. Tallamy, D.W., Stull, J., Ehresman, N.P., Gorski, P.M., and Mason, C.E. (1997). Cucurbitacins as feeding and oviposition deterrents to insects. Environmental Entomology, 26, 678–83.
257. Thaler, J.S., Fidantsef, A.L., and Bostock, R.M. (2002). Antagonism between jasmonate- and salicylate-mediated induced plant resistance: effects of concentration and timing of elicitation on defenserelated proteins, herbivore, and pathogen performance in tomato. Journal of Chemical Ecology, 28, 1131–59.
258. Thieme, H. and Benecke, R. (1971). Die Phenylglykoside der Salicaceen. Untersuchungen u¨ ber die Glykosidakkumulation in einigen mitteleuropa ¨ischen Populus -Arten. Die Pharmazie, 26, 227–31.
259. Tscharntke, T., Thiessen, S., Dolch, R., and Boland, W. (2001). Herbivory, induced resistance, and interplant signal transfer in *Alnus glutinosa*. Biochemical Systematics and Ecology, 29, 1025–47.
260. Turlings, T.C.J. (1994). The active role of plants in the foraging successes of entomophagous insects. Norwegian Journal of Agricultural Sciences, 16, 211–19.
261. Turlings, T.C.J. and Tumlinson, J.H. (1992). Systemic release of chemical signals by herbivore-injured corn. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 89, 8399–402.

262. Turlings, T.C.J., Tumlinson, J.H., and Lewis, W.J. (1990). Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. Science, 250, 1251–3.
263. Turlings, T.C.J., Loughrin, J.H., McCall, P.J., Rose, U.S.R., Lewis, W.J., and Tumlinson, J.H. (1995). How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 92, 4169–74.
264. Turlings, T.C.J., Alborn, H.T., Loughrin, J.H., and Tumlinson, J.H. (2000). Volicitin, an elicitor of maize volatiles in oral secretion of *Spodoptera exigua*: isolation and bioactivity. Journal of Chemical Ecology, 26, 189–202.
265. Van Beek, T.A. and de Groot, AE. (1986). Terpenoid antifeedants, part I. An overview of terpenoid antifeedants of natural origin. Recueil des Travaux Chimiques des Pays Bas, 105, 513–27.
266. Van Dam, N.M. and Vrieling, K. (1994). Genetic variation in constitutive and inducible pyrrolizidine alkaloid levels in Cynoglossum officinale L. Oecologia, 99, 374–8.
267. Van Dam, N.M., Verpoorte, R., and van der Meijden, E. (1994). Extreme differences in pyrrolizidine alkaloid levels between leaves of *Cynoglossum officinale*. Phytochemistry, 27, 1013–16.
268. Van Dam, N.M., Witte, L., Theuring, C., and Hartmann, T. (1995). Distribution, biosynthesis, and turnover of pyrrolizidine alkaloids in *Cynoglossum officinale* L. Phytochemistry, 39, 287–92.
269. Van Dam, N.M., De Jong, T.J., Iwasa, Y., and Kubo, T. (1996). Optimal distribution of defenses: are plants smart investors? Functional Ecology, 10, 128–36.
270. Van den Boom, C.E.M., Van Beek, T.A., Posthumus, M.A., De Groot, AE., and Dicke, M. (2004). Qualitative and quantitative variation among volatile profiles induced by *Tetranychus urticae* feeding on plants from various families. Journal of Chemical Ecology, 30, 69–89.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

271. Van Loon, J.J.A., Blaakmeer, A., Griepink, F.C., van Beek, T.A., Schoonhoven, L.M., and de Groot, AE. (1992). Leaf surface compound from *Brassica oleracea* (Cruciferae) induces oviposition by *Pieris brassicae* (Lepidoptera: Pieridae). Chemoecology, 3, 39–44.
272. Van Loon, J.J.A., Wang, C.-Z., Nielsen, J.K., Gols, R., and Qiu, Y.-T. (2002). Flavonoids from cabbage are feeding stimulants for diamondback moth larvae additional to glucosinolates: chemoreception and behaviour. Entomologia Experimentalis et Applicata, 104, 27–34.
273. Van Oosten, V.R., De Vos, M., Van Pelt, J.A., Van Loon, L.C., Van Poecke, R.M.P., Dicke, M., et al. (2004). Signal signature of Arabidopsis induced upon pathogen and insect attack. In Biology of plant–microbe interactions, Vol. 4 (ed. I. Tikhonovich, B. Lugtenberg, and N. Provorov), pp. 199–202. International Society for Molecular Plant–Microbe Interactions, St Paul, MN.
274. Van Poecke, R.M.P. and Dicke, M. (2002). Induced parasitoid attraction by *Arabidopsis thaliana*: involvement of the octadecanoid and the salicylic acid pathway. Journal of Experimental Botany, 53, 1793–9.
275. Van Poecke, R.M.P., Posthumus, M.A., and Dicke, M. (2001). Herbivore-induced volatile production by *Arabidopsis thaliana* leads to attraction of the parasitoid *Cotesia rubecula*: chemical, behavioral, and gene-expression analysis. Journal of Chemical Ecology, 27, 1911–28.
276. Vandenberg, P. and Matzinger, D.F. (1970). Genetic diversity and heterosis in Nicotiana. III. Crosses among tobacco introductions and flue-cured varieties. Crop Science, 10, 437–40.
277. Verschaffelt, E. (1910). The cause determining the selection of food in some herbivorous insects. Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, 13, 536–42. (Reprinted in Proceedings Koninklijke

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

Nederlandse Akademie van Wetenschappen, 100, 362–68, 1997)
278. Vickery, M.L. and Vickery, B. (1981). Secondary plant metabolism. Macmillan, London.
279. Visser, J.H. and Ave´, D.A. (1978). General green leaf volatiles in the olfactory orientation of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 24, 738–49.
280. Vrieling, K. and Van Wijk, A.M. (1994). Cost assessment of the production of pyrrolizidine alkaloids in ragwort (Senecio jacobaea L.). Oecologia, 97, 541–6.
281. Vuorinen, T., Reddy, G.V.P., Nerg, A.M., and Holopainen, J.K. (2004). Monoterpene and herbivore-induced emissions from cabbage plants grown at elevated atmospheric CO2 concentration. Atmospheric Environment, 38, 675–82.
282. Walker, K. , Long, R., and Croteau, R. (2002). The final acylation step in taxol biosynthesis: cloning of the taxoid C13-side-chain N-benzoyltransferase from Taxus. Proceedings of the National Academy of Science of the USA, 99, 9166–71.
283. Waterman, P.G. and Mole, S. (1989). Extrinsic factors influencing production of secondary metabolites in plants. In Insect–plant interactions, Vol. 5 (ed. E.A. Bernays), pp. 107–34. CRC Press, Boca Raton.
284. Waterman, P.G. and Mole, S. (1994). Analysis of phenolic plant metabolites. Blackwell, Oxford.
285. Watson, M.A. (1986). Integrated physiological units in plants. Trends in Ecology and Evolution, 1, 119–23.
286. Webber, B.L. and Woodrow, I.E. (2004). *Cassowary frugivory*, seed defleshing and fruit fly infestation influence the transition from seed to seedling in the rare Australian rainforest tree, Ryparosa sp. nov. 1 (Achariaceae). Functional Plant Biology, 31, 505–16.
287. White, T.C.R. (1970). The nymphal stage of *Cardiaspina densitexta* (Homoptera: Psyllidae) on leaves of *Eucalyptus fasciculosa*. Australian Journal of Zoology, 18, 273–3.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

288. Whitham, T.G. (1983). Host manipulation of parasites: within-plant variation as a defense against rapidly evolving pests. In Variable plants and herbivores in natural and managed systems (ed. R.F. Denno and M.S. McClure), pp. 15–41. Academic Press, San Diego.
289. Whittaker, R.H. (1970). The biochemical ecology of higher plants. In Chemical ecology (ed. E. Sondheimer and J.B. Simeone), pp 43–70. Academic Press, New York.
290. Wittstock, U. and Halkier, B.A. (2002). Glucosinolate research in the *Arabidopsis era*. Trends in Plant Science, 7, 263–70.
291. Wildon, D.C., Thain, J.F., Minchin, P.E.H., Gubb, I.R., Reilly, A.J., Skipper, Y.D., et al. (1992). Electrical signalling and systemic proteinase inhibitor induction in the wounded plant. Nature, 360, 62–5.
292. Wink. M. (1998). Chemical ecology of alkaloids. In Alkaloids. Biochemistry, ecology and medicinal applications (ed. M.F. Roberts and M. Wink), pp. 265–326. Plenum, New York.
293. Wink, M. and Roberts, M.F. (1998). Compartmentation of alkaloid synthesis, transport, and storage. In Alkaloids. Biochemistry, ecology and medicinal applications (ed. M.F. Roberts and M. Wink), pp. 239–62. Plenum, New York.
294. Wool, D. and Bogen, R. (1999). Ecology of the gall-forming aphid, *Slavum wertheimae*, on *Pistacia atlantica*: population dynamics and differential herbivory. Israel Journal of Zoology, 45, 247–60.
295. Woodhead, S. and Chapman, R.F. (1986). Insect behavior and the chemistry of plant surface waxes. In Insects and the plant surface (ed. B.E. Juniper and T.R.E. Southwood), pp. 123–35. Edward Arnold, London.
296. Zangerl, A.R. and Bazzaz, F.A. (1992). Theory and pattern in plant defense allocation. In Plant resistance to herbivores and pathogens (ed. R.S. Fritz and E.L. Simms), pp. 363–91. University of Chicago Press, Chicago.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

297. Zucker, W.V. (1982). How aphids choose leaves: the role of phenolics in host selection by a galling aphid. Ecology, 63, 972–81.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الفصـل الخامس
النباتات غذاء غير مثالي للحشرات

تمهيد
النباتات غذاء دون المثالي
الأغذية الصناعية
الاستهلاك والاستخدام
المتعايشات
تأثير نوعية العائل النباتي بالكائنات الدقيقة
تأثير العائل النباتي في حساسية العاشبات للممرضات ومبيدات الحشرات
علاقة نوعية العائل الغذائي بعوامل البيئة
الخلاصات
المصادر

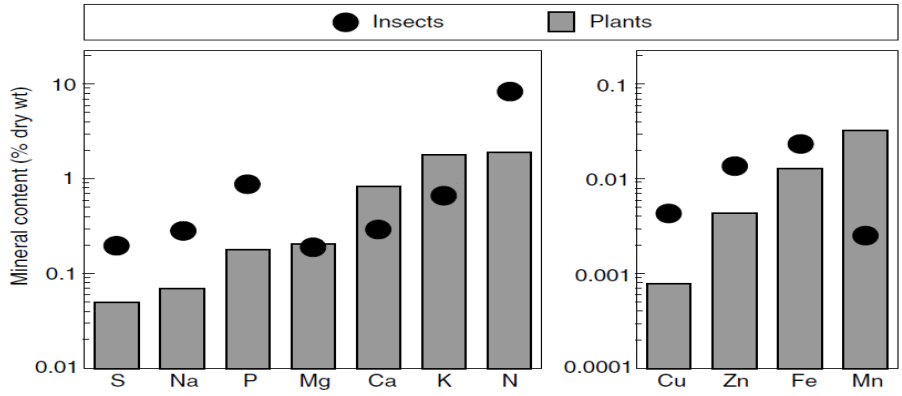
تمهيد

إن عنوان هذا الفصل يلامس قلب موضوع حياة الحشرات والنبات، هذا الموضوع يمكن تناوله من خلال السؤالين الأساسيين الأول هو ما الذي يمكن أن توفره النباتات للحشرات عن طريق التغذية والثاني هو ما الذي تحتاجه الحشرة من اجل نموها المثالي وتكاثرها؟ إن الإجابة على السؤالين السابقين تعيقه الحقائق الآتية:-

1-) تباين التركيب الكيميائي للنباتات على مستوى النوع في المكان والزمان.

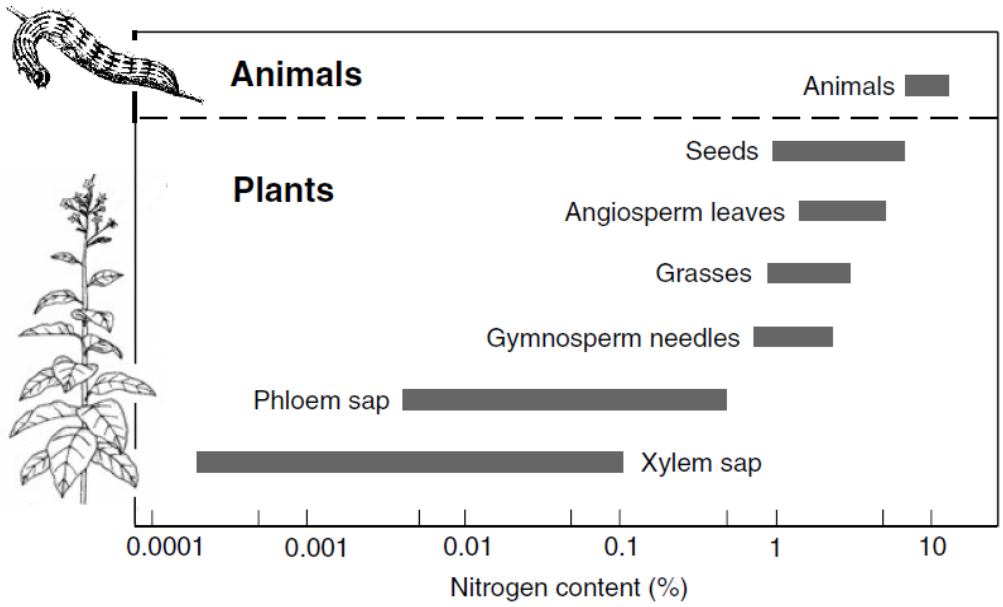
2-) تباين الاحتياجات الغذائية للحشرات حسب النوع ومرحلة النمو والظروف البيئية.

يبدو أن النباتات تجهز الغذاء الأفضل وان الحشرات كبقية الحيوانات تحتاج إلى الطعام أو الغذاء لتحويله إلى مادة الجسم أو أنسجة الجسم وكمصدر للطاقة، وعليه فإن من المناسب المقارنة بين التركيب الكيميائي للحشرات والتركيب الكيميائي للنبات. الشكل (5-1) إن هناك أربعة من أصل سبعة عناصر كبيرة Macro-elements وثلاثة من أربعة عناصر صغيرة Micro-elements كانت معدلات تراكيزها في الحشرات أعلى من تلك الموجودة في النبات. وقد اخذ النتروجين اهتمام خاص نسبة الى المكونات العامة الأخرى في الكائنات الحية. وان جزء الأساس غير قابلة للاستخدام من قبل الحشرات وذلك على الرغم من وجود بعض الاستثناءات [85] اما محتوى الحيوانات من النتروجين فتتراوح كمياتها بين 5-14 % من مجموع النتروجين (الشكل 5-2).



الشكل(5-1): معدل تراكيز عناصر في أنسجة النبات مقارنة بتلك الموجودة في الحشرات، ان مستويات العناصر تباينت في النبات تبعاً للنوع وعوامل البيئة وعمر النسيج النباتي (عن Allen وآخرون، 1974) (4).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل (5-2): التباين في تراكيز النتروجين على أساس الوزن الجاف في أجزاء النبات المختلفة مقارنة بتراكيزه في الحيوانات (عن Mattson، 1980) (112).

كذلك فإن قيمة السعرات الحرارية للأنسجة الحيوانية (في الحشرات = 22.8 J / ملغم) وهذه القيمة تزيد عن تلك القيمة لأنسجة النباتات الأرضية والتي تصل إلى 18.9 J / ملغم. هذه تظهر ان على العاشبات أن تقوم بتركيز النتروجين عندما تقوم بتحويل الغذاء النباتي الى أنسجة لجسمها. وعليه فإن النباتات الغذائية للحشرة التي تنمو ببطء تحتاج طاقة أكثر يتم تحديدها بشكل رئيس بواسطة النتروجين بينما تكون قيمة سعراتها الحرارية اقل أهمية (الجدول 5-1).

الجدول (5-1): النسب المثالية التقريبية للبروتين الى الكاربوهيدرات المتوفرة مضافاً لها الدهون (معبراً عنها بغرامات من الكلوكوز) في غذاء بعض الحشرات العاشبة مقارنة ببعض اللبائن (عن Bernays، 1982) (25).

Animal	Ratio of protein to glucose
Silkworm	1: 3
Silkworm (artificial diet)	1: 1.5
Locust (artificial diet)	1: 1
Cabbage butterfly larva	1: 1
Calf (very young)	1: 4
Cow	1: 7
Buffalo	1: 10
Goat	1: 15

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

النباتـات غـذاء دون المثـالي Plant are suboptimal food

إن غذاء الحشرات العاشبة يتكون من عناصر مخففة توجد بشكل تراكيب مركبة مثل السليلوز واللكنين، فضـلاً عن الكيميائيات الحليلة المختلفة والتي قد تكون لها تأثيرات سامة في العديد من الحالات حيث تتداخل سلبياً مع عملية الهضم او تعمل على أعاقة عملية التغذية.

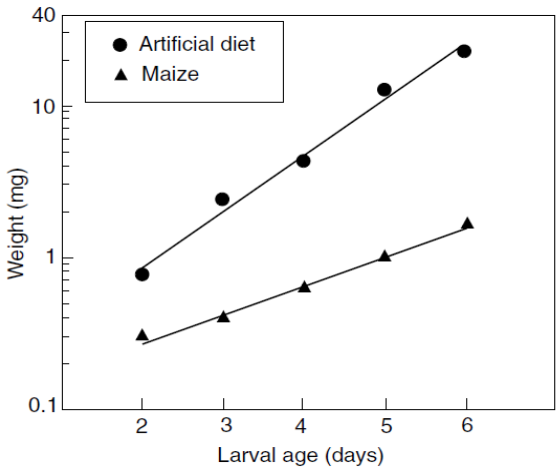
إن نسب كميات العناصر المغذية الموجودة في النبات قد تختلف كثيراً عن تلك المطلوبة من قبل الحشرة، اما من الناحية النوعية فإن المتطلبات الغذائية للحشرة تشبه بشكل عام متطلبات الحيوان الغذائية، ماعدا مثلاً إن الحشرات لا تستطيع تصنيع الستيرولات وعليه فإنها لابد من ان تحصل او تستخلصها مع عدد اخر من الأغذية الأساسية مثل (الأحماض الامينية والكاربوهيدات والدهون والأحماض الدهنية والفيتامينات والعناصر النادرة من غذائها [19] إن الاحتياجات الغذائية للأنواع الحشرية المختلفة هي احتياجات متخصصة من الناحية النوعية والكمية وان النمو المثالي والاستمرار في الحياة والخصوبة تتطلب نسب محددة من البروتين الى الكاربوهيدات والتي قد تختلف بين الأنواع الحشرية وبين أطوار النوع الواحد.

إن دودة عرانيص الذرة *Helicoverpa zea* المتعددة العوائل الغذائية تنمو بشكل جيد على بيئة صناعية تحوي نسبة بروتين، كاربوهيدات 79: 21 فيما تحتاج حورية الجراد *Locusta migratoria* لكي تنمو بشكل جيد الى 50:50 (بروتين: كاربوهيدات) هذا التباين الكبير يرجع الى الاختلاف في صفات نوعي الحشرة [155 و177] حيث ان دودة عرانيض الذرة تنمو بسرعة ولذلك فهي تحتاج الى غذاء غني بالبروتين، أما الجراد فيمتاز بنموه البطيء ومستوى نشاط عالي وعليه فإنه يحتاج الى مصدر للطاقة لتزويد العضلات بالطاقة أي انه يحتاج الى الكاربوهيدات كحاجة للبروتين.

مما سبق يتبين أن النباتات هي فعلاً غذاء غير مثالي للحشرات العاشبة لان نسب المواد الغذائية الموجودة فيه غير كافية لتلبية احتياجات الحشرات الغذائية، فضلاً عن وجود العديد من الكيميائيات الحليلة فيه التي تتطلب ازالة سميتها، وعليه فإن

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

تطوير عملية تصنيع بيئات صناعية لتحقيق نمو أفضل مقارنة بالغذاء الطبيعي. ان يرقات الدودة القارضة *Agrotis ipisilon* الصغيرة المرباة على بيئة صناعية زاد وزنها بـ 12 ضعف عن الوزن الذي اكتسبته يرقات نفس النوع النامية على أنسجة أوراق الذرة الحساسة لليرقة (الشكل 5-3) [136].



الشكل (5-3): نمو اليرقة الـ *Agrotis ipislon* لمدة 6 أيام بعد الفقس على نباتات ذرة حساسة وعلى البيئة الصناعية (عن Reese و Flield، 1986) (136).

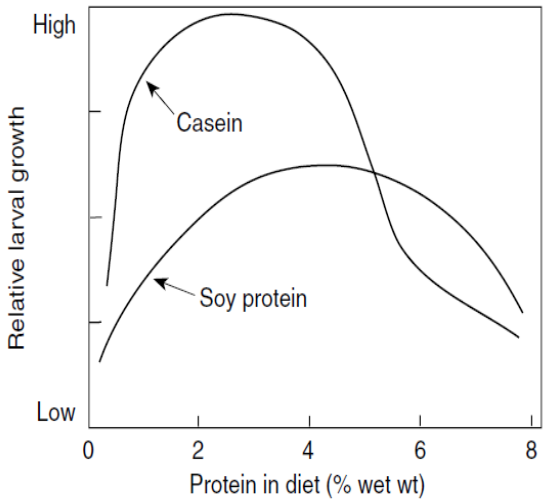
نتائج أخرى مشابهة تم الحصول عليها من أنواع حشرية أخرى. وفيها كان النمو أسرع مع حدوث زيادات في أوزان العذارى وزيادة في التكاثر عند تربيتها على بيئات صناعية [136] الباحث Berenbaum [22] خرج بفرضية مفادها أن عدم كفاية النبات الغذائية للحشرة بشكل العامل الرئيس المحدد لمقاومة النبات للحشرات. إن من العوامل المهمة في مجال القيمة الغذائية للنباتات ما يأتي:-

1-) النتـروجين Nitrogen:- إن أهمية النتروجين العضوي في النمو الطبيعي للحشرات ونجاح عملية التكاثر هي مسألة مؤكدة، وبغض النظر عن وجود النتروجين في الجو، فإن النتروجين هو احد أهم العناصر المكونة للحياة العضوية على الأرض ويوجد عادة مرتبطاً بالكيميائيات الأخرى.

تعد البروتينات هي المادة المكونة للتراكيب الأساسية لجسم الحشرة، وان بروتين الكيوتكل يشكل أكثر من 50% من الوزن الجاف للكيوتكل وبالمقابل فإن كتلة النسيج النباتي تتكون من الكاربوهيدرات بشكل رئيس وهو المكون الرئيس لجدر الخلايا والتي تتكون ايضاً من السليلوز والهيمسيليلوز إضافة الى اللكنين والكيوتين والسيليكا

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

والبـروتين النبـاتي تختلـف عـن المتطلبـات الغذائيـة للحشـرات (الشـكل 5-4). إن الحشـرات تحتـاج عـادة الـى مسـتويات عاليـة مـن الأحمـاض الأمينيـة الحلقيـة لـربط بروتينـات الكيوتكل مـع بعضـها مثل الـ Phenylalanine والـ Tryptophane أكثر مما يوجد في النبات من تلك الأحماض [25 و40].

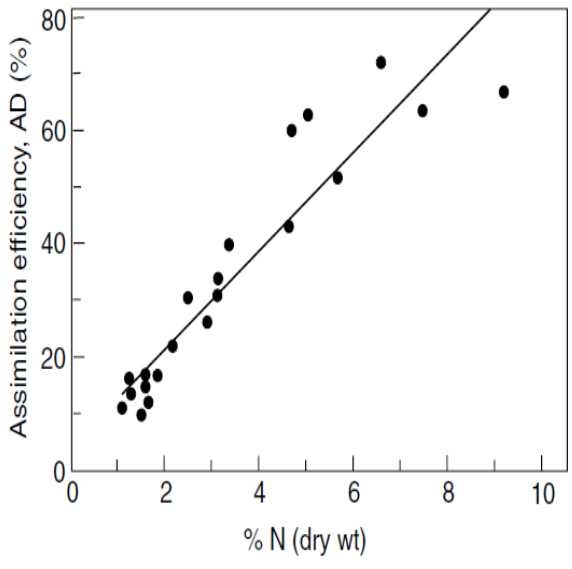


الشـكل (5-4): قابليـة نـوعين مـن البروتين لـدعم نمـو يرقات الـ *Spodoptera exiguq*. حيث يلاحظ تفـوق بروتين الكازين على بروتين فـول الصـويا في دعم نمـو اليرقات. (عـن Duffey وآخرون، 1986) (59).

إن كمية النترجين الموجودة في النبات تختلف بشكل كبير تبعاً لنوع النبات والعنصر والموسم وعوامل البيئة المختلفة، وبشكل عام فإن أوراق العشب تكون غنية بالبروتينات الغذائية مقارنة بأوراق الاشجار متساقطة الأوراق وبأوراق النجيليات بينما تحوي أوراق النباتات الدائمة الخضرة على كميات قليلة من البروتينات الغذائية. ومن خلال تحليل 72 مرجع أظهرت نتائج التحليل وجود اختلاف كبير في مستويات النتروجين في وسط الصيف في أوراق نباتات تعود لثمانية عائلات مختلفة. ووجد ان الأنواع الخشبية في عائلتي Ericaceae و Myrtaceae احتوت على مستويات واطئة من البروتين فيما احتوت الأعشاب البقولية على مستويات عالية من البروتين [28] هذا التباين سيجعل بالتأكيد بعض الأنواع النباتية غير مناسبة لبعض الحشرات العاشبة. وعليه فقد وجد نوعان من الثربس المتعدد العوائل الغذائية في مجموعة من النباتات النامية في البيت الزجاجي ووجد ان النباتات المصابة بنوعي الثربس كان محتواها من النتروجين بين المتوسط والعالي فيما كانت النباتات ذات المحتوى المنخفض من النتروجين غير

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

مناسبة لنمو الثربس [145]. إن كفاءة نمو الأنواع المختلفة من الحشرات يرتبط بمحتوى النبات من النتروجين كما يرتبط النتروجين بمحتوى النبات من البروتين. إن زيادة محتوى النتروجين في غذاء الحشرات يعمل على زيادة كفاءة الحشرات في تحويل المواد النباتية الى أنسجة من جسم الحشرة (الشكل 5-5) وعليه فإن الحشرات الموجودة على نباتات تحتوي على 1% نتروجين فإنها سوف تحتاج الى كمية من الغذاء يزيد بثلاثة أضعاف مقارنة بالحشرات المرباة على النباتات وبالرغم من دوره في العلاقة بين النبات والحشرات العاشبة فان مجموع ما يحويه النبات من نتروجين يعد دليلاً ضعيفاً على القيمة الغذائية للنبات إذ ان النبات من المستويات العالية من النتروجين قد تتزامن مع عدم استخدام المركبات النتروجينية ايضاً مثل القلويدات والتانينات والتي قد تعمل في بعض الأحيان على خفض كفاءة عملية الهضم، وعلى أساس ما سبق فان الأنواع الحشرية المتغذية على اللحاء تكون في وضع أفضل من الحشرات الماضغة وذلك لان جميع المركبات الحاوية على النتروجين تكون موجودة في عصارة اللحاء وتقوم الحشرات الماصة باستخدامها [56].



الشكل (5-5): كفاءة تمثيل مجموع المادة وعلاقته بمجموع مستويات النتروجين في النباتات المستخدمة لتغذية بق النباتات *Leptoterna dolabrota* (عن Meneill و Southwood، 1978) (111) تحتوي على 6% نتروجين (112).

أما العصارة في الأوعية الخشبية فهي اقل مناسبة كمصدر لغذاء الحشرات مقارنة باللحاء وذلك لانخفاض مستوى النتروجين في العصارة الخشبية حيث تصل تراكيزه الى اقل من 5.1% وهو بذلك يعد اقل بعشر مرات من تراكيزه الموجودة في اللحاء (الشكل

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

5-2). إن قافزات الأوراق من عائلة Cicadellidae المتغذية على الأوعية الخشبية يجب ان تمتص كميات كبيرة من العصارة لتحصل على ما تحتاجه من نتروجين وكاربوهيدرات ان نسبة التغذية تكون مرتفعة بـ 300 الى 1000 ضعف من وزن الجسم / يوم [41] وبغض النظر عن نسبة السريان العالية خلال القناة الهضمية، إن كفاءة استخلاص العناصر الغذائية تصل الى مستوى 99%. ان بعض القياسات التفصيلية على استهلاك قافزات لأوراق للمركبات النباتية اظهر أن الحشرة الواحدة تستهلك 3.9 مل من الماء، 57 مايكرومول من الكاربون و 21 مايكرومول من النتروجين العضوي خلال يوم واحد من التغذية وان التناول اليومي من الكاربون يناظر 14%. فإن الأخذ اليومي يكون مرتفعاً ويصل الى 29% من كمية النتروجين الموجودة في جسم الحشرة. إن كمية النتروجين المستخلصة من جسم 16 قافز للأوراق خلال تجربة استغرقت ثلاثة أسابيع وصلت الى 48% من كمية النتروجين الموجودة في النبات (فول الصويا) [7].

دراسات عديدة أظهرت وجود علاقة موجبة بين أداء الحشرة وتركيز النتروجين في النبات، إلا إننا يجب أن نكون حذرين من تعميم هذه النتائج، ففي دراسة حول النمو اليرقي وأداء الحشرات الكاملة لإحدى الحشرات من حرشفية الأجنحة لوحظ ان نمو اليرقات كان سريعاً مع حدوث زيادة في نسبة موت العذارى وحدوث اختزال في جسم الحشرة الكاملة وعليه فان أداء الحشرة ككل في هذه الحالة لا يرتبط بنسبة النمو العالية خلال الطور اليرقي في العوامل النباتية الغنية بالنتروجين [66]. إن النتروجين هو دليل مهم على نوعية الغذاء كما يعد عاملاً محدداً للنمو، وعليه فإن إضافة السماد النتروجيني الى النباتات سيوثر بشكل ايجابي على أداء الحشرات العاشبة (الشكل 4-21). ولكن تم ايضاً تسجيل تأثيرات سلبية في الحشرات، إذ أشار الباحث Scriber بعد قيامه بأجراء حصر لـ 115 دراسة كان نمو الحشرات فيها جيداً مع زيادة نسبة النتروجين ومن جهة أخرى فإن 44 دراسة اشارت الى حدوث انخفاض في أداء العاشبات مع التراكيز العالية للنتروجين، هذه الاستجابات المتناقضة للحشرات يرجع الى التغير الحاصل في المحتوى النتروجيني والذي يمكن شرحه بعدة اليات، إن من

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

المحتمل مثلاً ان تكون الحشرات قد تكيفت فسلجياً لمستويات اعتيادية او طبيعية من النتروجين (اعلي قليلاً من الاعتيادي) لعوائلها النباتية. مثال ذلك وجد عند التحكم بمحتوى شتلات أشجار التنوب الـ Fir عند تنميتها في أحواض تحوي محاليل غذائية ذات تراكيز مختلفة من النتروجين تراوحت بين 0.7 – 5% (على أساس الوزن الجاف) لوحظ ان أداء ديدان براعم التنوب *Choristoneura Coccidentalis* كان الأفضل عند التراكيز 2.5% نتروجين وهو التركيز الموجود طبيعياً في النبات [39]. كما تم الحصول على منحنى مثالي مع نوعين من عائلة Noctuidae المرباة على بيئة صناعياً تحوي كميات مختلفة من البروتين (الشكل 5-4) [59].

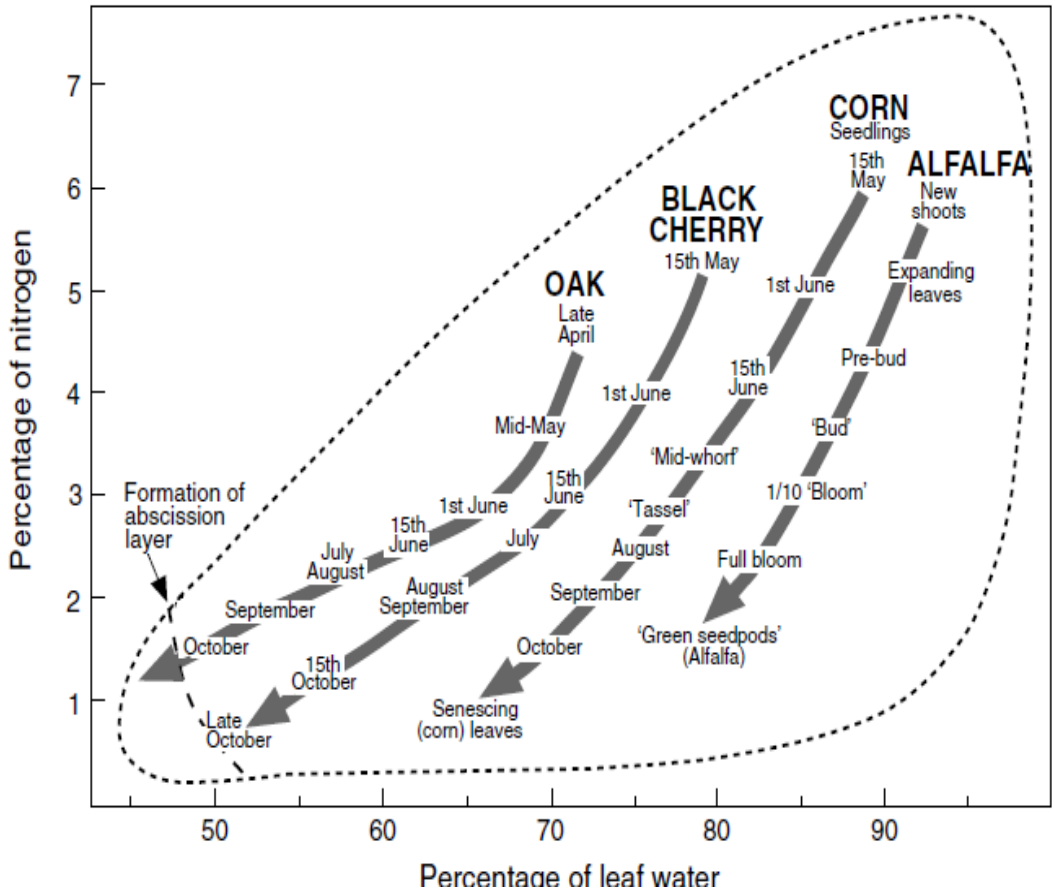
إن الأنواع الحشرية المتكيفة لمستويات عالية من النتروجين في غذائها تستجيب بشكل ايجابي لزيادة كميات النتروجين المنقولة الى الأنسجة النامية، هذا بالنسبة للحشرات المسماة بالمتغذيات المتدفقة Flush feeders أي التي تتغذى على العصارة المتدفقة أما بالنسبة للحشرات ذات التغذية المسنة Senescence Feeders فإنها تستجيب بشكل سلبي لانخفاض تصدير النتروجين من الأنسجة المسنة او القديمة [180]. والأكثر من ذلك فإن التسميد النتروجيني قد يسبب العديد من التغيرات الفسلجية والمظهرية للنبات والتي قد تؤثر بدورها في عمليات الايض الثانوية مما ينتج عنه حدوث زيادة في إنتاج المركبات الدفاعية في النبات. إن حساسية النبات لمسببات أمراض النبات وعوامل البيئة مثل الظروف المناخية الدقيقة ونمو الأدغال قد عملت هي الأخرى على إحداث تغييرات مظهرية مثل زيادة سطح الورقة النباتية وسمكها، وإحداث تغير في طول السلاميات وخشونة عروق الورقة، هذه التغيرات جميعها تؤثر سلباً في الحشرات العاشبة وعليه فإن التسميد النتروجيني يستحث تغييرات تعمل على تحوير قيمة النبات كمسكن للحشرات العاشبة وأعدائها الطبيعية [67]. إن الدور الرئيس والمهم للنتروجين لا يمكن النظر اليه بشكل منفصل عن مجموع التراكيب الكيميائية للنبات. إن ما سبق يمثل نتائج مجموعة كبيرة من البحوث والدراسات، كما ان ذلك لا ينسينا تأثير مركبات النبات الثانوية مثل حامض التانين والفينولات في نمو الحشرات قد تعتمد بقوة على نسب الكاربوهيدرات الى الدهون في الغذاء.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

2-) الماء Water:- إن الماء هو أساس الحياة والحشرات كبقية الحيوانات تحتاج الى الماء وتحصل عليه بالكميات المناسبة كمكون غذائي عام لمعظم الحشرات العاشبة [147 و151] وبالرغم من أن الماء لا يعد مادة مغذية وان محتوى المجموع الخضري من الماء يتراوح ما بين 35-95% على أساس الورقة الطازج. ان كمية الماء في غذاء العديد من يرقات حرشفية الأجنحة يزودنا بدليل مفيد عن القيمة الغذائية واداء نمو اليرقات. إن أهمية المحتوى المائي الكافي في الورقة النباتية بالنسبة للحشرة تم ملاحظته من خلال تجربة تم فيها تحديد نسبة نمو اليرقات على سلالات مختلفة من البقوليات والجت المختلفة في محتواها المائي وأظهرت نتائج التجربة ان أفضل نمو يرقي كان على النباتات ذات المحتوى العالي من الماء. ان ارتباط الماء الموجود في الغذاء تم تأكيده في تجربة باستخدام أغذية صناعية تختلف في محتواها المائي [147]. وعند انخفاض المحتوى المائي للمجموع الخضري عن المستوى الطبيعي فان القيمة الغذائية له تنخفض، وعند تربية 16 نوع من اليرقات على أوراق نباتية تم قطعها من النبات حدث انخفاض في نسب النمو النسبي لليرقات بنسبة تزيد عن 40% مقارنة بتلك المرباة على أوراق متصلة بالنبات بالرغم ان الأوراق المقطوعة من النبات لم تظهر عليها أعراض الجفاف، هذه التأثيرات تكون اكثر وضوحاً عند المقارنة بين المتغذيات على أوراق الأشجار وتلك المتغذية على أوراق الأعشاب وذلك لان المتغذيات على أوراق الأشجار في تحويل الغذاء تكون منخفضة وذلك لانخفاض محتوى أوراق الأشجار من الماء والنتروجين مقارنة بأوراق الأعشاب [82 و146] ان النطاطات من الـ Acrididae من جهة أخرى تتمحل بسهولة انخفاض المحتوى المائي في عوائلها النباتية. وقد وجد ان قلة الماء جعلت 12 نوعاً نباتياً من أصل 41 نوع أكثر قبولاً للتغذية من قبل الجراد الصحراوي فيما كان هناك 5 أنواع فقط من أصل 41 نوع أصبحت اقل قبولاً من العاشبات بسبب انخفاض محتواها المائي [29]. إن مستويات المحتوى المائي والنتروجين للأوراق (وبالأخص البروتين والأحماض الامينية) تتباين في الغالب حيث تكون نسبتها مرتفعة في الأوراق الحديثة او الصغيرة مقارنة بالأوراق البالغة او الناضجة وفي الأوراق القديمة. إن القيمة الغذائية للأعشاب

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

والحشائش ذات المحتوى المائي ما بين 80 – 90% ونتروجين ما بين 5–6% تكون اعلي من القيمة الغذائية للمجموع الخضري للنباتات الخشبية والتي تحتوي على 60% ماء و 1% نتروجين [161] (الشكل، 5–6).



الشكل (5-6) محتوى النباتات العشبية والأشجار متساقطة الأوراق من الماء والنتروجين والتي تنخفض مع تقدم موسم النمو والتي تتزامن مع انخفاض القيمة الغذائية مقارنة بالقيمة الغذائية في الربيع (عن Scriber و Slansky، 1951) (148).

وبالرغم من أن الحشرات العاشبة تتغذى على النباتات ذات المحتوى المائي المرتفع، فإن العديد من الأنواع الحشرية تشرب الماء من قطرات الندى او من قطرات الندوة العسلية او من أي مصدر اخر للماء للحر، كذلك فان يرقات الحشرات تتمكن من استشعار وجود الماء على بعد 1سم [51 و116]. اما قافزات الحشائش فإنها تحتاج الماء بمعدل 60% من غذائها [187]. إن أهمية الماء للنطاطات في الـ Acridids تتمثل في ان حالة الجفاف او انخفاض المحتوى المائي للنبات تؤثر في عملية اختيار العائل

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الغذائي، كما وجد ان الجراد الذي يتغذى على غذاء مجفف كان يتغذى أكثر عند نقل على غذاء طازج لتعويض حاجته من الماء [138] مما سبق يتبين ان الحشرات العاشبة تظهر سلوكا لتنظيم الاتزان المائي في أجسامها من خلال التغذية الانتخابية.

الأغذيــة الصــناعية Artificial diets

عند دراسة الاستجابات السلوكية للحشرات العاشبة لمركبات نباتية معينة او الدور التغذوي لبعض اليرقات النباتية. فإن الاغذية الصناعية المعروفة التركيب الكيميائي تشكل الاداة المناسبة لتحقيق الهدف السابق. إذ ان من الصعوبة بمكان تثبيت المواد النباتية عند مقاييس محددة وذلك للتباين الموجود بين أفراد النوع النباتي الواحد وذلك ان التباين موجود ايضا بين أجزاء النبات وعوامل البيئة الأخرى. إن تركيب الاغذية الصناعية تسمح بالسيطرة الدقيقة على عوامل التغذية. في خمسينيات القرن العشرين تم تطوير بعض الاغذية الصناعية لعدد من الأنواع الحشرية. إن عملية إنتاج هذه الاغذية هي عملية صعبة بالرغم من معرفتنا بالتركيب الكيميائي للنبات فضلا عن معرفتنا بالاحتياجات الغذائية للعاشبات التي تتغذى على تلك الأنواع النباتية. ان صعوبة إنتاج الاغذية الصناعية جاءت من مميزتين نباتيتين يصعب استنساخها في الاغذية الصناعية هما:-

1-) إن النبات يجهز العاشبات ببيئة او وسط غذائي جاف وذلك على الرغم من محتواها المائي العالي الذي يصل الى 90% حيث ان النبات يضخ غذاءه السائل داخل كبسولات دقيقة هي الخلايا التي تمنح الغذاء محيطا جافاً هو جدار الخلية.

2-) ان التركيب الكيميائي والفيزيائي لهذه الكبسولات او الخلايا يمنع الكائنات الدقيقة من اجتياح الخلايا ذات المحتوى الغذائي العالي.

إن تقليد سطح الأجزاء النباتية الثابت في الاغذية الصناعية لإعطائها بعض الصلابة يتم من خلال إضافة الاكار والسليلوز او أي مادة غذائية خاملة والتي تمنح الغذاء السائل الصناعي بعض القوام كما تمنحه بعض الخشونة والتي تساعد على دخول المادة الغذائية الى القناة الهضمية. إن عملية خفض التحليل البكتيري والفطري للأغذية الصناعية يتطلب تعقيمها بالحرارة او إضافة المضادات الحياتية. هذه

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

المركبات المضافة قد تؤثر في المتغذي من خلال تأثيرها في مايكروبات القناة الهضمية وفي انزيمات إزالة السمية او قد تؤثر بطرائق مختلفة إن البحث عن الجرعة المناسبة من هذه المضادات بحيث تكون غير مؤذية للحشرات المستهلكة للأغذية الصناعية تعد مسألة مهمة وأساسية في تطوير الاغذية الصناعية.

إن تباين الأنواع الحشرية المختلفة في احتياجاتها الغذائية يجعل من عملية أي تغيير حتى لوكان بسيطاً في محتوى غذائها الصناعي ذو تأثير كبير في عملية نموها وتكاثرها كذلك فان مصدر المواد المستخدمة في عمل الغذاء الصناعي، جميع هذه العوامل يمكن ان تؤثر في حالة كونه غذاء للحشرات متعددة العوائل الغذائية مثال ذلك الغذاء الصناعي الذي تم وصفه ليرقات العثة الغجرية *Lymantria dispar* [96]. حالياً يتوفر عدد من الكتب الممتازة حول الاغذية الصناعية تشبه في طريقة اخراجها كتب الطبخ حيث تشرح طريقة إعداد الغذاء الصناعي خطوة خطوة لكل نوع حشري [49 و159]. فضلاً عما سبق تتوفر اليوم العديد من الاغذية الجاهزة Ready-to-Eat لبعض الأنواع الحشرية تنتجها تجارياً بعض الشركات المتخصصة في هذا المجال.

إن الاغذية الصناعية عادة تحتوي على مصدر بروتين مثل الكازين وأجنة الحبوب والسكريات والدهون والسيترولات والمعادن والفيتامينات كما يضاف لها الاكار والسليلوز التي تعمل على تحويل المكونات السابقة الى هلام تضاف اليه عوامل تكتل ومثبطات للمايكروبات لتثبيط نمو الكائنات الدقيقة، وفي حالة تجهيز الاغذية المتخصصة يفضل إضافة مادة العائل الغذائي الى الغذاء الصناعي لضمان نجاح الغذاء الصناعي. [68] من الطبيعي ان تختلف الاغذية الصناعية في العديد من الاعتبارات عن مصادر الاغذية الطبيعية، والسؤال الذي يبرز هنا هو هل ان الحشرات المرباة على أغذية صناعية لعدة أجيال او الجيل الواحد تظهر فيها تغيرات سلوكية او فسيولوجية؟

لقد وجد عند تربية صغار حفار الذرة الأوربي *Ostrinia nublalis* على بيئة او غذاء صناعي لأكثر من 153 جيل فقد قابليته على إلحاق الضرر او جرح نباتات الذرة الحساسة، اما عند اخذ الجيل السابع من البيئة الصناعية وتربيته على الذرة فان أفراده

تحتفظ بقدرتها على إصابة نباتات الذرة [72]. في حشرة أخرى من حشرات الذرة وهي دودة عرانيض الذرة المعروفة بالاسم *Helicoverpa zea* وجد ان تربيتها على بيئة صناعية لأكثر من 275 جيل لم يؤثر في حيويتها عند نقلها على عائلها الطبيعي [48]. إضافة لما سبق فان، تم تسجيل حدوث تغيير على المدى القصير عند تغذية الحشرات على غذاء صناعي طري تلك التغيرات تختلف باختلاف أبعاد عضلات الرأس، مثل هذه التغيرات لوحظت ايضاً بين اليرقات المغذاة على نباتات مختلفة في خشونتها [26] إذ ان يرقات التبغ ذات القرن *Manduca sexta* المرباة على غذاء صناعي كانت هلامية ويصعب عليها تسلق الأجزاء النباتية العمودية مقارنة باليرقات المرباة على الأنسجة النباتية وعليه فان السيطرة على نوعية الغذاء هو الجزء الأساسي في طرائق تربية الحشرات [8 و98].

الاستهلاك والاستخدام Consumption and ultilization

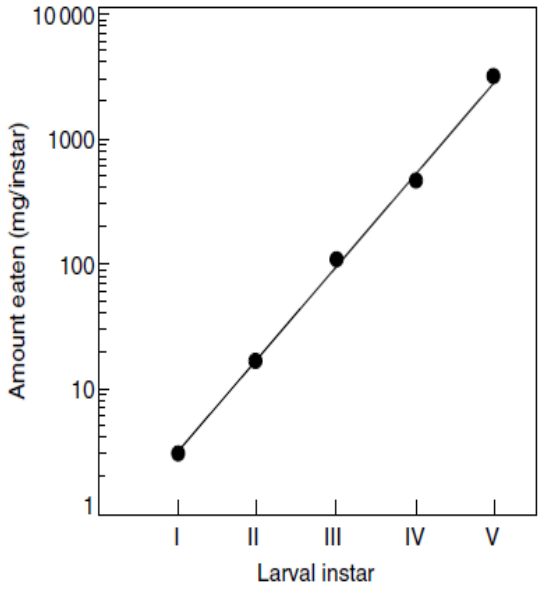
إن موضوع استهلاك الغذاء من قبل الحشرات العاشبة والاستفادة منه في أنشطتها الحيوية المختلفة سيتم مناقشته من خلال المحاور الآتية:-

اولاً) الكميات المتناولة من الغذاء (الاستهلاك) Food quantities eaten

إن الحشرات التي تنمو بسرعة تستهلك كميات كبيرة من الغذاء وان قناتها الهضمية ذات شكل يسمح لها بالتعامل مع حجم كبير من الغذاء وعندما تكون في مرحلة عدم التكاثر فان قناتها الهضمية تشغل معظم تجويف الجسم، وان مرور الغذاء خلال القناة الهضمية يكون سريعاً ويستغرق عدة ساعات في الحشرات المتغذية على الأوراق [167]. مثال ذلك في الجراد نوع *Schistocerea gregaria* يستغرق مرور الطعام في قناته الهضمية ساعة، وفي المنْ يستغرق انتقال الطعام او الغذاء ساعة واحدة وقد يستغرق وقتاً أطول بقليل في حالة السيكادا التي تتغذى على الأوعية الخشبية [53]. ان اليرقات الصغيرة قد تستهلك من الأنسجة النباتية أكثر من ستة إضعاف وزن جسمها في اليوم، فيما تأكل بالغات الجراد يومياً ما يعادل وزن جسمها. اما بق الرغوة او البصاق من عائلة Cercopidae التي تتغذى على عصارة النبات فإنها قد تمتص من 100 – 1000 مرة بقد وزن جسمها في اليوم من عصارة الخشب. إن النمو التدريجي

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

للحشرات ساعد على تحديد كمية الغذاء المتناول وكفاءة عملية الهضم خلال مرحلة النمو اليرقي [164]. إن عملية النمو يعقبها حدوث زيادة آسية في الوزن والتي غالباً ما تزيد عن الضعف في كل عمر يرقي وعليه فان محنى النمو المتصاعد يوازي الزيادة الآسية في تناول الطعام (الشكل 5-7) نتيجة لما سبق فان اليرقة التامة النمو يزيد وزنها عن وزنها عند الفقس بعدة الاف من المرات، وان وزن يرقة دودة الحرير كاملة النمو يزيد بعشرة الاف مرة عن وزن جسمها عند الفقس. [6]



الشكل (5-7): تناول الغذاء من قبل دودة الحرير *Bombyx mori* خلال أعمارها اليرقية المختلفة (عن Ananth , Roman وآخرون، 1994) (6).

ثانياً) الاستخدام Utilization

إن موضوع استفادة الحشرات من الغذاء الذي تتناوله او تستهلكه يمكن النظر اليه من الجوانب الاتية:-

1-) الاستخدام كعامل دافع لاستخدام العائل النباتي Utilization as a factor driving host plant use:-

إن السؤال الأساسي او الأولي الذي يمكن طرحه في دراسات العلاقة الحشرية – النباتية، هو باي كفاءة يمكن للحشرات العاشبة ان تستخدم او تستفيد من عوائلها النباتية غذائياً؟ ان الإجابة على هذا السؤال، يتطلب منا معرفة أي جزء من مجموع كمية الغذاء المتناول استخدم حقيقة في نمو وتكاثر

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الحشرة. ان الكفاءة العالية في استخدام الغذاء يمكن ان يستخدم دليل او مؤشر على النوعية العالية للنبات او أجزائه كغذاء.

إن الاختلاف في كفاءة استخدام العائل النباتي قد يرتبط بعملية شرح التخصص على العائل النباتي. وان مراجع كثيرة تراكمت في هذا المجال وأطلق عليه علم بيئة التغذية [163]. ان ما جمعه الباحث Waldbaur ونشره عام 1968 من بحوث ودراسات أصبح علامة مميزة في مجال تغذية الحشرات [176]. هذا الباحث قام بتلخيص هذه المصادر وقام باقتراح طرائق كمية قياسية تعتمد على مقاييس معينة. ومنذ عام 1968 ظهرت مراجع كثيرة جداً تم تلخيصها في عدة مراجع وكتب [161 و163و164] ان عدد المطبوعات في مجال علم بيئة التغذية الحشرية التي ظهرت خلال الفترة من 1991–2003 بلغت ثلاثة أضعاف بالمقارنة مع تلك التي نشرت خلال الفترة ما بين 1982–1991 [174]. إن الخلاصات العامة الناتجة عن الدراسات الغذائية الكمية تشير الى ان معظم العاشبات على الأشجار والأعشاب تختلف في كفاءة استخدامها.

2–) معايير الاستخدام والأداء والعلاقات فيما بينها Parameters of utilization and performance and their interrelation ships:–

الباحث Waldbauer [176] قام بتحديد ثلاثة معايير للاستخدام او الاستفادة من الغذاء وتسمى حالياً بأدلة التغذية Nutritional Indices وهي:–

أ–) **Approximate digestibility** وتسمى بالهضم التقريبي وتختصر بـ (AD) وتسمى احياناً كفاءة الامتصاص Approximate efficiency.

ب–) **Efficiency of conversion of ingested food**:– كفاءة تحويل الغذاء المتناول وتختصر بـ (ECI) وتعني كفاءة العائل في تحويل الغذاء المتناول الى مادة تدخل في بناء الجسم.

ت–) **Efficiency of conversion of digested food**:– وهي كفاءة تحويل الغذاء المهضوم الى مادة الجسم وتختصر بـ (ECD). كما يطلق على هذه العملية بكفاءة الايض Metabolic Efficiency.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

إن حساب المعايير الثلاثة السابقة يتم عن طريق تحديد وزن او كمية الطعام المتناول ووزن الحشرة ووزن البراز في بداية ونهاية التجربة تم استخدام معادلة الميزانية Budget Equation [130 و142] يمكن حساب ما يأتي:-

C= G+R+FU

حيث ان:-

C = كمية الغذاء المستهلك

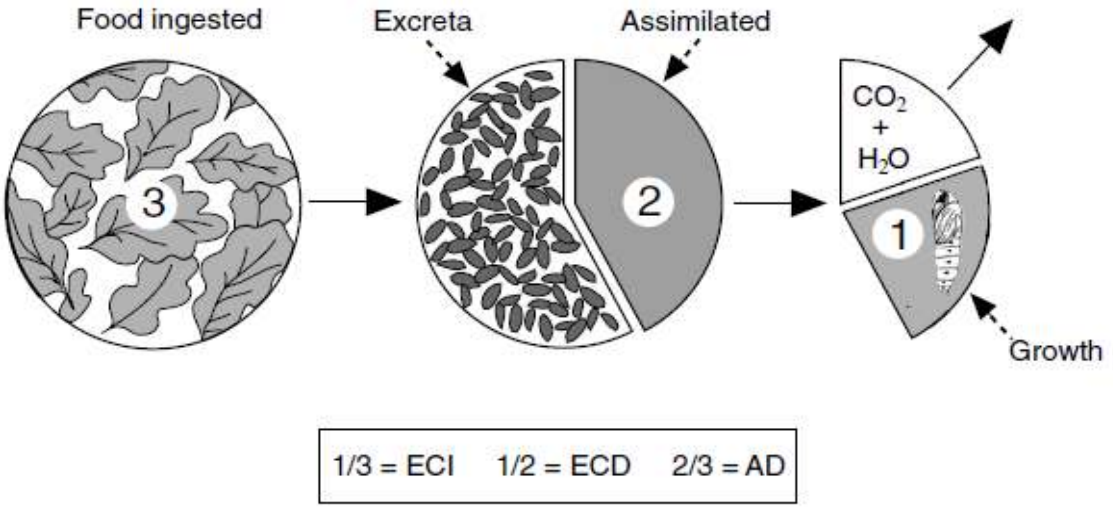
G = الكتلة الحيوية الحشرة (الناتجة عن نمو الخلايا الجسمية والتكاثر والإفرازات العديدة)

R = التنفس (كمية الـ Co2 الناتجة من عملية التنفس)

FU= البراز (اليوريا والفضلات ونواتج الايض الأخرى) (134).

إن مكونات معادلة الميزانية تحسب عادة على أساس الوزن الجاف، وذلك لان الماء يمكن ان يتبخر او يهرب من الغذاء والبراز ومن جسم الحشرة ايضاً وان حساب كمية الفقد من الماء تعد عملية صعبة [74 و155 و173]. إن أحد مصادر الخطأ في هذه العملية هو عدم القدرة على التحديد الدقيق لمحتوى الغذاء من المادة الجافة سواء كان الغذاء مادة نباتية او غذاء صناعي [10 و141 و172]، ففي حالة الأنسجة النباتية نلاحظ ان معدل التنفس في هذه الأنسجة يختلف تبعاً لنوع النبات ونوع النسيج خلال فترة التجربة وان فقدان التنفس في النبات يجب أن يأخذ بالحسبان لكي يتم حساب الأدلة التغذوية Nutritional Indices بشكل صحيح. إن الأخطاء في حساب هذه الأدلة قد تكون خطيرة احياناً خاصة عند تقديم كمية أكبر من الطعام [168 و172 و174]. إن طرائق حساب قيم الأدلة الغذائية الثلاثة AD و ECI و ECD موضحة في الشكل (5-8) طرائق بديلة استخدمت في الحسابات الكمية للاستفادة من الغذاء فيها استخدام العناصر المشعة وطريقة إنتاج Co2 من قبل الحشرات تحت ظروف الرعي او التغذية الطبيعية [91]. أما بالنسبة لقياس تأثير التغذية او الغذاء في الأداء الحياتي للحشرة Performance وهو مدى قدرة الحشرات العاشبة على تحقيق أقصى نمو وتكاثر.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل (5-8): تجزئة الغذاء المتناول (3) بين أجزاء الفم تم تمثيلها (2) والبراز المجزأ بين النمو (1) والتنفس.

ان المعيار المعتمد في التعبير عن الاداء هو نسبة النمو النسبي Relative Growth Rate (RGR). وهو عبارة عن كمية النمو المتحصل عليه على أساس ملغم وزن جاف / ملغم وزن جاف من وزن الجسم / وحدة الزمن. ان نسبة النمو النسبي هي ناتج لنسبة الاستهلاك النسبي Relative Growth Rate (RGR) ويعبر عنها ملغم / ملغم / يوم وهي ايضاً ناتج

RGR= RCR X AD X ECD= RCR X ECI

إن المعادلة السابقة توضح انه عند مصدر غذائي معين فانه يمكن الحصول على نسبة نمو نسبي (RGR) اما عن طريق زيادة نسبة الغذاء المتناول او عن طريق زيادة الاستفادة من الغذاء (Utilization) [81 و147 و164].

إن نسبة النمو في الحشرات العاشبة تتحدد بالغذاء أكثر منها بالطاقة [143 و166 و175 و183] وعليه فان محدودية الغذاء وخاصة نقص النتروجين والماء يخفض نسبة النمو ويزيد من كلفة إدامة النمو وينتج عنه انخفاض في كفاءة التمثيل الغذائي كما ان تناول كمية محدودة من الغذاء يمكن زيادته عن طريق الاستجابة للتغذية التعويضية [156].

3-) استخدام الغذاء النباتي من مختلف المجاميع المتغذيةUtilization of plant food by different feeding guilds:- عند النظر الى قيم الأداء والاستخدام او الاستفادة من الغذاء يلاحظ وجود اختلاف كبير في تلك القيم تبعاً للمجموعة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الحشرية العاشبة مثال ذلك عند المقارنة بين الحشرات ذات أجزاء الفم القارضة – الماضغة التي تتغذى على الأشجار والشجيرات والأعشاب وتلك ذات اجزاء الفم الثاقبة – الماصة (الجدول 5–2).

الجدول (5-2): معدل قيم الأداء وأدلة الاستخدام الغذائي من قبل الحشرات ذات اجزاء الفم القارضة والثاقبة الماصة (عن Slansky و Seriber، 1985) (164).

Mandibulates (Lepidoptera)	AD (%)	ECD (%)	RCR (mg per mg per day)	RGR mg per mg per) (day	N
Herbs	53	41	2.0 (0.27–6.0)	0.37 (0.03–1.5)	26
Grasses	43	45	2.0 (0.07–4.8)	0.29 (0.06–0.62)	6
Trees	39	37	1.5 (0.31–5.0)	0.17 (0.03–0.51)	82
Haustellates (Homoptera) Herbs	60	65	1.0 (0.90–1.6)	0.39 (0.11–0.67)	3

إن قيمة نسبة النمو النسبي (RGR) تكون منخفضة في الأنواع الحشرية التي تتغذى على الأشجار وذلك لانخفاض قيمة الـ (RCR) نسبة الاستهلاك النسبي وانخفاض قيمة الهضم التقريبي Approximate digestibility (AD). اما في الحشرات ذات أجزاء الفم الثاقبة الماصة او اللاعقة فإنها تحصل على أعلى نسبة نمو نسبي (RGR) عندما تكون قيمة نسبة الاستهلاك النسبي (RCR) ضعف اقل قيمة نسبة الاستهلاك النسبي للحشرات القارضة، وقد يرجع ذلك الى القيم العالية ككل من الـ (AD) والـ (ECD). إن الاختلاف في قيم الأدلة او المعايير الغذائية يمكن ان يعزى بدرجة كبيرة الى الاختلاف في نوعية الغذاء الذي تناوله تلك المجاميع الحشرية وعليه فإن الحشرات الماصة تنمو بشكل أسرع مقارنة بالحشرات القارضة.

4–) التغيرات في استخدام الغذاء خلال عملية النمو Changes in food utilization during development:– إن قيم الأداء الهضمي تتغير خلال عملية النمو وان قيم الهضم التقريبي تميل الى الانخفاض من العمر اليرقي الأول الى

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

العمر اليرقي الأخير [6 و164] وربما يرجع ذلك الى زيادة نسبة التغذية وزيادة حجم القناة الهضمية مع نمو اليرقة. وان فترات احتجاز الطعام القصيرة في القناة الهضمية وامتصاص الغذاء عبر جدار القناة الهضمية اقل كفاءة وهي مسالة مهمة في تحديد قدرة الحشرة على استخدام نبات معين او جزء منه في عملية النمو والتكاثر، كما قد تفسر ايضاً لماذا تكون اليرقات الصغيرة متغذيات صعبة الإرضاء مقارنة باليرقات الأكبر مثال ذلك وجد ان يرقات العمر الأول لحشرة *Helicovepa virescence* أظهرت انخفاض في الوزن المتحصل عليه وذلك بسب وجود التانينات في غذائها بتركيز اقل بعشر مرات من ذلك التركيز المطلوب لخفض نمو يرقات العمر الخامس [121]. إن حقيقة ان كفاءة استخدام الطعام تكون أعلى في الأعمار اليرقية مقارنة بالأعمار اليرقية الأكبر مع انخفاض مستوى انزيمات إزالة السمية في الأعمار اليرقية الصغيرة ايضاً مقارنة بالأعمار الكبيرة [2 و31] هذه الحقائق تشكل عامل مهم عند البحث عن مدى ملائمة النبات لنوع معين من الحشرات. وذلك لان التباين في القيمة الغذائية للنبات كذلك التباين في مكونات مركبات الايض الثانوية الموجودة في الغذاء لها تأثير كبير جداً على الأعمار اليرقية الصغيرة [164].

5-) كلفة النمو والعوامل المحددة لكفاءة الايض The Cost of growth factors determining metabolic efficiency:- هناك سؤال فسيولوجي مهم في هذا المجال حول الاستخدام او استفادة الحشرات العاشبة من النبات العائل هو من أين يأتي الاختلاف في كفاءة استخدام الغذاء او العائل النباتي؟ إن فرضية الكفاءة الفسلجية تقول ان زيادة كلف عمليات إنتاج الطاقة هي السبب المباشر لخفض نسب النمو (وهنا يجب التمييز بين تكاليف إنتاج الطاقة وتكاليف الإدامة) وان هناك ما يشبه التبادل التجاري بين إنتاج الطاقة لمدى من العمليات الايضية من جهة وعملية البناء Anabolism وهي عملية أساسية تؤدي الى حدوث النمو من جهة أخرى، هذه الفكرة وضعت في المقدمة وبشكل متكرر، الا انها تحتاج الى الإثباتات التجريبية [133 و158 و164]. إن عملية حث النظام الـ (PSMOS) الانزيمي وهو الـ (Polysubstrate Mono-Oxygenases Enzyme System) استجابة للكيميائيات الحليلة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الموجودة في الغذاء يعد واحد من العمليات المهمة المفتوحة والتي تحتاج الى الطاقة في عمليات الايض ضمن فرضية الكفاءة الفسلجية او عملية الجهد الايضي Metabolic load. وفي تجربة حساب كلفة عملية الحث السابقة وحساب كمية بروتين أنزيم (PSMO)، وذلك بالرغم من ان تأثير عملية إزالة السمية كانت صغيرة جداً لكي يمكن قياس كلفتها [122]. إن المعلومات المتوفرة عن قياس عمليات الايض المباشرة على المدى الطويل والمباشر لازال قليل [171 و174]، هذه القياسات تتم في الغالب عن طريق استخدام قياس التنفس Respirometry [171 و172] ان قياس التنفس يجب ان يرتبط بحساب نمو او زيادة المادة الجافة في الحشرة ففي تجربة استخدم الجراد المهاجر *Locusta migratoria* ووجد ان نسب النمو كانت اقل من تلك المتحققة في يرقات فراشة اللهانة *Pieris brassicae* (الجدول 5-3) وهي تستثمر المزيد من الطاقة لكل وحدة نمو. ان قيم كلفة النمو للنوعين تم تعريفها على انها النسبة بين فقدان الحرارة الى البيئة المحيطة ونسبة النمو (النسبة G/H) الجدول (5-3).

الجدول (5-3): تكاليف النمو للجراد المهاجر ويرقة فراشة اللهانة (عن Van Loon، 1991 و1993) (172 و173).

Species	Diet	Duration (h)	G (mg)	RGR (mg per mg per day)	H (J)	H/G (J/mg)
Pieris brassicae	Cabbage leaves	90	88	0.640	1027	11.7
Locusta migratoria	Wheat	240	258	0.124	4536	17.6

ان التباين بين نوعي الحشرة في قيم كلفة النمو يرجع الى الاختلاف في مجموع النمو وفي نسبة النمو وحجم الجسم وطريقة الحياة. نفس النتيجة تم الحصول عليها عند تغذية قافز الحشائش *Melanoplus sanguinipes* ويرقة حشرة *Pseudelatia unipunctata* على نباتات الحنطة، تحت ظروف المثالية. ان نتائج هذه التجربة أظهرت ايضاً ان كمية الأوكسجين المستهلكة واللازمة لمضاعفة كتلة جسم قافز

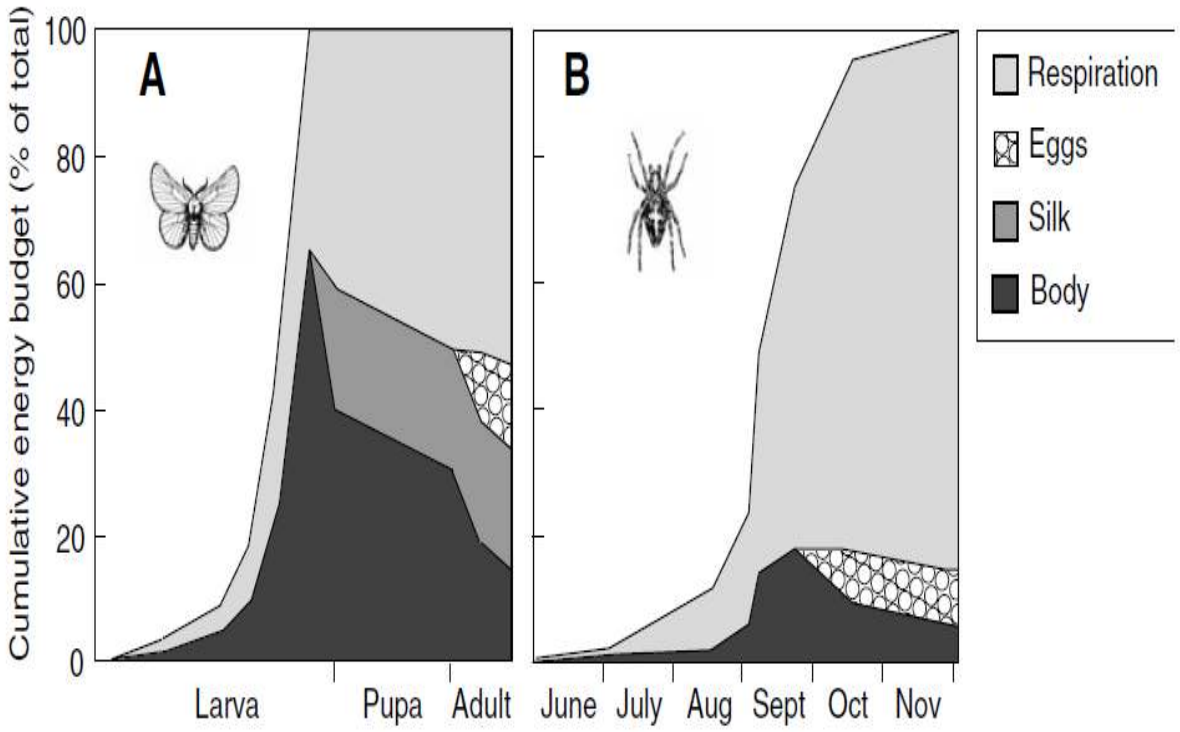
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الحشائش [26] كانت أكثر بمرتين. ان الجزء المهم في التكاليف العالية للطاقة والناتجة عن زيادة فترة النمو وان جزء من هذه الطاقة ذهبت لإدامة نشاط قافز الحشائش خاصة في مجال بناء الكيوتكل والذي تبلغ كتلته عشرة أضعاف ذلك الموجود في اليرقات التي بنفس حجم قافز الحشائش.

ان التباين الكبير في قيم الـ (ECD) كفاءة تحويل الغذاء المهضوم من ناحية الاعتبارات الفسلجية في الحشرات العاشبة تأتي من الاعتماد على قياسات الوزن النوعي الـ Gravimetric خاصة في الحالات التي لا تتأثر فيها نسب النمو [174] هذه القياسات تكون غير منفصلة في هذه الحالة [128]. إن معظم الدراسات تكون بعلم بيئة تغذية الحشرات على النبات تمت على الطور اليرقي والتي تمثل الطور المستقر او المرتبط بغذائه وتستهلك طاقة قليلة في حركتها، وان نسبة الايض فيها تبدأ بالزيادة مؤقتاً خلال التغذية (عامل الزيادة 1.5–5) [3 و102 و110] فيما يبلغ هذا العامل 3–4 لحوريات الجراد [70]. إن زيادة نسبة الفقس في اليرقات يعزى الى نشاط العضلات المرتبطة بعملية التغذية او قد تعزى الى زيادة النشاط الهضمي الذي يعقب عملية تناول الطعام [3 و110]. اما بالنسبة للحشرات اللاحمة من مفترسات وطفيليات فأنها تكون في وضع فزع غذائياً أكثر مما عهدناه في الحشرات العاشبة وذلك لان تركيبة غذاء اللاحمات يكون قريباً جداً من متطلبات نموها، وكنتيجة لما سبق فان قيمة الهضم التقريبي للأنسجة الحيوانية تكون أعلى من قيمة الهضم التقريبي للغذاء النباتي، بينما الحشرات التي تتغذى على المجموع الخضري تتراوح قيم الهضم التقريبي فيها (AD) ما بين 40 – 50% فيما تبلغ القيمة 80% في الحشرات اللاحمة [164]. إن الحشرات نباتية التغذية قد تنمو بشكل أسرع عندما يكون الغذاء متاحاً لها باستمرار وكنتيجة لذلك فان قيم نسبة النمو النسبي (RGR) قد تكون عالية ولكنها متباينة بعض الشيء وكما موضح في الجدول (5–1). ان قيم الـ(RGR) في الحشرات العاشبة قد تتراوح ما بين 0.1–0.3. ان النمو السريع غالباً ما يرافقه استهلاك قليل من الطاقة من اجل الحصول على الطعام وهذا يعني ان الحشرات العاشبة تمرر كمية

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

من الغذاء في جهازها الهضمي هي ضعف كمية الغذاء الذي تم تمثيله لإنتاج أنسجة الجسم مقارنة بالأنواع المفترسة (الشكل 5-9).



الشكل (5-9): ميزانيات الطاقة المتراكمة (A) لدودة الحرير وهي حشرة عاشبة (B) عنكبوت مفترس *Oligolephus tridens* (عن Hiratsuska، 1920 وKlekowski و Duncan، 1975) (54 و97).

رابعاً) الغذاء غير المثالي وسلوك التغذية التعويضية Suboptmal food and compensatory feeding behavior:- إن سلوك التغذية التعويضية نتيجة تناول أغذية لا تفي باحتياجات الحشرات العاشبة يمكن شرحة من خلال ما يأتي:-

1-) مدى وآليات التغذية التعويضية Extent and mechanism of compensatory feeding:- سبق وان اشرنا الى ان الحشرات العاشبة قد تجابه مشكلة عدم كفاية الغذاء المجهز لتلبية جميع احتياجاتها الغذائية، فضلاً عن ان التركيب الكيميائي للنبات قد تختلف بشكل كبير مع الوقت والمكان، ان التغلب على الصعوبات السابقة فان الحشرات العاشبة تسعى الى تعويض حاجتها للغذاء من خلال زيادة كمية الغذاء الذي تناوله او تغيير نوعية الغذاء وذلك لزيادة نسبة النمو، ولعل من اهم الآليات التي تعتمدها الحشرات في [92] هذا:-

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

أ-) ترك النباتات الفقيرة التي لا تسد حاجياتها الغذائية والبدء بالبحث عن النباتات البديلة الافضل [156]، هذه الظاهرة يمكن دراستها تجريبياً باستخدام تقنية الاختيار الحر للغذاء [156، 177].

ب-) قيام الحشرات العاشبة بزيادة كمية الغذاء، المتبادل من نفس النبات، كما سبقت الإشارة الى ذلك، هذا السلوك التعويضي يعمل على خفض نسبة النمو وزيادة نسبة الإدامة اللازمة لهذه العملية. إذ ان زيادة تكاليف نسبة التغذية العالية تكون صغيرة [110]. إن التغذية التعويضية من خلال تثبيت نسبة التغذية للوصول الى أعلى نسبة نمو وجدت في عدد من الحالات ومن المحتمل ان تكون حالة عامة بين الحشرات العاشبة [156]، وعندما تكون نوعية الطعام غير مثالية وان محتواه من البروتين هو العامل الغذائي المحدد للنمو، فإن نسبة استهلاك هذا الغذاء ستزداد بنسبة 2.5-3 أضعاف [164 و165]. مثال ذلك وجد انه عند تربية يرقات فراشة المهراجا *Danaus plexippus* على نبات دغل الحليب الخاضع لنظام تسميد نتروجين منخفض حيث احتوت أوراقه على 2.5% نتروجين على اساس الوزن الجاف هذه اليرقات استهلكت من الأوراق في وحدة الزمن ضعف الكمية التي استهلكتها يرقات نفس الفراشة على دغل الحليب لمستوى عالي من التسميد النتروجيني حيث وصل تركيز النتروجين في اوراق النبات الى 6.4% [104].

ت-) تعظيم كفاءة استخدام الغذاء/ إن هذا السلوك التعويضي قد يكون نظرياً على الاقل، ويتم ذلك من خلال تثبيت نسبة الاستهلاك Consumption rate [172]. ففي دراسة تم حقن خليط من ثمانية أنواع من الأحماض الامينية في تجويف الجراد الصحراوي حيث أدت هذه العملية الى تأجيل تناول الجراد لوجبته التالية وهذا يعني حصول ما يعرف بالتغذية الرجعية Feedback الداخلية خلال دقائق [1].

2-) محددات التغذية التعويضية Constriction on compensatory feeding:- بالرغم من ان العديد من الدراسات المختبرية أظهرت ان التغذية التعويضية يمكن أن تخفف من تأثيرات التغذية الناقصة. إلا أن هذا لا يمنع وجود بعض المحددات الفسلجية والبيئية وهي كما يأتي:-

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

أ-) وجود مقايضة بين نسبة الاستهلاك وكفاءة الاستخدام وان زيادة نسبة الاستهلاك يؤدي الى خفض زمني للاحتفاظ بالطعام في القناة الهضمية وهذا يؤدي الى خفض كفاءة عملية الامتصاص [156].

ب-) ان تنظيم عملية اخذ البروتينات والكاربوهيدرات في الجراد تتم بشكل منفصل [153] وعليه فان زيادة نسبة الاستهلاك لتعويض النقص في الغذاء قد يؤدي الى حدوث زيادة في استهلاك مكون معين على حساب مكون اخر [191].

ت-) ان زيادة الاستهلاك قد تسبب في حدوث حالات تسمم للحشرة وذلك نتيجة زيادة تناول الكيميائيات الحليلة وذلك لان نظام إزالة السمية قد لا يتمكن من مواكبة كمية المواد السامة التي تناولتها الحشرة [165]، الا أن الحشرات العاشبة قد تمنع حدوث التسمم إذ كانت تمتلك مستقبلات كيميائية محيطة تتحسس الكيميائيات الحليلة (انظر الفصل السابع) او عن طريق تجنب المصادر الغذائية التي تحتوي مواد سامة (انظر الفصل الثامن).

أما من ناحية المقايضة البيئية فإن من المفروض ان الحشرات العاشبة التي تحصل على احتياجاتها الغذائية خلال فترة قصيرة فإنها تكون اقل عرضة لأعدائها الطبيعية [162، 170] وقد أظهرت الدراسات ان مجازفة اليرقات في التعرض للافتراس تزيد بـ 100 مرة خلال التغذية مقارنة باليرقات غير المتغذية [27]. أدلة أخرى غير مباشرة أظهرت أن انخفاض محتوى اللهانة من النتروجين أدى بيرقات فراشة اللهانة البيضاء *Piers rapae* الى زيادة فترة التغذية التعويضية لتعويض النقص في النتروجين وهذا ادى الى زيادة زمن تعرضها للأعداء الطبيعية [163].

رابعاً) الكيميائيات الحليلة واستخدام الغذاء Allelachemicales and food utilization:- للكيميائيات الحليلة تأثيرات سلبية في الجوانب الفسلجية لتغذية الحشرات العاشبة وعي كما يأتي:-

1-) خفض الكمية المتناولة من الطعام من خلال تأثيرها المثبط لسلوك التغذية (الفصل السابع).

2-) تعمل على خفض كفاءة استخدام الطعام بعد تناوله.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

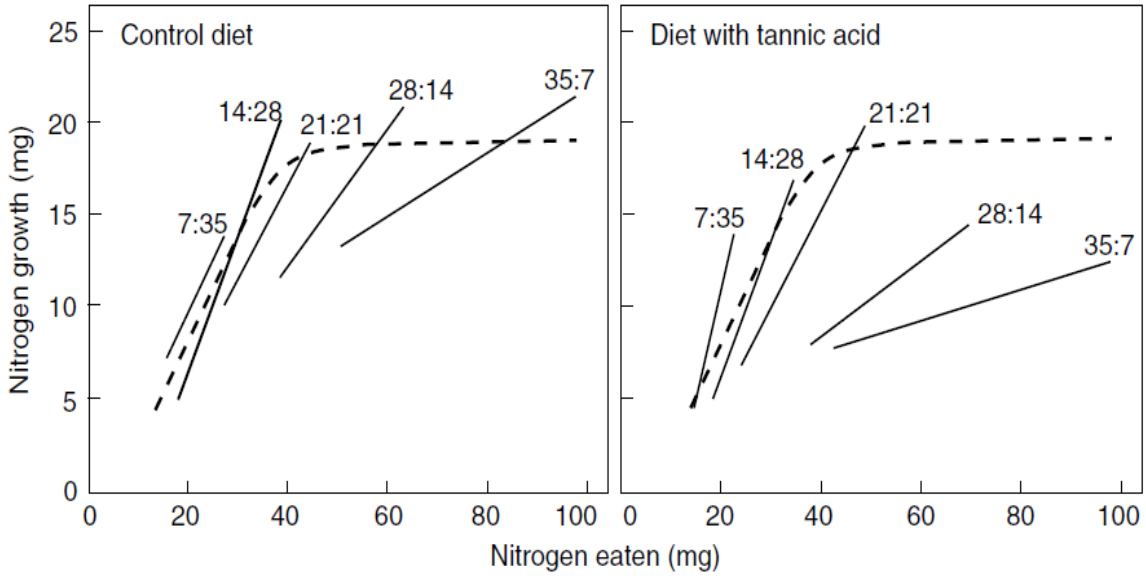
3-) قد تؤدي الى تسمم الحشرة عن طريق تداخلها مع عمليات الايض الحيوية.

إن الكيميائيات الحليلة يمكن ان تعمل من خلال خليط الآليات الثلاثة المشار اليها سابقاً. ان طرائق تأثير الكيميائيات الحليلة بعد تناول الطعام يصعب الفصل بينها [33 و74 و160] لذلك فإننا سنشرح هنا بعض تأثيرات الكيميائيات الحليلة في استخدام الغذاء او الاستفادة منه، وذلك لان هذه الكيميائيات تشكل أحد العوامل الرئيسة في مقاومة النبات للحشرات العاشبة من خلال خفض او ابطاء عملية النمو وتطور الحشرات العاشبة. إن الكيميائيات الحليلة غالباً ما تتداخل مع القيمة الغذائية للنبات في الحشرات غير المتكيفة والتي لا تستطيع النمو على ذلك النوع النباتي وإضافة لذلك فان الكيميائيات الحليلة تؤثر في عملية استخدام الغذاء والاستفادة منه حتى ولو بدرجة بسيطة، وفي الأنواع الحشرية التي تبنت او تكيفت لنبات معين على انه عائلها الطبيعي فإن هذا قد يفسر لماذا نجد بعض الحشرات تكون أفضل اداء على الغذاء الصناعي مقارنة بأدائها على عوائلها النباتية الطبيعية.

إن إضافة الكيميائيات الحليلة الى الاغذية الصناعية لدراسة تأثيرها في معايير الاستفادة من الغذاء Nutrition indices فان تأثيرها قد يكون سلبياً او ايجابياً وقد تم فعلاً في إحدى التجارب تحديد التأثير الكمي لهذه الكيميائيات المضافة في حشرة متعددة العوائل الغذائية وذلك من خلال إضافة خمسة مواد نباتية ثانوية الى غذاء الحشرة الصناعي ووجد ان جميعها أدت الى خفض النمو حتى في حالة عدم خفض كمية الطعام المتناول. إن المركبات المختلفة لها تأثيرات مختلفة على المقاييس المختلفة لاستخدام الغذاء. وهذا يعني ان هذه المواد تتداخل مع عمليات هضم وامتصاص الغذاء [18، 141] انظر الشكل (5-10) كما وجد ان تغذية الجراد المهاجر على غذاء البروتين: الكاربوهيدرات (C:P) فعندما تكون هذه النسبة منخفضة تنخفض نسبة تناول الطعام. اما عندما تكون نسبة البروتين: كاربوهيدرات مرتفعة (زيادة بروتين) تنخفض كفاءة استخدام النتروجين (الشكل 5-11) [155]. ان النباتات المعدلة وراثياً والتي تفتقر الى بعض الكيميائيات الحليلة قد تصبح في المستقبل القريب أداة جيدة في تحديد تأثير هذه المركبات عن طريق تحليل تأثيراتها بعد ابتلاع او تناول

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الغذاء في الحشرات المتكيفة على عائل نباتي معين. إن طرائق الكيمياء الحياتية قد تزودنا برؤية أكثر عمقاً حول طريقة تأثير مركب معين من مركبات النبات الثانوية. ان مركب الجوسيبول Gossypol الموجود في القطن وهو من مجموعة التربين ونصف التربين Sesquiterpenoid يعمل على تثبيط تغذية ونمو العديد من الحشرات، مثال ذلك يرقات حشرة *Spodoptera littorals* تنمو بشكل سريع على أوراق القطن ذات المستوى المنخفض من الجوسيبول مقارنة بنمو يرقات على أوراق سلالات القطن ذات المحتوى العالي من الجوسيبول، ولإثبات ان الجوسيبول هو سبب تثبيط نمو اليرقات تم تربية اليرقات على بيئات صناعية أضيف لها تراكيز مختلفة من الجوسيبول وقد وجد حدوث انخفاض في نمو اليرقات مع زيادة تركيز الجوسيبول وذلك بسبب انخفاض نشاط انزيمي الـ Protease والـ Amylase في القناة الهضمية خلال اليوم الأول من التغذية (الجدول 5-4). ان ألفة الجوسيبول للبروتين الموجود في القناة الهضمية هي مسألة قد تم تأكيدها وان الجوسيبول يعمل على تثبيط هضم البروتين (115).



الشكل (5-10): العلاقات بين النتروجين المتحول الى نمو والنتروجين المتناول من قبل حوريات العمر الخامس للجراد المهاجر من الغذاء الصناعي ذو نسب مختلفة من البروتين: الكاربوهيدرات ان الخط المتقطع يمثل العلاقة المتوقعة بين النتروجين المتناول ونتروجين النمو (عن Simpson و Raubenheimer، 1996) (154).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

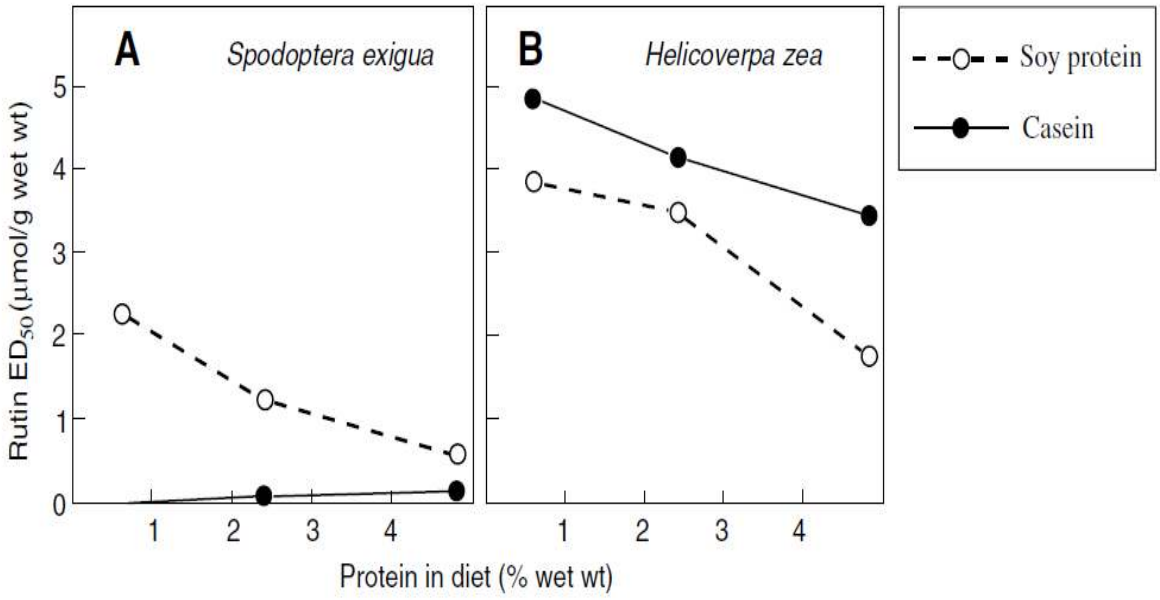
الجدول (5-4): نشاط انزيم 90-100 ملغم ليرقات الـ *Spodoptera littoralis* عند تغذيتها ليومين على غذاء صناعي يحوي تراكيز مختلفة من الجوسيبول (عن Mesiner واخرون، 1978).

Gossypol acetate concentration (%)	Average larval weight after (days) mg 2	Protease activity relative to control (%)
0 (control)	546	100
0.25	491	89
0.50	392	55

مكون اخر للنظام الدفاعي متعدد الآليات وجد في العديد من الأنواع النباتية وهو استحثاث ما يعرف بالمركبات الضارة بمثبطات الانزيم المحلل للبروتين، هذه المركبات تشكل او تكون معقد ثابت مع الأنزيمات الهاضمة والمحللة للبروتينات في القناة الهضمية للحشرات حيث يعمل هذا المعقد على خفض كميات الأحماض الامينية المتحررة عن البروتينات المتناولة من قبل الحشرة. إن الحشرات قد تعمل على عكس التأثيرات السلبية لمثبطات انزيم الـ Protease وذلك عن طريق تغيير تركيب انزيمات الـ Protease في القناة الوسطى وذلك عن طريق استحثاث انزيمات تكون غير حساسة للمثبطات المدخلة مثل الجوسيبول الا ان لهذه الانزيمات نفس طريقة تأثير الانزيمات الموجودة في حالة غياب المركبات المثبطة لأنزيم الـ Protease، كما هو الحال مع يرقات الـ *Helicoverpa armigera* التي أظهرت وجود العديد من جينات انزيم الـ Protease المسؤولة عن إنتاج أنزيمات ذات خواص مختلفة في هضم البروتين هذه الجينات قد تم تنظيمها استجابة لمثبطات انزيم الـ Protease في بعض العوائل الغذائية وبذلك تفقد تأثيراتها المحددة لاستخدام الغذاء. [34]

إن التداخلات بين مركبات النبات الثانوية والمغذيات تم ملاحظتها في العديد من الاختبارات حيث وجد ان هناك اختلاف في محتوى المواد المغذية واختلاطها مع كميات مختلفة من المركبات الحليلة او مركبات النبات الثانوية (الشكل 5-11). ففي دراسة للتأثير الضار لمادة الـ Rutin. وهو مركب فلافونيدي Flavonoid واسع الانتشار وجد ان تأثير هذا المركب يختلف تبعاً لكمية ونوعية البروتين الموجود في الغذاء.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل (5-11): تأثير أنظمة غذائية مختلفة البروتين في قدرة الـ Rutin لخفض نمو نوعين من الـ Noctuids ان تثبيط النمو عن الأنظمة الغذائية المختلفة معبر عنه بمجموعة الـ Rutin المطلوبة لخفض النمو بنسبة 50% (ED_{50}) (عن Duffey و آخرون، 1986) (59) حيث يلاحظ من الشكل (5-11) ان نمو يرقات الـ *Heliothis zea* المرباة على غذاء يحوي بروتين الكازين Casein انخفض بشكل واضح عند التركيز المنخفض من الـ Rutin مقارنة بتلك المرباة على غذاء يحوي بروتين فول الصويا.

الباحث Feenys في بحثة الكلاسيكي حول اختلاف نمو يرقات عثة الشتاء على أوراق البلوط الحديثة النمو والناضجة (الشكل 10–4) حيث أثارت نتائج الدراسة نقاش طويل حول دور التانينات في خفض عمليات هضم الغذاء وقد اقترح Feeny [62] ان التانينات تكون معقد اما مع بروتينات الأوراق او مع الانزيمات الهاضمة في القناة الهضمية وبذلك تعمل على خفض كفاءة عملية الهضم والذي يؤدي بالنهاية الى توقف النمو [62] وذلك بالرغم من ألفة التانينات للبروتينات التي قد تكون مسؤولة لحد ما عن تأثيرات التانين المحددة للنمو، إضافة لما سبق فان هناك آليات بديلة بدأت تظهر للعيان مثل تثبيط عملية التغذية وظهور بقع في القناة الوسطى فضلاً عن ظهور حالات من السمية [14 و30 و63] ان الأساس الكيموحيوي لتأثيرات التانين المضادة للتغذية تبدو معقدة ولم يتم فهمها لحد الان. إن الحشرات المتكيفة للتغذية على الأغذية الغنية بالتانين لا تتأثر بالتانين بل قد تستفيد منه، ان وجود التانينات في غذاء هذه الحشرات ينبه عملية ابتلاع الطعام. (الشكل 2–4). ففي احدى الدراسات وجد ان

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

إضافة حامض التانيك الى غذاء جراد الأشجار *Anacridium melanorhodon* ادى الى زيادة هضم المادة الجافة (AD) وزيادة نسبة النمو بنسبة 15% [30]. إن الحشرات المتكيفة للتانين تظهر او تمتلك العديد من الاليات التي تمكنها من تجنب التأثيرات المضادة للتانينات ومن هذه الآليات:-

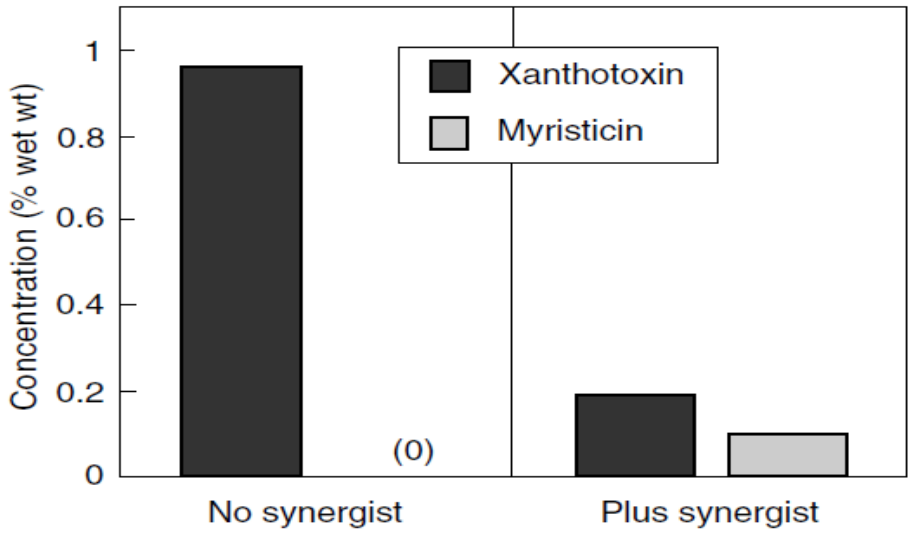
- قاعدية pH القناة الهضمية [30 و62]
- امتصاص التانينات عبر الغشاء حول الغذائي

وجود آليات البلمرة او تركيز الفينولات في غذائها [80 و98]

في الفصل الرابع تم الإشارة الى ان التانينات لا تحوي على مركب واحد يختص بمقاومة النبات للحشرة ولكنه في الحقيقة ينتج مجموعة من المركبات الكيميائية التي تلعب دوراً في مقاومة النبات للعاشبات. هذه المركبات النباتية تتداخل بطرائق مختلفة منها تتأزر في أجسام الحشرات مع مبيدات الحشرات المصنعة [10]، لذلك فان الحشرات تستطيع ان تظهر مقاومة لمجاميع معينة من المركبات الكيميائية. وهنالك اليوم أدلة كثيرة على ان بإمكان الحشرات إظهار مقاومة لمجموعتين او أكثر من المركبات الكيميائية المختلفة في طريقة تأثيرها السام وذلك بالرغم من صعوبتها. وإن تكيف الحشرة لمستويات عالية من التوكسينات في عائل نبات يوجد غالباً ما يرتبط بحدوث انخفاض في تحمل الحشرة لمركبات أخرى في العائل النباتي [69] وعليه فان سمية مجموعة معينة من المركبات او تأثيراتها الضارة الأخرى للحشرات العاشبة. قد تتأثر بشكل كبير بوجود او غياب مركبات أخرى [120]. مثال ذلك مادة المرستيسين Myristicin وهي عبارة عن Lignan معها مجموعة عاملة من مثبطات إنزيمات إزالة سمية الـ Pivotal (Cytochrome p450) والموجودة عادة مع مركب الـ Furanocomarins السام ضوئياً في نباتات العائلة الخيمية Umbellifrous. ان مادة الـ Myristicin هي مادة مؤازة لسمية مادة الـ Xanthocoumarin ليرقات *Helicoverpa zea* المتعددة العوائل الغذائية حيث عملت على زيادة سميتها بخمسة أضعاف، ولذلك فان إنتاج 1 ملغم من المرستيسين Myriticin يمكن ان يوفر على النبات إنتاج 77 ملغم من مادة الـ Furanocomarin (الشكل 5-12). ان ما سبق

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

قد يمثل ادخاراً في تكاليف عملية الإنتاج (طاقة) ان التداخلات التازرية Synergistic interaction بين الكيميائيات الحليلة تشكل عنصراً مهما في الحماية الكيميائية للنبات (60 و123).



الشكل (5-12): تركيز الـ Xanthotoxin(Furanocomarin) الموجودة في نباتات العائلة الخيمية) والذي عند إضافته الى الأغذية الصناعية مع الـ Myristicin او بمفرده يردي الى موت 50% من يرقات العمر الأول الـ *H.zea* (عن Berenbaum و Neal، 1985) (24).

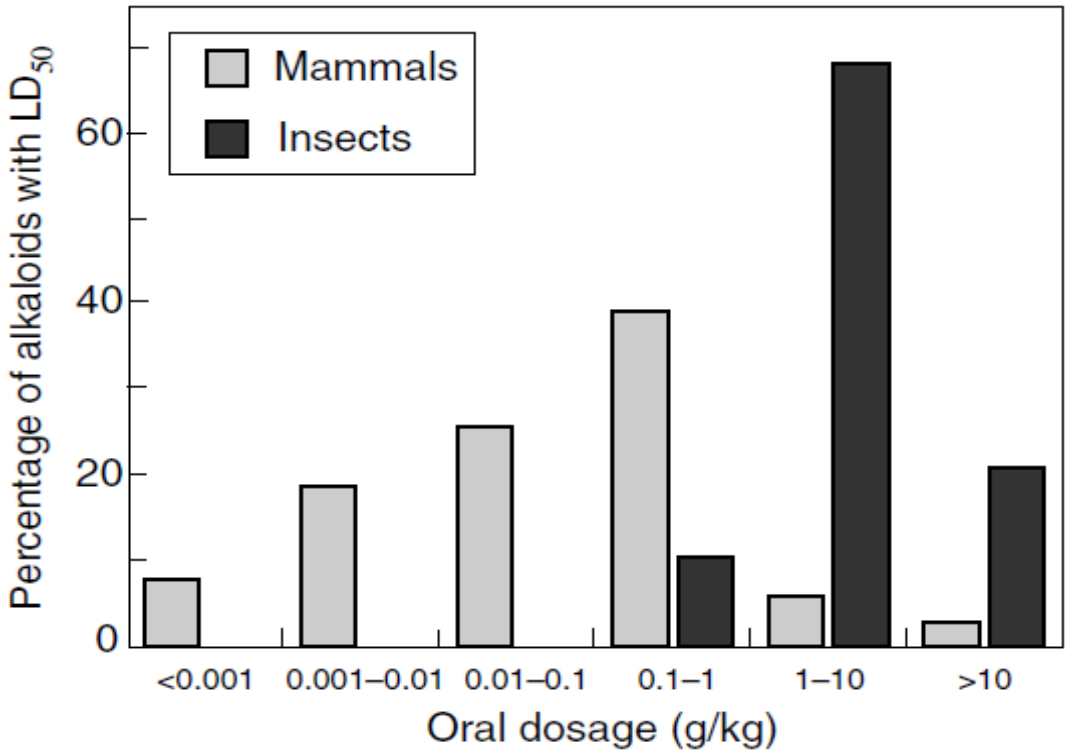
خامساً) إزالة سمية كيميائيات النبات الحليلة Detoxification of plant allelochemicals:- تجابه العاشبات عند تغذيتها على عوائلها الغذائية بكميات كبيرة نسبياً من الكيميائيات المؤذية وبذلك تعرض نفسها لمخاطر التسمم بتلك المركبات مع كل وجبة غذائية تتناولها، وقد أشار Brattsten (35) الى ان هذه المركبات السامة يمكن تحملها وذلك لان لأنواع العاشبات اليات فسلجية مختلفة تمكنها من تجنب تأثيراتها السامة او المؤذية اما عن طريق الافراع او الطرح السريع لتلك المركبات خارج الجسم او عن طريق تحليلها انزيمياً او محاولة معادلتها قبل وصولها الى مواقع التأثير او تطوير مواقع غير حساسة لتلك المركبات (21). ان الحشرات العاشبة بشكل عام تستهلك كميات كبيرة من الطعام بالنسبة الى أوزان اجسامها فاليرقات مثلاً تتناول كمية من الغذاء بقدر خمسة أضعاف وزن جسمها خلال اليوم وعليه لكي تتحمل المركبات السامة مثل الـ HCN والقلويدات السامة لجميع الكائنات

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الراقية والتي تنطلق من السيانوجينات النباتية Plant Cyanogens خلال عملية الهضم ومن الممتع هنا ان نشير الى ان الحشرات متعددة العوائل الغذائية تكون اقل حساسية بـ 100 مرة للـHCN مقارنة باللبائن (الجدول 5-5)، كذلك وجد ان سمية القلويدات للأنواع الحشرية غير المتخصصة تكون اقل سمية بمرتبة او مرتبتين مقارنة باللبائن (الشكل 5-11). أما الحشرات المتخصصة فهي قادرة على الصمود أمام التراكيز العالية من الكيميائيات الحليلة المتواجدة في عوائلها الغذائية [25].

الجدول (5-5): السمية الفموية لسيانيد الهيدروجين في بعض الحشرات العاشبة متعددة العوائل الغذائية مقارنة باللبائن (Bernay، 1982) (25).

Animals	Oral LD_{50} (mg/kg)
Locusta migratoria (Orthoptera)	500
Zonocerus variegatus (Orthoptera)	1000
Spodoptera littoralis (Lepidoptera)	800
Spodoptera eridania (Lepidoptera)	1500
Mammals (general)	0.5–3.5



الشكل (5-11): مستويات سمية القلويدات للبائن والحشرات العاشبة غير المتخصصة تظهر نسبة القلويدات وقيم LD_{50} في مدى مختلف من الجرعات (عن Bernays، 1982) (25).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

إن عملية إزالة سمية المركبات او الكيميائيات الحليلة من قبل الحشرات العاشبة يمكن ان تتم من خلال ما يأتي:-

1-) التكيفات الفسلجية: الطرح السريع Physiological adaptation rapid excretion:- ان من الطرائق الفعالة في منع حدوث التسمم هي تلك التي تضم آليات تعمل على جعل مواقع التأثير غير متاحة لاستقبال المواد السامة، هذه العملية يمكن ان تتحقق من خلال منع او إعادة عملية مرور التوكسينات خلال جدار القناة الهضمية، وتحت الظروف الفسيولوجية فان العديد من مركبات النبات إما أن تكون جزيئات مشحونة او جزيئات قطبية او مركبات محبة للماء (مثل الكلوكوسيدات) والتي لا تستطيع النفاذ عبر الأغشية الحيوية، هذه الخواص مضافاً اليها المرور السريع لهذه المركبات عبر القناة الهضمية للحشرات العاشبة لا تعطي الفرصة الكافية للعديد من السموم للدخول الى تجويف الجسم [185] وكمثال مهم في هذا المجال هي دودة التبغ ذات القرن *Manduca sexta* التي تتغذى على نبات التبغ الحاوي على النيكوتين وهو مبيد حشرات تقليدي وسم مميت للحيوانات الاخرى، وهو مركب محب للدهون ولذلك فهو جاهز للمرور عبر الطبقة الطلائية للقناة الوسطى في معظم الحشرات، ان سمية النيكوتين لنظام نقل الرسائل العصبية في مناطق التشابك العصبي حيث يتداخل النيكوتين مع مواقع استقبال الـ Aectylcholine في مناطق التشابك العصبي ويعمل على إيقاف نقل الرسائل العصبية وموت الحشرة، اما في دودة التبغ فإنها تمتلك عدد من اليات المقاومة التي تحميها من التسمم بالنيكوتين، حيث تقوم دودة التبغ بالطرح السريع للنيكوتين وبقية القلويدات قبل تراكمها في مواقع التأثير. في تجربة اخرى تم تغذية دودة التبغ على غذاء يحوي على كمية معلومة من النيكوتين، وجد ان 93% من الجرعة 0.5 ملغم المتناولة تم طرحها خلال ساعتين، بينما في الذباب المنزلي وجد ان أكثر من 95% من جرعة النيكوتين المحقونة في الذباب بقيت داخل جسم الذباب لمدة 15 ساعة [149]. ان الكميات القليلة من النيكوتين التي دخلت الى هيموليمف دودة التبغ لا تستطيع النفاذ عبر الغلاف المحيط بالغمد العصبي Neural sheeth حيث يتم استبعادها بعد ذلك بواسطة انابيب مالبيجي، وعند عدم وجود مثل

هذه الحواجز الفسلجية، فان النيكوتين قد يصل الى الخلايا العصبية في الجهاز العصبي المركزي، هذه الخلايا يبدو انها تتحمل النيكوتين وهو خير مثال لعدم الحساسية فوق التأثير إن المثال السابق هو خير مثال على نظام الحماية متعدد الآليات في الأنواع الحشرية المتكيفة ضد الكيميائيات الحليلة السامة جداً للحيوانات غير المتكيفة للكيميائيات الحليلة. إن الية الطرح السريع للسموم لا تقتصر فقط على الأنواع المتخصصة حيث وجد ان يرقات الـ *Callophrys rubi* المتعددة العوائل الغذائية حيث تتغذى على نباتات تعود لعشرة عائلات نباتية مختلفة تطرح جميع القلويدات من عائلها النباتي المسمى *Genista tinctoria* من دون تغيير [65].

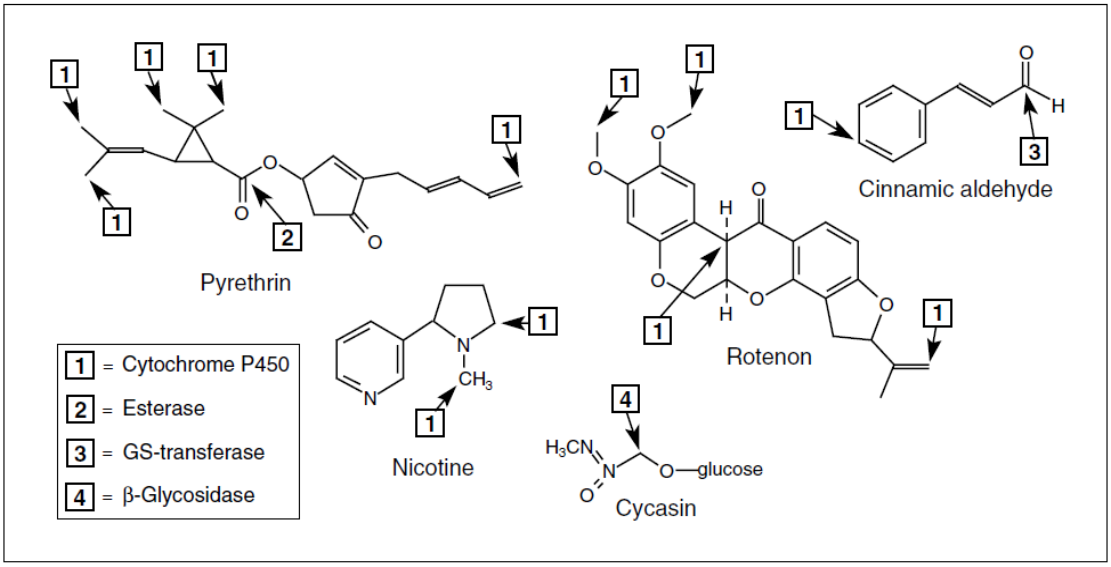
2-) إزالة السمية الأنزيمي Enzymatic Detoxification:- إن معظم الحشرات العاشبة تعتمد بشكل كبير على الهدم الأنزيمي لكيميائيات النبات الحليلة المتناولة، ولعل من أكثر الانزيمات المؤثرة في ايض السموم والتي درست بشكل جيد هي انزيمات السايتوكروم P450 مونواوكسجنيز Cytochrome mono-oxygenase والتي تسمى ايضاً Mono-oxygenases Polysubstrate ($PSMO_5$) او أنزيمات الأكسدة مختلطة الوظيفة Mixed Function Oxidases (MFO_5). إن انزيمات P450 تمثل مجموعة متنوعة من الانزيمات التي وجدت في الأنسجة الحشرية وتلعب دوراً رئيساً في ايض مركبات النبات الكيميائية وايض مبيدات الحشرات المصنعة حيث تعمل الانزيمات على تحويل المركبات السابقة او السموم الى مركبات أكثر قطبية ومتفاعلة لكي يتم تأييضها بالأنزيمات الثانوية. إن انزيم الـ P450 اشتق اسمه من قيمة أقصى امتصاص لطيفه الموجي وهو 450 نانوميتر. إن المجين الوراثي Genome لكل نوع حشري يحمل بحدود 100 جين خاص بانزيم الـ P450 والتي تشكل الأساس لتباينها في الوظائف التي تقوم بها في العديد من المسارات الايضية [64].

تتباين مستويات نشاط انزيم السايتوكروم P450 بشكل كبير بين العاشبات، ففي دراسة استخدم فيها 58 نوعاً من اليرقات لوحظ ارتباط نشاط هذا الأنزيم بنوع العائل الغذائي حيث وجد ان يرقات الأنواع التي تغذت على نباتات غنية بالتربينات الأحادية

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

Monoterpens كتلك النباتات من العائلات النباتية Myrtaceae و Rutaceae والـ Solanaceae كان نشاط الانزيم فيها عالياً مقارنة بنشاطه في اليرقات التي تغذت على نباتات تعود لعائلات نباتية اخرى من ضمنها العائلات Fabaceae و Plantaginaceae والـ Poaceae [139].

اضافة الى نظام P450 هناك العديد من النظم الأنزيمية الأخرى التي تعمل على إزالة سمية الكيميائيات الحليلة. إن عملية تأييض السموم لا تتم فقط بواسطة عملية الأكسدة ولكن يمكن ان تتم بواسطة التحليل المائي وتكوين المقترنات (الشكل 5-14).



الشكل (5-14): مواقع الهجوم الأنزيمي على بعض كيميائيات النبات الحليلة (عن Brottsten، 1982) (36).

إن بعض الكيميائيات الحليلة والمسماة Proxidant تنتج أشكال سامة من الأوكسجين نتيجة التداخل مع الجهاز الهضمي للحشرات، مثال ذلك مادة الـ Furano coumarins عند تنشيطها ضوئياً تنتج ما يعرف فوق الاوكسيد Superoxide وذرة أوكسجين مفردة Single Oxygen وتانينات ذائبة بالماء والتي بعد أكسدتها ينتج نوع من الأوكسجين المتفاعل. إن للمواد المؤكسدة العديد من التأثيرات السامة على أنسجة جسم الحشرة وعلى السوائل الموجودة خارج الخلايا، لذلك فان الحشرات تظهر مجموعة مناسبة من الانزيمات المضادة للأكسدة. ان كمية هذه الانزيمات تتباين نوع الغذاء والتعرض المسبق لما يعرف بالـ Prooxidents وبالنسبة لنوع الغذاء مثلا وجد ان

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

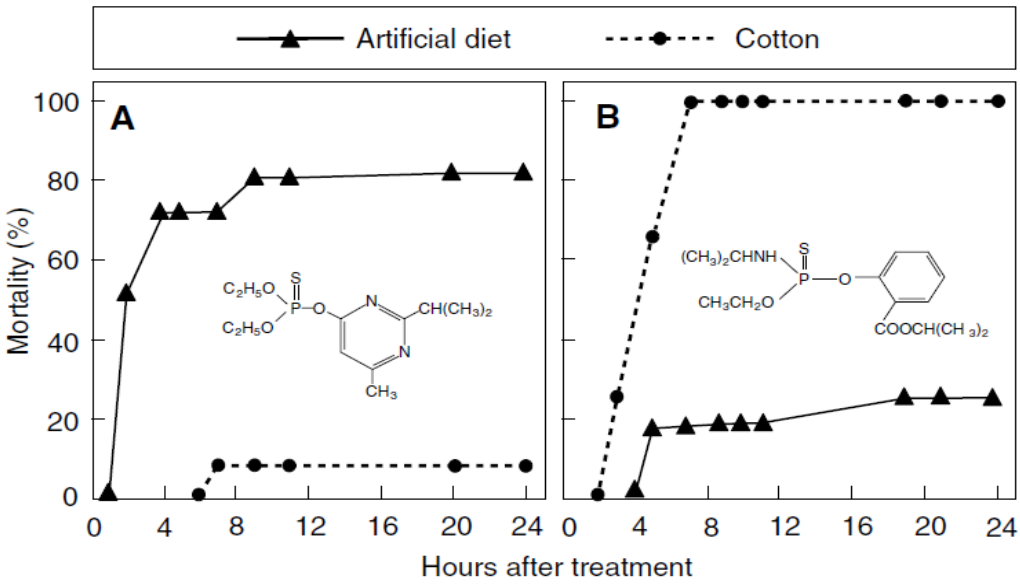
الحشائش الناضجة تجوي كميات قليلة من الكيميائيات الحليلة القليلة التباين ايضاً لذلك فإن الحشرات التي تتغذى على تلك الحشائش تحوي مستويات منخفضة من الانزيمات المضادة للأكسدة في قنواتها الهضمية [12 و13].

إن نواتج تحطم المركبات السامة أما أن يعاد تدويرها من خلال عملية الايض الوسطية او يتم تحويلها الى مركبات سهلة الطرح خارج الجسم، وبالرغم من ان عملية التحطيم الأنزيمي تؤدي عادة الى نواتج غير سامة، الا انه قد يحصل في بعض الأحيان ان تكون تلك النواتج أكثر سمية من المركب الأصلي (الشكل 5-15). عند تعرض الحشرات لمادة سامة تبدأ مستويات أنزيمات إزالة السمية مثل P450 بالزيادة خلال دقائق، هذه الظاهرة تسمى الحث (Induction) وان عملية الحث تعتمد على تصنيع بروتين الانزيم من خلال تنشيط الجين المسؤول عن ذلك، إن يرقات حشرة الـ *Peridroma saucia* من عائلة Noctuidae أظهرت نشاط منخفض لأنزيم P450 عند تربيتها على بيئة غذائية صناعية، اما بعد تغذيتها على اوراق نبات النعناع فإن نشاط انزيم P450 ازداد بمقدار 45 ضعف عن نشاطه في اليرقات المرباة على بيئة صناعية [188]. أما عند تغذية يرقات حشرة الـ *Spodoptera litura* المتعددة العوائل الغذائية على عوائل نباتية مختلفة تعود لـ 11 عائلة نباتية مختلفة وجد ان مستويات نشاط انزيم P450 قد تباينت اعتماداً على نوع العائل الغذائي هذا التباين بلغ مداه بحدود العشرين ضعف [139] والأكثر من ذلك وجد ان النباتات المختلفة تؤثر في التفاعلات التي يسيطر عليها النظام الـ P450 (الشكل 5-16) [64].

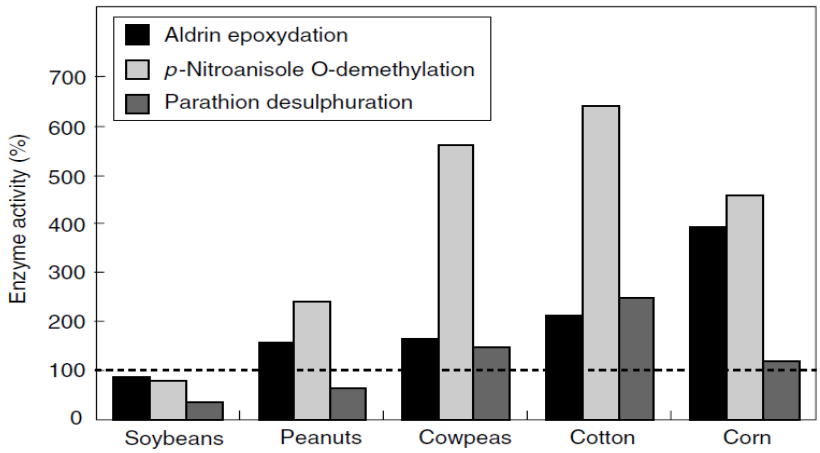
إن دودة الجزر الأبيض الناسجة المسماة *Deperssaria pastinacella* عليها ان تكافح العديد من مركبات الـ Furanocoumarin السامة الموجودة بوفرة في نباتات العائلة الخيمية Umbelliferaceae، في هذه الحشرة وجد ان نشاط الـ P450 ازداد استجابة لوجود مركبات Furanocoumarin في غذائها [45]. الا انه في هذه الحالة لم يكن بالإمكان تحديد أي انزيم كان مسؤولاً عن إزالة سمية مركب معين من مركبات Furanocumarin [45]، اما في يرقات الـ *Papilio polyxenes* المتغذية على نباتات العائلة الخيمية فقد أظهرت جينات الـ P450 وجود عناصر منظمة تلعب

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

دوراً في استجابة انزيم معين من الـ P450 لمركب معين من الكيميائيات الحليلة الموجودة في العائل النباتي مما يشير الى وجود نوع من التنظيم المتخصص [23].



الشكل(5-15): تأثير الغذاء في سمية مبيد حشرات ليرقات عمر سادس حديثة الفقس لـ *Spodoptera frugiperda* المغذاة على بيئة صناعية او أوراق القطن لمدة يومين قبل معاملتها بالمبيدات (A) 2مايكرغرام ديازينون / يرقة (B) 15 مايكروغرام ايزوفينفوس /يرقة، حدوث تحطم سريع للديازينون في اليرقات المغذاة بأوراق القطن إلى مركبات اقل سمية، اما في حالة ايزوفينوفوس فانه تحطم بسرعة الى مركبات أكثرسمية مما أدى إلى حدوث زيادة في موت اليرقات (عن Yu، 1986) (188).



الشكل (5-16): تأثير العائل النباتي في أنشطة انزيم Oxidease في القناة الوسطى لـ *Spodoptera frugiperda*.يمثل أنشطة ثلاثة أنواع مختلفة من أنزيمات P450 تم حثها بواسطة خمسة أنواع مختلفة من العوائل الغذائية مقارنة بالقيم التي تم قياسها في اليرقات المرباة على بيئة صناعية (= 100%) (عن Yu، 1986) (188).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

إن تنشيط جينات الـ P450 الدفاعية في الحشرات العاشبة استجابة للكيميائيات النباتية الحليلة هي مثال جيد لمرونة الحشرات العاشبة للاستمرار والبقاء. إن ستراتجيات الدفاع تحوي العديد من التفاصيل المعقدة والتي تمتد لتشمل أنزيمات P450 التي تستجيب للإشارات النباتية مثل الـ Jasmonate والـ Salicylate كما سبق شرحه في الفصل الرابع، هذه المركبات تتكون في النبات بعد مهاجمته من الحشرات او مسببات الأمراض حيث تعمل على تحفيز زيادة مستويات المركبات الدفاعية في النبات. ان زيادة هذه المركبات في النبات ما هي في الحقيقة الا بمثابة الإشارة لنظام إزالة السمية في الحشرات للبدء بالعمل على إزالة سمية مركبات النبات الحليلة الموجودة في غذائها [106].

إن ظاهرة حث أنزيمات إزالة السمية يمكن أن تفسر لنا لماذا يظهر نوع حشري معين اختلافاً كبيراً في درجة حساسيته لمبيد معين عند رشه على نوع نباتي معين (الشكل 5-16) حيث يعمل ذلك النوع النباتي المصاب على إطلاق الإشارة المحفزة لنظام إزالة السموم الذي يعمل على خفض سمية المبيد للحشرة كما ان ظاهرة حث النظام إزالة السمية قد يفسر لنا ايضاً لماذا تكون الأعداء الطبيعية للعاشبات أكثر حساسية لمبيدات الحشرات من عوائلها؟ وذلك لان الأعداء الطبيعية تتناول عادة كميات قليلة جداً او قد لا تتناول أي مادة سامة على الإطلاق في وجباتها الغذائية وبذلك يبقى نظامها الدفاعي دون تحفيز ويبقى خاملاً مما يجعلها حساسة جداً. إن غياب الكيميائيات او السموم الحاثة لنظم ازالة السمية يعني بدء عملية انخفاض مستويات نشاط تلك النظم للوصول الى المستوى الذي كانت عليه قبل عملية الحث. إن مرونة الية الحث هذه، في للحشرات العاشبة تمنحها القدرة على إظهار مستويات مختلفة من النشاط الانزيمي وذلك اعتماداً على نوع الغذاء المتناول وكذلك على الفترة التي انقضت ما بين تناول الغذاء وتقييم قياس نشاط الانزيمات [37 و64 و107 و160].

التكافليات Symbionts

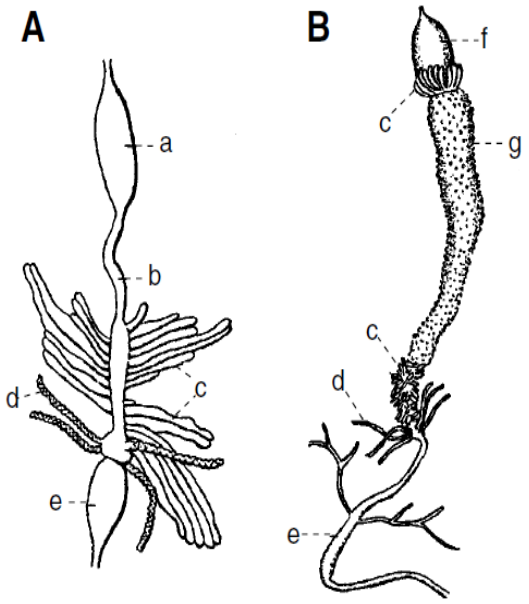
إن الحياة على الأرض وجدت بفضل البكتريا، وإن الحشرات العاشبة ايضاً لا تستطيع العيش خارج حدود الكائنات الدقيقة، فالحشرات عند ملامستها للنبات فإنها تلامس

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

البكتريا ونواتج ايضها، وبالنسبة للعديد من الحشرات العاشبة فإننا نجد ان قدرتها على استخدام الطعام والاستفادة منه يعتمد على وجود التكافليات المايكروبية. إن الأدلة على ان المايكروبات تلعب دور في عمليات الهضم والتغذية في الأنواع الحشرية المتغذية على الأوراق قليلة نوعاً ما [9]. الا ان الحشرات التي تتغذى على العصارة النباتية يصعب بقائها حية من دون التكافليات الميكروبية. إن البكتريا والخمائر والفطريات وحيدة الخلية والبروتوزوا او الاوالي تساعد في عمليات تكسر او تحطيم الاغذية النباتية وتصنيع الاحتياجات الغذائية التي لا يستطيع النبات تجهيز الحشرات بها او تجهيزها ولكن بكميات غير كافية مثل الستيرولات وبعض الفيتامينات وعشرة أنواع من الأحماض الامينية من أصل 20 حامض اميني تحتاجها الحشرات [17 و44 و131]، اما الدور الثالث للتكافليات في الحشرات فهو المساعدة في عمليات ازالة سمية كيميائيات النبات الحليلة. إن أهمية التكافليات في حياة الحشرات والنبات يمكن ايضاحها من خلال المحورين الآتيين:-

1-) استخدام الغذاء والغذاء التكميلي Food utilization and supplementation:- تعيش التكافليات عادة خارج الخلايا في القناة الهضمية للحشرات اما بشكل حر او داخل طيات او جيوب (الأنابيب الاعورية) في القناة الوسطى او الخلفية كما في العديد من حشرات غمدية ونصفية ومستقيمة الأجنحة (الشكل 5-7). اما حرشفية الأجنحة تفتقر الى الأنابيب الاعورية. ان ما سبق لا يعني عدم وجود تكافليات داخل الخلايا، إذ أشارت الدراسات الى وجود ما يقرب من 10% من الأنواع الحشرية التي تضم تكافليات داخل خلايا الجسم تسمى بالتكافليات الداخلية الخلوية Intracellular Endosymbionts، هذه التكافليات توجد في خلايا جدران القناة الهضمية وتطلق بشكل ثابت في تجويف القناة الهضمية كما في يرقات حفارات الأخشاب من عائلة Cerambycidae، إن التكافليات الداخلية غالباً ما توجد في خلايا متخصصة تعرف بالـ Mycetocytes والتي تنتشر بشكل فردي خلال الأنسجة المختلفة او تتجمع لتشكل عضو يشبه تركيب يسمى الـ Mycetome.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل (5-17): القناة الهضمية (A) عصارية التغذية (B) لأنواع حشرية ماضغة (A) قناة لـ *Aphanus* sp من Lygqeidae تتغذى على البذور (B) قناة لـ *obscurus* من الـ *Adoxus* Chrysomelidae المتغذية على *Epilobium angustifliam*

a: الجزء المتسع من القناة الوسطى، b: الجزء الرفيع من القناة الوسطى c: الانابيب الاورية، d: أنابيب مالبيجي، e: المستقيم، f: القانصة، g: القناة الوسطى.

تعد حشرات رتبة نصفية الأجنحة من أكثر مجاميع الحشرات التي درست فيها التكافليات الداخلية وتليها رتبة غمدية الأجنحة فحشرات المنْ مثلاً تستخدم عصارة اللحاء للحصول على غذائها فيما تقوم التكافليات بتعويض النقص الموجود في عصارة اللحاء [54]. كذلك وجد ان الكائنات الدقيقة في القناة الهضمية لحشرة منْ الخوخ الأخضر *Myzus persicae* تنتج جميع الأحماض الامينية الأساسية ماعدا أربعة منها يقوم النبات العائل بتوفيرها للمنْ [117]. دراسات أخرى عديدة على أنواع حشرية مختلفة اظهرت ان التكافليات تعمل على تجهيز الحشرات الدقيقة بالأغذية التكميلية التي لا يستطيع النبات العائل توفيرها للحشرة او قد توفرها ولكن بتراكيز منخفضة لا تكفي لحتياجات الحشرة بالكامل لتحقيق النمو الطبيعي [44].

دراسات حديثة أظهرت ان للتكافليات ايضاً القدرة على تنظيم إنتاج او إطلاق الأحماض الامينية المفردة استجابة لاحتياجات الحشرة الغذائية، لذلك فإن التكافليات تستجيب للتباين الموجود بين الأحماض الامينية الموجودة في عصارة اللحاء والتي تتباين تبعاً لنوع النبات وحياتيه والظروف البيئية والعناصر الغربالية للنبات [57].

2-) إزالة سمية كيميائيات النبات الحليلة Detoxification of plant allelochemicals:- إن الحشرات القادرة على تحمل العوائل النباتية الغنية بالمركبات السامة تمتلك اليات تمكنها من عدم التسمم بتلك المركبات، ان واحدة من

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

تلك الآليات هي وجود تكافليات التي تم تشخيصها والتي تعمل على تحويل مركبات العائل النباتي الحليلة الى مركبات غير ضارة [58] مثال ذلك خنفساء السيكاير *Lasioderma serricorne* تحتضن العديد من الخمائر التي تعمل على هدم مدى واسع من المواد الغريبة Xanobiotics من ضمنها العديد من الـ Flavonoids والتانينات من خلال تفاعلاتها الكيموحيوية، هذه التكافليات من المحتمل ان تساهم في نجاح الحشرات متعددة العوائل الغذائية التي تتغذى على مدى واسع من الأنواع النباتية [150]. مثال اخر في هذا المجال لأنواع حشرية متخصصة تعود لرتب مختلفة تحوي تكافليات مزيلة للسمية منها ذبابة التفاح *Rhagoletis pomonella* المحمية من التسمم بمادة الـ Phloridzin وهو مركب من الـ Flavonoids تنتجه العوائل النباتية لذبابة التفاح. إن ذباب التفاح البالغ يحصل على غذائه من عدة مصادر موجودة على سطح الورقة النباتية مثل الندوة العسلية للمنْ وبعض الكائنات الدقيقة وروائح المجموع الخضري مثل الأحماض الامينية والسكريات والـ Phloridzin، ومع هذه المواد يتم تناول بكتريا تقوم بتحليل وإزالة سمية الـ Phoridzin في القناة الهضمية للذبابة بينما عندما يتم تغذية الذباب على محلول معقم من الـ Phloridzin تموت خلال 24 ساعة [103].

تأثير الكائنات الدقيقة في نوعية العائل النباتي

Host plant quality affected by microorganisms

إن لمسببات أمراض النبات القدرة على إحداث تغييرات في كيمياء النبات، هذا التغيير يؤثر في الحشرات العاشبة التي تشارك تلك الممرضات نفس النبات، هذه المشاركة ينتج عنها نوعان من التداخل غير المباشر وكما يأتي:-

1-) ممرضات النبات Plant pathogens:- لقد سجل وجود أمراض النبات على السواء في الأنظمة البيئية الطبيعية والزراعية وان النباتات المريضة تحدث فيها العديد من التغيرات في صفاتها الفيزيائية والفسلجية والكيموحيوية مقارنة بالنباتات السليمة، وهذا يعني حدوث تغير في درجة ملائمة النبات المريض من الناحية الغذائية للحشرات العاشبة. وسبب ذلك يرجع الى حدوث تغيير في تراكيز وتوزيع السكريات والأحماض

الامينية والنشأ... الخ، فضلاً عن الكيميائيات الحليلة في النباتات المريضة [16]. إن الحشرات العاشبة تتأثر سلباً عندما تصاب عوائلها النباتية بالمسببات المرضية وذلك بالرغم من وجود بعض الايجابيات [16 و76]. مثال ذلك خنفساء الـ *Castrophysa viridula* من عائلة Chrysomelidae المتخصصة بالتغذية على نبات الحميض *Rumex* spp الذي عند اصابته بفطريات الصدأ وجد حدوث انخفاض في محتواها من النتروجين وارتفاع تراكيز الاوكسالات Oxalate مقارنة بالأوراق السليمة ان ارتفاع مستوى الاوكسالات وانخفاض محتوى الاوراق من النتروجين ربما كان وراء التأثيرات الضارة في الخنفساء. كما وجد ان تغذية الخنفساء على نبات الحميض المصاب بالصدأ ادى الى استحثاث المقاومة في الحميض لفطريات الصدأ [77].

مثال اخر يلاحظ من خلاله حدوث تحسن في نوعية العائل الغذائي لحشرة المنْ المصاب بالفطريات حيث لوحظ ان أشجار البتولا Birch (*Betula pendula*) المصابة بالفطريات كانت مفضلة من قبل حشرات المنْ *Euceaphis betulae* أكثر من الأشجار السليمة وكان أداء المنْ على الأوراق المصابة من حيث نسبة النمو نسبة التكاثر أكثر مقارنة من أدائها على الأوراق السليمة وعند تحليل الأوراق المصابة بالفطريات كيميائياً وجد ارتفاع محتواها من الأحماض الامينية الحرة (الجدول 5-6)

الجدول (5-6): كيمياء المجموع الخضري لأشجار البتولا واداء حشرة المنْ على الأوراق السليمة (AL)والاوراق المصابة بالفطريات (FIL) (عن Johnson واخرون، 2003) (90).

Leaf constituents	AL	FIL
Phenolic concentration	100	128
Free amino acid concentration	100	100 239
Aphid performance		
Adult mass	100	114
No. of adults with developed embryos	100	136
No. of embryos in adults with developed embryos	100	127

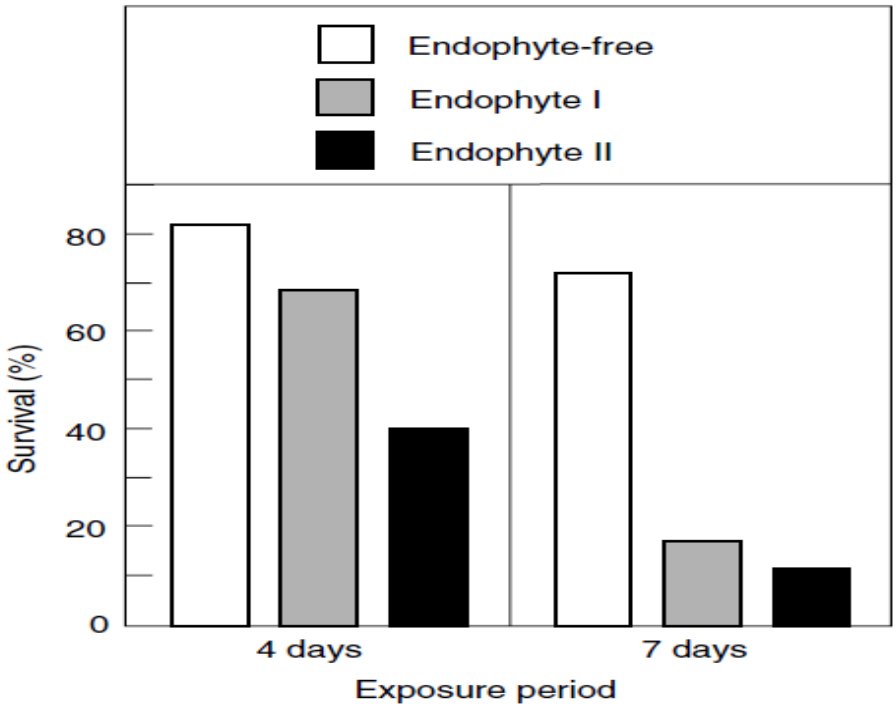
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

إن النباتات المصابة بالفيروسات تعد في الغالب مصادر غذائية جيدة للحشرات مقارنة بالنباتات السليمة. ان الحشرات الناقلة للأمراض النباتية تعمل من خلال عملية النقل على تحويل عوائلها النباتية بالشكل الذي يعمل لصالحها، مثال ذلك خنفساء الفاصلوليا المكسيكية *Epilachna varivestis* تفضل التغذية على نباتات الفاصلوليا المصابة بالفيروس أكثر من تغذيتها على النباتات السليمة وان يرقاتها كانت تنمو بشكل أسرع على الأوراق المصابة بالفايروس، ويبدو مما سبق ان هناك تبادل منفعة بين الفايروس والخنفساء حيث تقوم الاخيرة بنقل الفايروس فيما تنمو يرقات الخنفساء بشكل أفضل على الأوراق المصابة بالفايروس [120].

2-) فطريات النبات الداخلية Endophytic fungi:- إن التغيرات الحاصلة في المكونات الكيميائية للنبات يرجع الى وجود ما يسمى بفطريات النبات الداخلية. التي اظهر وجودها في العديد من الحالات إنها أثرت في أداء الحشرات العاشبة على عوائلها النباتية الحاوية على تلك الفطريات. ان العلاقات بين فطريات النبات الداخلية والأنواع النباتية هي علاقات تبادل منفعة Mutualistic. إذ أن هذه الفطريات تكون عادة غير ممرضة للنبات وهي توفر الحماية للنبات من الحشرات العاشبة (الشكل 5-18) ومن مسببات أمراض النبات. كما تساهم هذه الفطريات في زيادة نشاط وحيوية عوائلها النباتية وذلك لقدرتها على إنتاج القلويدات التي تحمي النبات من الحشرات العاشبة.

إن فطريات النبات الداخلية Endophytic Fungi هي مجموعة الفطريات القادرة على اجتياح أنسجة النبات السليم من دون ان تسبب أي أعراض مرضية لعوائلها النباتية هذه الفطريات توجد بشكل واسع في الحشائش وهي بذلك ذات أهمية من الناحية الزراعية. في السنوات الأخيرة نالت هذه المجموعة من الفطريات اهتمام الباحثين [38، 47] إذ لاحظ الباحثون ان العديد من الحشائش تخلو من الكيميائيات الدفاعية وفي نفس الأوقات لاحظ وجود إصابات عالية فيها بالفطريات الداخلية Endophytic وان مجتمعات الحشائش في الطبيعية تتكون من نباتات مصابة واخرى سليمة. هذا الاختلاف يمثل أحد الأسباب التي ادت الى التساؤل عن الدور الدفاعي

لهذه الفطريات في عوائلها النباتية. إن الإصابة بفطريات النبات الداخلية لا يقتصر على الحشائش فقط، إذ ان هناك اليوم المزيد من الادلة تشير الى وجودها في مجاميع نباتية اخرى من مغطاة البذور ومن ضمنها العديد من النباتات الخشبية [140 و169].



الشكل (5-18): نسبة بقاء البق *Blissus leacopterus* حياً على نباتات خالية من الفطريات الداخلية وأخرى حاوية على الفطريات الداخلية (عن Yue وآخرون، 2000) (189).

في دراسة وجد ان إصابة نبات الطماطة بالفطر *Acremonium strictum* وهو احد فطريات النبات الداخلية الواسع الانتشار في التربة ادت هذه الإصابة الى زيادة نسبة موت في يرقات حشرة الـ *Helicoverpa armigera* وزيادة فترة طورها مقارنة بتلك المرباة على نبات طماطة خالي من الإصابة بالفطر. أن هذا التأثير السلبي في دودة ثمار الطماطة *H. armigera* لا يرجع الى وجود القلويدات والمركبات المعيقة للنمو في العامل الغذائي وانما يرجع الى وجود فطر أخر في نبات الطماطة أحدث تغيرات فسلجية في النبات أثر في قدرة الحشرة على استخدام الغذاء والاستفادة منه [a) 89]. إن الدراسات الحديثة أظهرت ان تفكيرنا الحالي حول العلاقات الحشرية النباتية يحتاج الى المزيد من الانفتاح والتوسع ليشمل التداخلات الغذائية المتعددة بين

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الحشرات والكائنات الأخرى على النبات. وكمثال لنظام التغذية المتعدد يمكن ان نجده في يرقات الخنفساء اليابانية *Popillia japonica* المتغذية على جذور حشيشة الـ Fescue المصابة بفطريات النبات الداخلية حيث لوحظ حدوث انخفاض في كمية الغذاء الذي تناولته يرقات الخنفساء وذلك بسبب وجود المركبات القلويدية المعيقة للتغذية وكنتيجة لما سبق فان حيوية اليرقات انخفضت وأصبحت أكثر عرض وحساسية للإصابة بالنيماتودا الممرضة للحشرات [91].

إن التكافليات المايكروبية يمكن ان تؤثر في عناصر السلسلة الغذائية التي يصنعها النبات، وعليه فإن السلسلة الغذائية للمنْ وطفيلياته على نبات الشوفان الايطالي اظهرت غياب فطريات النبات الداخلية والأكثر من ذلك وجد ان معقد طفيليات المنْ وطفيلياتها الـ Hyperparasitoids تأثرت هي الاخرى مما يدل على تأثر السلسلة الغذائية المتعددة للمنْ بالفطريات الداخلية الموجودة على نبات الشوفان الايطالي [43 و124]. إن فطريات النبات الدخيلة لا تعمل دائماً على تغيير مقاومة العاشبات لعوائلها الغذائية [169]. إن النمو المتسارع للمعلومات حول الفطريات الداخلية تشير الى انها تلعب دوراً مهماً في الطبيعة وتدعم التداخلات بين النبات والعاشبات.

إن المعلومات حول دور الكائنات الدقيقة في إزالة سمية مركبات النبات الثانوية وتغيير كيمياء النبات أظهرت ان التداخل بين الحشرات والنبات لا يتم بمعزل عن التداخل بين النبات وبقية الكائنات الحية (انظر الفصل العاشر).

تأثيرات العائل النباتي في حساسية العاشبات للممرضات ومبيدات الحشرات

Host-plant effect on herbivore susceptibility in pathogens and insecticides

هناك أدلة عديدة تشير الى ان العامل الغذائي قد يؤثر في حساسية الحشرات لمسببات امراض الحشرات مثل البكتريا [9 و121] والفايروسات [144] والفطريات [75] والديدان الثعبانية [15]. إن معظم الدراسات في هذا المجال تركزت حول تأثير المركبات النباتية في كفاءة مسببات امراض الحشرات، وذلك من خلال دراسة العلاقة بين تركيز بعض

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

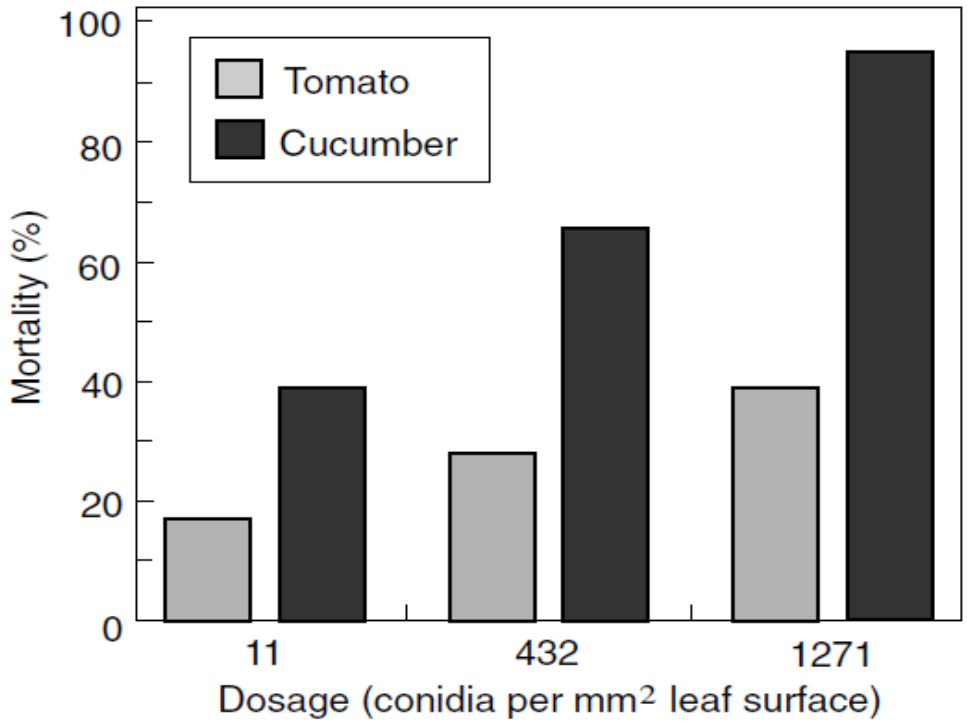
هذه المركبات في العائل النباتي والامراضية او من خلال تحليل تأثيرات المركبات النقية المضافة مع المسبب المرضي الى البيئة الغذائية الصناعية، وباستخدام الطريقة الأخيرة وجد ان إضافة مادة الـ Rutin بمدى معين من التراكيز عملت على حماية اليرقات الـ *Trichoplusia ni* من سم البكتريا *Bacillus thuringiensis* [101] حالياً هنالك العديد من المجاميع النباتية المعروفة بتأثيراتها في المسببات المرضية او في السموم التي تنتجها تلك المسببات، الا ان هناك ايضاً بعض العوامل المرتبطة بالمجموع الخضري للنبات مثل القيمة الغذائية والعمر والمحتوى المائي والتي قد تساهم بشكل او باخر في هذه العملية. مثال ذلك وجد ان يرقات الفراشة الغجرية أظهرت تباين في درجة حساسيتها لفايروسات الـ Baculovirus وذلك تبعاً لنوع المجموع الخضري للشجرة الذي تغذت عليه قبل وخلال التجربة وبعد تلقيح اليرقات بالجرعة المناسبة من الفايروس وجد ان نسبة الموت كانت أعلى على المجموع الخضري ذو المستوى المنخفض من التانينات الذائبة مقارنة بنسبة الموت في اليرقات في المجموع الخضري ذو المستوى العالي من التانين (الجدول 5-7) [94]. كما وجد ايضاً ان موت اليرقات ارتبط مع الاختلاف في درجة حامضية انسجه الورقة النباتية (والتي تؤثر بدورها في pH القناة الوسطى للحشرة). ان التداخل بين العائل النباتي وحساسية الحشرات العاشبة للمسبب المرضي هو تداخل متعدد العوامل [95].

إن ذبابة البيوت الزجاجية البيضاء *Trialeurodes vaporariorum* المتعددة العوائل الغذائية أظهرت هي الأخرى اختلافا في درجة حساسيتها للفطر *Beauveria bassiana* وذلك اعتماداً على نوع العائل النباتي (الشكل 5-19). إن انخفاض حساسية الذبابة المرباة على الطماطة لهذا الفطر يرجع الى وجود مادة الـ Tomatine في كيوتكل او هيموليمف الحشرة حيث يعمل الـ Tomatine كمادة مضادة للفطريات [132].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الجدول (5-7): تأثيرات العائل النباتي في نسبة الموت يرقات الفراشة الغجرية المتغذية على جرع قياسية من الفايروس (عن Keating واخرون، 1988) (84)

Host plant	Mortality (%)	Hydrolysable tannins (dry weight of leaf %)
Black oak (*Quercus nigra*)	25	33.2
Red oak (*Q. rubra*)	47	36.6
Quaking aspen (*Populus tremuloides*)	79	1.4
Bigtooth aspen (*P. grandidentata*)	86	1.2



الشكل (5-19): نسبة الموت في حوريات العمر الثالث لذبابة البيوت الزجاجية البيضاء بعد سبعة ايام من تربيتها على نباتي الطماطة والخيار الملقحة بالفطر *Beauveria bassiana* (Poprawski وآخرون، 2000) (132).

إن حساسية الحشرات متعددة العوائل الغذائية تتباين بحسب العائل النباتي الذي تتغذى عليه عند معاملتها بالمبيدات. إن قافز الحشائش المهاجر *Melanoplus sanguipes* عند تغذيته على الشوفان يقتل بجرعة من الـ Deltamethrin اقل

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

بثلاث مرات من الجرعة اللازمة لقتله عن تغذيته على حشيشة الـ Rye والجاودا [5] كما اظهر منْ الخوخ الأخضر *Myzus persicae* تباين او اختلاف كبير في حساسيته لمبيدات الحشرات ليس فقط عند تربيته على أصناف مختلفة من البروكلي بل ايضاً على نباتات الصنف الواحد النامي على مستويات مختلفة من السماد النتروجيني لذلك فإن ظروف العائل النباتي تؤثر معنويا في درجة تحمل مبيدات الحشرات [118]. إن الآليات الفسلجية المسؤولة عن التغيرات الحاصلة في حساسية الحشرات العاشبة للممرضات ومبيدات الحشرات لازالت غير معروفة بشكل كامل [114].

عوامل البيئة وعلاقتها بنوعية العائل الغذائي

Food – plant quality in relation to environmental factors

ان من اهم عوامل البيئة ما يأتي:-

1-) الجفاف Drought:- يعد الماء الواسطة لنقل الأملاح المعدنية والمواد الأخرى داخل النبات خلال حركته من الجذور ثم السريان ومنها الى الأوراق وان جزيئات الماء تنشق عادة لتزود النبات بايون الهيدروجين (H^+) الذي يستخدم في عملية التركيب الضوئي، كذلك فان النبات يفقد الماء لتبادل ثاني اوكسيد الكاربون بنسبة 400 جزيء ماء / جزيء من الـ Co_2 يتم تثبيته، وعليه فإن نمو النبات يحتاج الى كميات كبيرة من الماء. دراسات عديدة أظهرت وجود علاقة بين حالة الماء في النبات واستجابة الحشرات، الا ان تفاصيل أسباب هذه العلاقة ما بين حالة الماء وأداء الحشرات لازالت صعبة الفهم [73].

إن تأثير الجفاف في النبات يعد من العوامل المحددة لتغذية العاشبات وخاصة الحشرات المتغذية على العصارة النباتية التي تتأثر كثيراً بشحة الماء [67]. وفي حالات أخرى قد لا يكون للجفاف تأثير او قد يكون مفيداً في زيادة سكان الحشرات العاشبة، مثال ذلك ظهور الحشرات بشكل وبائي بعد الفترات المناخية الحارة و الجافة خاصة في مناطق الغابات وأراضي المراعي ومن المحتمل ان يكون سبب ذلك هو ان الجفاف يؤثر في اليات مقاومة النبات للحشرات سلباً من جهة كما يعمل الجفاف من جهة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

اخرى على زيادة القيمة الغذائية للنبات [100]، كما يعمل الجفاف على زيادة مستويات السكريات والنتروجين في المجموع الخضري للنبات والسطح الداخلي للقلف وعصارة الخشب، مثال ذلك وجد ان سكريات المجموع الخضري لأشجار التنوب تزداد بمقدار 2.5 ضعف عند الجفاف.

إن الجفاف يعمل ايضاً على اضطراب عملية ايض النتروجين في العديد من النباتات الخشبية والعشبية مما يؤثر في النتيجة بنمو وخصوبة حشرات تلك النباتات [113]. إن تأثير نقص الرطوبة في النبات يؤدي الى حث عملية تغيير تراكم الأحماض الامينية الحرة في النبات. إن الحامض الاميني Proline يبدو انه حامض يعكس تأثير شحة الماء من خلال تراكمه في النبات بمستويات عالية [126 و113]. في نبات القطن وجد إن زيادة مستويات الـ Proline والأحماض الامينية الحرة يزيد من حساسية النبات لأضرار الحشرات وذلك لان الـ Proline يعمل في العديد من الأنواع الحشرية كمادة محفزة للتغذية (انظر الفصل السابع).

2-) تلوث الهواء Air pollution:- إن الصفات التركيبية للنبات مثل مورفولوجية سطح النبات والخشونة وكذلك مستويات مركبات الايض الأولية والثانوية يمكن ان تتأثر بتلوث الهواء كما اشار الى ذلك الباحث Hughes وآخرون [42 و 79].

تعد ملوثات الهواء مهمة لما تسببه من حالات تسمم للنبات Phytoxicity ومن هذه الملوثات ثاني اوكسيد الكبريت (So_2) والاوزون واوكسيد النتروجين (No) وثاني اوكسيد النتروجين (No_2) .

تتوفر اليوم أدلة كثيرة تربط بين تلوث الهواء وتغير إصابة الحشرات للنبات، هذه الأدلة تم الحصول عليها من خلال الملاحظات والدراسات مثل ظهور الحشرات بشكل وبائي في الغابات القريبة من المصانع. كما وجد في دراسة حقلية تم فيها السيطرة على إطلاق غاز الـ (So_2) الذي أدت زيادته الى حدوث فقدان في الحاصل لتحفيز الحشرات على التغذية، دراسات اخرى اظهرت ان حشرات المنْ وحشرات اخرى من ماصات العصارة نمت بصورة جيدة على النبات المعرض لتراكيز متوسطة من ملوثات الهواء. كما حدث انخفاض في أعداد سكان العديد من أنواع الحشرات القارضة في

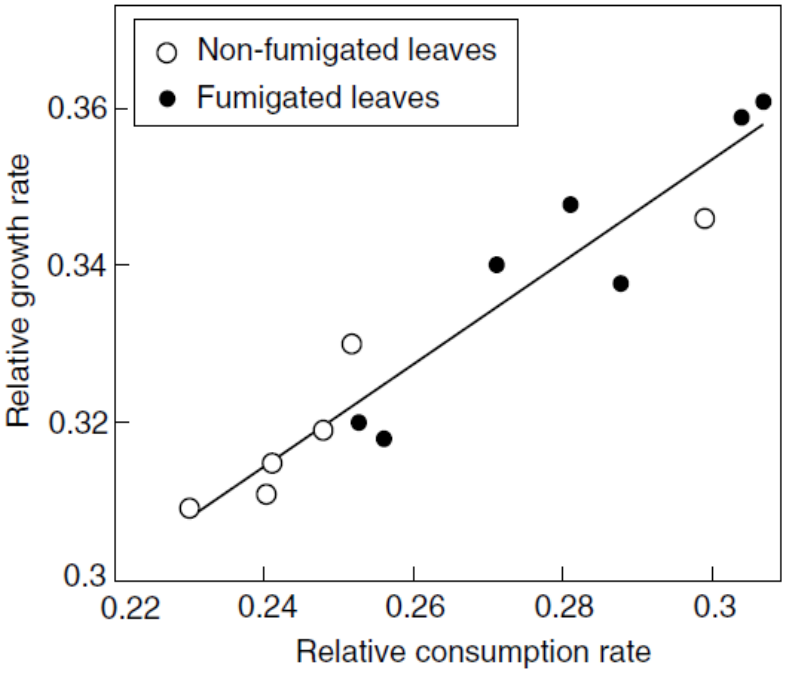
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الاجواء الملوثة فيما ازدادت أعداد أنواع أخرى منها. إن الملوثات قد تؤثر في سكان الحشرات العاشبة من خلال العمل على إحداث تغيير في نوعية عوائلها الغذائية او عن طريق التأثير في أعدائها الطبيعية، هناك اليوم أدلة كثيرة على ان الملوثات تؤثر معنوياً في نوعية العائل الغذائي إذ وجد في العديد من الأمثلة ان مستويات الأحماض الامينية الحرة والسكريات المختزلة ازدادت بينما محتوى الأوراق من البروتين اما ان يزداد او ينخفض، هذه التغيرات تعكس التغيرات الحاصلة في نسبة النتروجين الى الكاربوهيدرات.

إن تعرض العوائل النباتية لغاز ثاني اوكسيد الكبريت (So_2) له تأثيرات ايجابية او مفيدة في الغالب على اداء الحشرات العاشبة [183]. إن خنافس الفاصوليا المكسيكية *Epilachna varivestis* تفضل التغذية على المجموع الخضري لنبات فول الصويا المعرض لغاز (So_2) حيث أظهرت الخنافس نسبة نمو عالية وزيادة في خصوبتها عند تغذيتها على فول الصويا المعرض لغاز (So_2)، وسبب ذلك يرجع الى حدوث تغيرات في أوراق النبات استجابة للملوثات المؤكسدة فضلاً عن كمية الجلوتاثيون المختزلة Reduced Glutathion وفي المجموع الخضري لفول الصويا لوحظ حدوث تغير في تركيز الجلوتاثيون عند اجراء عملية التدخين Fumigation وكذلك في نسبة نمو الحشرات، وعند اضافة الجلوتاثيون الى المجموع الخضري لفول الصويا غير المدخن بغمر الأوراق المجروحة في محلول الجلوتاثيون لزيادة مستواه في المجموع الخضري لفول الصويا وجد حدوث تحفيز في نمو الحشرات بنفس الطريقة التي حدثت بها عند تعريض فول الصويا للـ(So_2).مما سبق يتضح دور ملوثات الهواء في حث التغيرات الكيميائية في النبات (الشكل 5-20). إن الأمطار الحاضمية قد لا توثر في النبات مباشرة الا ان من المحتمل ان يكون لها تأثيرات سلبية غير مباشرة على النبات من خلال ما تحدثه من تأثيرات سلبية في التربة من خلال تأثيرها في صفات التربة وفي نشاط كائنات التربة الدقيقة. بالرغم من ان غاز الـ Co_2 لا يعتبر من ملوثات الهواء الا أنه يعد أحد مكونات الغلاف الجوي الذي طالما تعرض للتغير بفعل الأنشطة البشرية على مستوى العالم. إن هناك ارتفاع في تركيزه على مستوى العالم

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

يصل الى 30% وذلك منذ أواسط القرن التاسع عشر وان من المتوقع ان يصل مستوى الـ Co_2 الى الضعف خلال السنوات الـ 50 – 75 القادمة. إن زيادة مستويات الـ Co_2 يؤثر بشكل عام في نمو النبات فضلاً عن تأثيره في مكونات الفيزيائية والكيميائية [50 و127].



الشكل (5-20): العلاقة بين استهلاك الغذاء ونمو خنفساء الفاصوليا المكسيكية المتغذية على فول الصويا المعرضة لـ So_2 تركيز 0.3 جزء بالمليون لمدة 24 ساعة مقارنة بنبات غير معامل ومضاف له الجلوتاثيون (عن Gughes و Voland، 1985) (89).

إن معظم الدراسات حول تأثير ارتفاع مستويات الـ Co_2 في النبات كانت غير قابلة للتفسير بالرغم من انها ادت الى زيادة نسبة الكاربون الى النتروجين في اوراق النبات [11]. كذلك وجد ان الحشرات ذات اجزاء الفم القارضة الماضغة تعمد الى تعويض نوعية الغذاء الرديئة للنباتات المعاملة بالـ Co_2 عن طريق زيادة الكمية المتناولة من الغذاء المعامل مقارنة بالغذاء غير المعامل [181]. كما وجد ان تعويض أشجار البتولا Brich لضعف تركيز الـ Co_2 الموجودة في الجو ادى الى حدوث انخفاض في نسبة نتروجين المجموع الخضري بنسبة 23% فيما تضاعف تركيز التانينات بينما تضاعف النشأ ثلاث مرات. وعند استخدام المجموع الخضري للبتولا المعرضة للتركيز

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

المضاعف من الـ Co_2 لتغذية ثلاثة أنواع مختلفة من يرقات حرشفية الأجنحة وجد ان التغيرات الكيميائية الحاصلة في المجموع الخضري. كما سبق الإشارة إليها أدت الى زيادة كمية الطعام المستهلك من قبل اليرقات او اختزال نمو اليرقات وزيادة الفترة اللازمة لنمو اليرقات وخفض كفاءة عملية تحويل الطعام [108]. إن استجابات حشرات المنْ للزيادة في مستويات الـ Co_2 تباينت بشكل كبير، ففي بعض الحالات كانت هناك زيادة في اداء المنْ بينما في حالات انخفض الأداء وكانت التأثيرات سلبية [86]. وفي تجربة حقلية وجد حدوث زيادة كبيرة في الأعداء الطبيعية للمنْ عند المستويات المرتفعة من الـ Co2 مقارنة بالمستوى الطبيعي من الـ Co_2 [127]. إن زيادة مستوى الـ Co_2 قد تؤثر في عوامل أخرى مثل الغيوم ودرجة الحرارة والمترسبات وغيرها من العوامل التي قد تؤثر في التداخلات ما بين الحشرات والنبات [11 و178].

الخلاصات Conclusions

إن النسيج النباتي بعيد جداً من ان يكون مصدر مثالي لغذاء الحشرات وذلك لانخفاض محتواه من النتروجين وارتفاع مستويات الكيميائيات الحليلة فيه. إن الاحتياجات الغذائية الخاصة بالحشرات العاشبة تعتمد على المكونات الكيميائية للغذاء الذي توفره لها عوائلها النباتية، هذه العوائل تتباين هي الأخرى في المكان والزمان وفي محتواها من المركبات الكيميائية المضادة للحشرات العاشبة. مثال ذلك التربينات الأحادية Monoterpenes الموجودة في أشجار الطرفة Tamarack أظهرت تبايناً في نوعيتها ضمن الشجرة الواحدة لا تقل عن التباينات الموجودة بين الأشجار [133] هذا التباين بالطبع سيكون له تأثير في اداء الحشرات حيثان نمو اليرقات القياسة المسماة *Epirrita autumnata* اختلف بنسبة 30% عند نموها على نفس شجرة البتولا [125].

إن التباين الطبيعي الموجود في مكونات النبات الكيميائية ربما يتم تعزيزه او زيادته بفعل العوامل البيئية ومسببات الأمراض وتلوث الهواء وتوفر الماء والعناصر الغذائية وعوامل اخرى مؤثرة. إن ميل الحشرات العاشبة لتناول كميات كبيرة من الغذاء للتعويض عن نقص او رداءة الغذاء قد يعرضها الى خطر التسمم الداخلي

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

بالكيميائيات الحليلة. إن التوازن بين نوعية الغذاء الذي توفره النباتات وبين اقل نوعية غذاء تحتاجها الحشرة هي مسألة تحتاج الى مهارة وخبرة. هناك اليوم كم كبير من المراجع التي تتناول موضوع علم بيئة التغذية الكمية للتفاعلات ما بين الحشرات والنبات وان معظم المعلومات المتوفرة تعتمد على الدراسات المختبرية ومن هذه المراجع:-

- Slansky و Scriber [164].
- Slansky و Rodriguez [163].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

References المصادر

1. Abisgold, J.D. and Simpson, S.J. (1987). The physiology of compensation by locusts for changes in dietary protein. Journal of Experimental Biology, 129, 329–46.
2. Ahmad, S. (1986). Enzymatic adaptations of herbivorous insects and mites to phytochemicals. Journal of Chemical Ecology, 12, 533–60.
3. Aidley, D.J. (1976). Increase in respiratory rate during feeding in larvae of the armyworm, *Spodoptera exempta*. Physiological Entomology, 1, 73–5.
4. Allen, S.E., Grimshaw, H.M., Parkinson, J.A., and Quarmby, C. (1974). Chemical analysis of ecological materials. Blackwell, London.
5. Ambrose, H.J. and Regupathy, A. (1992). Influence of host plants on the susceptibility of *Myzus persicae* (Sulz.) to certain insecticides. Insect Science and its Application, 13, 79–86.
6. Anantha Raman, K.V., Magadum, S.B., and Datta, R.K. (1994). Feed efficiency of the silkworm *Bombyx mori* L. hybrid (NB4D2 x KA). Insect Science and its Application, 15, 111–16.
7. Andersen, P.C., Brodbeck, B.V., and Mizell, R.F. (2003). Plant and insect characteristics in response to increasing density of *Homalodisca coagulata* on three host species: a quantification of assimilate extraction. Entomologia Experimentalis et Applicata, 107, 57–68.
8. Anderson, T.E. and Leppla, N.C. (1992). Advances in insect rearing research and pest management. Westview Press, Boulder, CO.
9. Appel, H.M. (1994). The chewing herbivore gut lumen: physicochemical conditions and their impact on plant nutrients, allelochemicals, and insect pathogens. In Insect–plant interactions, Vol. 5 (ed. E.A. Bernays), pp. 209–23. CRC Press, Boca Raton.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

10. Axelsson, B. and A ˚ gren, G.I. (1979). A correction for food respiration in balancing energy budgets. Entomologia Experimentalis et Applicata, 25, 260–6.
11. Ayres, M.P. (1993). Plant defense, herbivory, and climate change. In Biotic interactions and global change (ed. P.M. Kareiva, J.G. Kingsolver, and R.B. Huey), pp. 75–94. Sinauer, Sunderland, MA.
12. Barbehenn, R.V. (2003). Antioxidants in grasshoppers: higher levels defend the midgut tissues of a polyphagous species than a graminivorous species. Journal of Chemical Ecology, 29, 683–702.
13. Barbehenn, R.V., Walker, A.C., and Uddin, F. (2003). Antioxidants in the midgut fluids of a tannin-tolerant and a tannin-sensitive caterpillar: effects of seasonal changes in tree leaves. Journal of Chemical Ecology, 29, 1099–116.
14. Barbehenn, R.V. and Martin, M.M. (1994). Tannin sensitivity in larvae of *Malacosoma disstria* (Lepidoptera): roles of the peritrophic envelope and midgut oxidation. Journal of Chemical Ecology, 20, 1985–2001.
15. Barbercheck, M.E., Wang, J., and Hirsh, I.S. (1995). Host plant effects on entomopathogenic nematodes. Journal of Invertebrate Pathology, 66, 169–77.
16. Barbosa, P. (1993). Lepidopteran foraging on plants in agrosystems: constraints and consequences. In Caterpillars. Ecological and evolutionary constraints on foraging (ed. N.E. Stamp and T.M. Casey), pp. 523–66. Chapman & Hall, New York.
17. Barbosa, P., Krischik, V.A., and Jones, O.G. (1991). Microbial mediation of plant–herbivore interactions. Wiley, New York.
18. Beck, S.D. and Reese, J.C. (1976). Insect–plant interactions: nutrition and metabolism. Recent Advances in Phytochemistry, 10, 41–92.
19. Behmer, S.T. and Nes, W.D. (2003). Insect sterol nutrition and physiology: a global overview. Advances in Insect Physiology, 31, 1–72.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

20. Berenbaum, M. (1985). Brementown revisited: interactions among allelochemicals in plants. Recent Advances in Phytochemistry, 19, 139–69.
21. Berenbaum, M.R. (1986). Target site insensitivity in insect–plant interactions. In Molecular aspects of insect–plant associations (ed. L.B. Brattsten and S. Ahmad), pp. 257–72. Plenum Press, New York.
22. Berenbaum, M.R. (1995). Turnabout is fair play: secondary roles for primary compounds. Journal of Chemical Ecology, 21, 925–40.
23. Berenbaum, M.R. (2002). Postgenomic chemical ecology: from genetic code to ecological interactions. Journal of Chemical Ecology, 28, 873–96.
24. Berenbaum, M. and Neal, J.J. (1985). Synergism between myristicin and xanthotoxin, a naturally co-occurring plant toxicant. Journal of Chemical Ecology, 11, 1349–58.
25. Bernays, E.A. (1982). The insect on the plant—a closer look. In Proceedings of the 5th international symposium on insect–plant relationships (ed. J.H. Visser and A.K. Minks), pp. 3–17. Pudoc, Wageningen.
26. Bernays, E.A. (1986). Evolutionary contrasts in insects: nutritional advantages of holometabolous development. Physiological Entomology, 11, 377–82.
27. Bernays, E.A. (1997). Feeding by lepidopterous larvae is dangerous. Ecological Entomology, 22, 121–3.
28. Bernays, E.A. and Chapman, R.F. (1994). Host-plant selection by phytophagous insects. Chapman & Hall, New York.
29. Bernays, E.A. and Lewis, A.C. (1986). The effect of wilting on palatability of plants to *Schistocerca gregaria*, the desert locust. Oecologia, 70, 132–5.
30. Bernays, E.A., Cooper Driver, G., and Bilgener, M. (1989). Herbivores and plant tannins. Advances in Ecological Research, 19, 263–302.
31. Berry, R.E., Yu, S.J., and Terriere, L.C. (1980). Influence of host plants on insecticide metabolism and management

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

of variegated cutworm. Journal of Economic Entomology, 73, 771–4.
32. Blau, P.A., Feeny, P., and Contardo, L. (1978). Allylglucosinolate and herbivorous caterpillars: a contrast in toxicity and tolerance. Science, 200, 1296–8.
33. Blua, M.J., Perring, T.M., and Madore, M.A. (1994). Plant virus-induced changes in aphid population development and temporal fluctuations in plant nutrients. Journal of Chemical Ecology, 20, 691–707.
34. Bown, D.P., Wilkinson, H.S., and Gatehouse, J.A. (2004). Regulation of expression of genes encoding digestive proteases in the gut of a polyphagous lepidopteran larva in response to dietary protease inhibitors. Physiological Entomology, 29, 278–90.
35. Brattsten, L.B. (1979). Biochemical defense mechanisms in herbivores against plant allelochemicals. In Herbivores. Their interaction with secondary plant metabolites (ed. G.A. Rosenthal and D.H. Janzen), pp. 200–70. Academic Press, New York.
36. Brattsten, L.B. (1988). Enzymic adaptations in leaffeeding insects to host-plant allelochemicals. Journal of Chemical Ecology, 14, 1919–39.
37. Brattsten, L.B. (1992). Metabolic defenses against plant allelochemicals. In Molecular aspects of insect– plant associations (ed. L.B. Brattsten and S. Ahmad), pp. 176–242. Plenum Press, New York.
38. Breen, J.P. (1994). Acremonium endophyte interactions with enhanced plant resistance to insects. Annual Review of Entomology, 39, 401–23.
39. Brewer, J.W., O'Neill, K.M., and Deshon, R.E. (1987). Effects of artificially altered foliar nitrogen levels on development and survival of young instars of western spruce budworm, *Choristoneura occidentalis* Freeman. Journal of Applied Entomology, 104, 121–30.
40. Brodbeck, B. and Strong, D. (1987). Amino acid nutrition of herbivorous insects and stress to host plants. In Insect

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

outbreaks (ed. P. Barbosa and J.C. Schultz), pp. 347–64. Academic Press, San Diego.
41. Brodbeck, B.V., Mizell, R.F., and Andersen, P.C. (1993). Physiological and behavioral adaptations of three species of leafhoppers in response to the dilute nutrient content of xylem fluid. Journal of Insect Physiology, 39, 73–81.
42. Brown, V.C. (1995). Insect herbivores and gaseous air pollutants—current knowledge and predictions. In Insects in a changing environment (ed. R. Harrington and N.E. Stork), pp. 219–49. Academic Press, London.
43. Bultman, T. L., McNeill, M. R., and Goldson, S. L. (2003). Isolate-dependent impacts of fungal endophytes in a multitrophic interaction. Oikos, 102, 491–6.
44. Campbell, B.C. (1989). On the role of microbial symbiotes in herbivorous insects. In Insect–plant interactions, Vol. 1 (ed. E.A. Bernays), pp. 1–44. CRC Press, Boca Raton.
45. Cianfrogna, J.A., Zangerl, A.R., and Berenbaum, M.R. (2002). Dietary and developmental influences on induced detoxification in an oligophage. Journal of Chemical Ecology, 28, 1349–64.
46. Claussen, W. (2005). Proline as a measure of stress in tomato plants. Plant Science, 168, 241–8.
47. Clay, K. and Schardl, C. (2002). Evolutionary origins and ecological consequences of endophyte symbiosis with grasses. American Naturalist, 160, S99–S127.
48. Cohen, A.C. and Patana, R. (1984). Efficiency of food utilization by *Heliothis zea* (Lepidoptera: Noctuidae) fed artificial diets or green beans. Canadian Entomologist, 116, 139–46.
49. Cohen, A.C. (2004). Insect diets: science and technology. CRC Press, Boca Raton, FL.
50. Coley,D.,Massa,M.,Lovelock, E., andWinter,K. (2002). Effects of elevated CO2 on foliar chemistry of saplings of nine species of tropical tree. Oecologia, 133, 62–9.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

51. Dethier, V.G. and Schoonhoven, L.M. (1968). Evaluation of evaporation by cold and humidity receptors in caterpillars. Journal of Insect Physiology, 14, 1049–54.
52. Dillon, R.J. and Dillon, V.M. (2004). The gut bacteria of insects: nonpathogenic interactions. Annual Review of Entomology, 49, 71–92.
53. Dolezal, P.,Bextine,B.R.,Dolezalova,R.,andMiller, T.A. (2004). Novel methods of monitoring the feeding behavior of *Homalodisca coagulata* (Say) (Hemiptera; Cicadellidae). Annals of
54. Douglas, A.E. (1998). Nutritional interactions in insect–microbial symbioses: aphids and their symbiotic bacteria Buchnera. Annual Review of Entomology, 43, 17–37.
55. Douglas, A.E. (2003a). Buchnera bacteria and other symbionts of aphids. In Insect symbiosis (ed. K. Bourtzis and T. Miller), pp. 23–38. CRC Press, Boca Raton.
56. Douglas, A.E. (2003b). The nutritional physiology of aphids. Advances in Insect Physiology, 31, 73–140.
57. Douglas, A.E., Minto, L.B., and Wilkinson, T.L (2001). Quantifying nutrient production by the microbial symbionts in an aphid. Journal of Experimental Biology, 204, 349–58.
58. Dowd, P.F. (1991). Symbiont-mediated detoxification in insect herbivores. In Microbial mediation of plant–herbivore interactions (ed. P. Barbosa, V.A. Krischik, and O.G. Jones), pp. 411–40. Wiley, New York.
59. Duffey, S.S., Bloem, K.A., and Campbell, B.C. (1986). Consequences of sequestration of plant natural products in plant–insect–parasitoid interactions. In Interactions of plant resistance and parasitoids and predators of insects (ed. D.J. Boethel and R.D. Eikenbary), pp. 31–60. Ellis Horwood, Chichester.
60. Duke, J.A. and Bogenschutz-Godwin, M.J. (1999). The synergy principle at work in plants, pathogens, insects, herbivores, and humans. In Natural products from plants (ed. P.B. Kaufman, L.J. Cseke, S. Warber, J.A. Duke, and H.L. Brielmann), pp. 183–205. CRC Press, Boca Raton.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

61. Faeth, S. H. (2002). Are endophytic fungi defensive plant mutualists? Oikos, 98, 25–36.
62. Feeny, P. (1970). Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. Ecology, 51, 565–81.
63. Feeny, P. (1992). The evolution of chemical ecology: contributions from the study of herbivorous insects. In Herbivores. Their interactions with secondary plant metabolites, Vol. 2 (2nd edn) (ed. G.A. Rosenthal and M.R. Berenbaum), pp. 1–44. Academic Press, San Diego.
64. Feyereisen, R. (1999). Insect P450 enzymes. Annual Review of Entomology, 44, 507–33.
65. Fiedler, K., Krug, E., and Proksch, P. (1993). Complete elimination of hostplant quinolizidine alkaloids by larvae of a polyphagous lycaenid butterfly Callophrys rubi. Oecologia, 94, 441–5.
66. Fischer, K. and Fiedler, K. (2000). Response of the copper butterfly *Lycaena tityrus* to increased leaf nitrogen in natural food plants: evidence against the nitrogen limitation hypothesis. Oecologia, 124, 235–41.
67. Forkner, R.E. and Hunter, M.D. (2000). What goes up must come down? Nutrient addition and predation pressure on oak herbivores. Ecology, 81, 1588–1600.
68. Gelman, D.B., Bell, R.A., Liska, L.J., and Hu, J.S. (2001). Artificial diets for rearing the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. Journal of Insect Science, 1(7), 1–11.
69. Gould, F. (1991). Arthropod behavior and the efficacy of plant protectants. Annual Review of Entomology, 36, 305–30.
70. Gouveia, S.M., Simpson, S.J., Raubenheimer, D., and Zanotto, F.P. (2000). Patterns of respiration in *Locusta migratoria* nymphs when feeding. Physiological Entomology, 25, 88–93.
71. Grewal, S.K., Grewal, P.S., and Gaugler, R. (1995). Endophytes of fescue grasses enhance susceptibility of

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

Popillia japonica larvae to an entomopathogenic nematode. Entomologia Experimentalis et Applicata, 74, 219–24.
72. Guthrie, W.D., Larvis, J.L., and Reed, G.L. (1984). Leaf-feeding damage by European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) larvae reared one generation each year on dent maize and eight generations each year on a meridic diet (for eight years) and then reared continuously on a meridic diet for eight additional years. Journal of the Kansas Entomological Society, 57, 352–4.
73. Haile, F.J. (2001). Drought stress, insects, and yield loss. In Biotic stress and yield loss (ed. R.K.D. Peterson and L.G. Higley), pp. 117–34. CRC Press, Boca Raton.
74. Ha¨gele, B.F. and Rowell-Rahier, M. (1999). Dietary mixing in three generalist herbivores: nutrient complementation or toxin dilution. Oecologia, 119, 521–33.
75. Hajek, A.E. and St Leger, R.J. (1994). Interactions between fungal pathogens and insect hosts. Annual Review of Entomology, 39, 293–322.
76. Hammond, A.M. and Hardy, T.N. (1988). Quality of diseased plants as hosts for insects. In Plant stress– insect interactions (ed. E.A. Heinrichs), pp. 381–432. John Wiley, New York.
77. Hatcher, P.E. (1995). 3-Way interactions between plant–pathogenic fungi, herbivorous insects and their host plants. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 70, 639–94.
78. Haukioja, E., Ossipov, V., and Lempa, K. (2002). Interactive effects of leaf maturation and phenolics on consumption and growth of a geometrid moth. Entomologia Experimentalis et Applicata, 104, 125–36.
79. Helio¨vaara, K. and Va¨isa¨nen, R. (1993). Insects and pollution. CRC Press, Boca Raton.
80. Henn, M. (1999). The changes of polyphenols as a result of the passage through the gut of the gypsy moth *Lymantria*

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

dispar (Lep., Lymantriidae): influence on the growth of the larvae. Journal of Applied Entomology, 123, 391–5.

81. Henn, M.W. and Schopf, R. (2001). Response of beech (Fagus sylvatica) to elevated CO2 and N: influence on larval performance of the gypsy moth *Lymantria dispar* (Lep., Lymantriidae). Journal of Applied Entomology, 125, 501–5.
82. Henriksson, J., Haukioja, E., Ossipov, V., Ossipova, S., Sillanpa¨a¨, S., Kapari, L., et al. (2003). Effects of host shading on consumption and growth of the geometrid *Epirrita autumnata*: interactive roles of water, primary and secondary compounds. Oikos, 103, 3–16.
83. Hinks, C.F. and Spurr, D.T. (1989). Effect of food plants on the susceptibility of the migratory grasshopper (Orthoptera: Acrididae) to deltamethrin and dimethoate. Journal of Economic Entomology, 82, 721–6.
84. Hiratsuka, E. (1920). Researches on the nutrition of the silkworm. Bulletin of the Sericulture Experimental Station Japan, 1, 257–315.
85. Hirayama, C., Konno, K., and Shinbo, H. (1996). Utilization of ammonia as a nitrogen source in the silkworm, *Bombyx mori*. Journal of Insect Physiology, 42, 983–8.
86. Holopainen, J.K. (2002). Aphid response to elevated ozone and CO2. Entomologia Experimentalis et Applicata, 104, 137–42.
87. Huberty, A.F. and Denno, R.F. (2004). Plant water stress and its consequences for herbivorous insects: a new synthesis. Ecology, 85, 1383–98.
88. Hughes, P.R. (1988). Insect populations on host plants subjected to air pollution. In Plant stress–insect interactions (ed. E.A. Heinrichs), pp. 249–319. John Wiley, New York.
89. Hughes, P.R. and Voland, M.L. (1988). Increase in feeding stimulants as the primary mechanism by which SO2 enhances performance of Mexican bean beetle on soybean. Entomologia Experimentalis et Applicata, 48, 257–62.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

90. Jallow, M.F.A., Dugassa-Gobena, D., and Vidal, S. (2004). Indirect interaction between an unspecialized endophytic fungus and a polyphagous moth. Basic and Applied Ecology, 5, 183–91.
91. Johnson, S.N., Douglas, A.E., Woodward, S., and Hartley, S.E. (2003). Microbial impacts on plant– herbivore interactions: the indirect effects of a birch pathogen on a birch aphid. Oecologia, 134, 388–96.
92. Kam, M. and Degen, A.A. (1997). Energy budget in free-living animals: a novel approach based on the doubly labelled water method. American Journal of Physiology, 272, 1336–43.
93. Karban, R. and Agrawal, A.A. (2002). Herbivore offense. Annual Review of Ecology and Systematics, 33, 641–64.
94. Karowe, D.N. (1989). Differential effect of tannic acid on two tree-feeding Lepidoptera: implications for theories of plant anti-herbivore chemistry. Oecologia, 80, 507–12.
95. Keating, S.T., Yendol, W.G., and Schultz, J.C. (1988). Relationship between susceptibility of gypsy moth larvae (Lepidoptera; Lymantriidae) to a baculovirus and host plant foliage constituents. Environmental Entomology, 17, 952–8.
96. Keating, S.T., Schultz, J.C., and Yendol, W.G. (1990). The effect of diet on gypsy moth (*Lymantria dispar*) larval midgut pH, and its relationship with larval susceptibility to a baculovirus. Journal of Invertebrate Pathology, 56, 317–26.
97. Keena, M.A., Odell, T.M., and Tanner, J.A. (1995). Effects of diet ingredient source and preparation method on larval development of laboratory-reared gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae). Annals of the Entomological Society of America, 88, 672–9.
98. Klekowski, R.Z. and Duncan, A. (1975). Physiological approach to ecological energetics. In Methods for ecological bioenergetics (ed. W. Grodzinski, R.Z. Klekowski, andA. Duncan),pp. 15–64. Blackwell, Oxford.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

99. Kogan, M. (1986). Bioassays for measuring quality of insect food. In Insect–plant interactions (ed. J.R. Miller and T.A. Miller), pp. 155–89. Springer, New York.
100. Kopper, B.J., Jakobi, V.N., Osier, T.L., and Lindroth, L.R. (2002). Effects of paper birch condensed tannin on whitemarked tussock moth (Lepidoptera: Lymantriidae) performance. Environmental Entomology, 31, 10–14.
101. Koricheva, J., Larsson, S., and Haukioja, E. (1998). Insect performance on experimentally stressed woody plants: a meta-analysis. Annual Review of Entomology, 43, 195–216.
102. Krischik, V.A. (1991). Specific or generalized plant defense: reciprocal interactions between herbivores and pathogens. In Microbial mediation of plant– herbivore interactions (ed. P. Barbosa, V.A. Krischik, and O.G. Jones), pp. 309–340. Wiley, New York.
103. Kukal, O. and Dawson, T.E. (1989). Temperature and food quality influences feeding behavior, assimilation efficiency and growth rate of arctic woolly-bear caterpillars. Oecologia, 79, 526–32.
104. Lauzon, C.R., Potter, S.E., and Prokopy, R.J. (2003). Degradation and detoxification of the dihydrochalcone phloridzin by *Enterobacter agglomerans*, a bacterium associated with the apple pest, *Rhagoletis pomonella* (Walsh) (Diptera: Tephritidae). Environmental Entomology, 32, 953–62.
105. Lavoie, B. and Oberhauser, K.S. (2004). Compensatory feeding in *Danaus plexippus* (Lepidoptera: Nymphalidae) in response to variation in host plant quality. Environmental Entomology, 33, 1062–9.
106. Lee, K.P., Raubenheimer, D., and Simpson, S.J. (2004). The effects of nutritional imbalance on compensatory feeding for cellulose-mediated dietary dilution in a generalist caterpillar. Physiological Entomology, 29, 108–17.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

107. Li, X., Schuler, M.A., and Berenbaum, M.R. (2002). Jasmonate and salicylate induce expression of herbivore cytochrome P450 genes. Nature, 419, 712–15.
108. Lindroth, R.L. (1991). Differential toxicity of plant allelochemicals to insects: roles of enzymatic detoxification systems. In Insect–plant interactions, Vol. 3 (ed. E.A. Bernays), pp. 1–33. CRC Press, Boca Raton.
109. Lindroth, R.L., Arteel, G.E., and Kinney, K.K. (1995). Responses of three saturniid species to paper birch grown under enriched CO2 atmospheres. Functional Ecology, 9, 306–11.
110. Loader, C. and Damman, H. (1991). Nitrogen content of food plants and vulnerability of *Pieris rapae* to natural enemies. Ecology, 72, 1586–90.
111. McEvoy, P.B. (1984). Increase in respiratory rate during feeding in larvae of the cinnabar moth *Tyria jacobaeae*. Physiological Entomology, 9, 191–5.
112. McNeill, S. and Southwood, T.R.E. (1978). The role of nitrogen in the development of insect plant relationships. In Biochemical aspects of plant and animal coevolution (ed. J.B. Harborne), pp. 77–98. Academic Press, London.
113. Mattson, W.J. (1980). Herbivory in relation to plant nitrogen content. Annual Review of Ecology and Systematics, 11, 119–61.
114. Mattson, W.J. and Haack, R.A. (1979). The role of drought stress in provoking outbreaks of phytophagous insects. In Insect outbreaks (ed. P. Barbosa and J.C. Schultz), pp. 365–407. Academic Press, San Diego.
115. Meade, T. and Hare, J.D. (1994). Effects of genetic and environmental host plant variation on the susceptibility of two noctuids to *Bacillus thuringiensis*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 70, 165–78.
116. Meisner, J., Ishaaya, I., Ascher, K.R.S., and Zur, M. (1978). Gossypol inhibits protease and amylase activity of *Spodoptera littoralis* Boisduval larvae. Annals of the Entomological Society of America, 71, 5–8.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

117. Mellanby, K. and French, R.A. (1958). The importance of drinking water to larval insects. Entomologia Experimentalis et Applicata, 1, 116–24.
118. Mittler, T.E. (1970). Uptake rates of plant sap and synthetic diet by the aphid *Myzus persicae*. Annals of the Entomological Society of America, 63, 1701–5.
119. Mohamad, B.M. and van Emden, H.F. (1989). Host plant modification to insecticide susceptibility in *Myzus persicae* (Sulz.). Insect Science and its Application, 10, 699–703.
120. Moran, N. (2002). The ubiquitous and varied role of infection in the lives of animals and plants. American Naturalist, 160, S1–S8.
121. Musser, R.O., Hum-Musser, S.M., Felton, G.W., and Gergerich, R.C. (2003). Increased larval growth and preference for virus-infected leaves by the Mexican bean beetle, *Epilachna varivestis* Mulsant, a plant virus vector. Journal of Insect Behavior, 16, 247–56.
122. Navon, A., Hare, J.D., and Federici, B.A. (1993). Interactions among *Heliothis virescens* larvae, cotton condensed tannin and the CryIA(c) d-endotoxin of Bacillus thuringiensis. Journal of Chemical Ecology, 19, 2485–99.
123. Neal, J.J. (1987). Metabolic costs of mixed-function oxidase induction in *Heliothis zea*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 43, 175–9.
124. Nelson, A.C. and Kursar, T.A. (1999). Interactions among plant defense compounds: a method for analysis. Chemoecology, 9, 81–92.
125. Omacini, M., Chaneton, E.J., Ghersa, C.M., and Mu¨ ller, C.B. (2001). Symbiotic fungal endophytes control insect–parasite interaction webs. Nature, 409, 78–81.
126. Orians, C.M. and Jones, C.G. (2001). Plants as resource mosaics: a functional model for predicting patterns of within-plant resource heterogeneity to consumers based on vascular architecture and local environmental variability. Oikos, 94, 493–504.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

127. Peng, Z. and Miles, P.W. (1988). Studies on the salivary physiology of plant bugs: function of the catechol oxidase of the rose aphid. Journal of Insect Physiology, 11, 1027–33.
128. Percy, K.E., Awmack, C.S., Lindroth, R.L., Kubiske, M.E., Kopper, B.J., Isebrands, J.G., et al. (2002). Altered performance of forest pests under atmospheres enriched by CO2 and O3. Nature, 420, 403–7
129. Peterson, C.C., Walton, B.M., and Bennett, A.F. (1999). Metabolic costs of growth in free-living Garter snakes and the energy budget of ectotherms. Functional Ecology, 13, 500–7.
130. Peterson, R.K.D., Higley, L.G., Haile, J., and Barrigossi, J.A.F. (1998). Mexican bean beetle (Coleoptera: Coccinelidae) injury affects photosynthesis of Glycine max and Phaseolus vulgaris. Environmental Entomology, 27, 373–81.
131. Petrusewicz, K. and MacFayden, A. (1970). Productivity of terrestrial animals: principles and methods, IBP Handbook 13. Blackwell, Oxford.
132. Phelan, P.L. and Stinner, B.R. (1992). Microbial mediation of plant–herbivore ecology. In Herbivores. Their interactions with secondary plant metabolites, Vol. 2 (2nd edn) (ed. G.A. Rosenthal and M.R. Berenbaum), pp. 279–315. Academic Press, San Diego.
133. Poprawski, T.J.,Greenberg, S.M., andCiomperlik,M.A. (2000). Effect of host plant on *Beauveria bassianaand Paecilomyces fumosoroseus*-induced mortality of *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae). Environmental Entomology, 29, 1048–53.
134. Powell, J.S. and Raffa, K.F. (1999). Sources of variation in concentration and composition of foliar monoterpenes in tamarack (*Larix laricina*) seedlings: roles of nutrient availability, time of season, and plant architecture. Journal of Chemical Ecology, 25, 1771–97.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

135. Raubenheimer, D. and Simpson, S.J. (1994). An analysis of nutrient budgets. Functional Ecology, 8, 783–91.
136. Rausher, M.D. (1982). Population differentiation in *Euphydras editha* butterflies, larval adaptation to different hosts. Evolution, 36, 581–90.
137. Reese, J.C. and Field, M.D. (1986). Defense against insect attack in susceptible plants: cutworm (Lepidoptera: Noctuidae) growth on corn seedlings and artificial diet. Annals of the Entomological Society of America, 79, 372–6.
138. Riemer, J. and Whittaker, J.B. (1989). Air pollution and insect herbivores: observed interactions and possible mechanisms. In Insect–plant interactions, Vol. 1 (ed. E.A. Bernays), pp. 73–105. CRC Press, Boca Raton.
139. Roessingh, P., Bernays, E.A., and Lewis, A.C. (1985). Physiological factors influencing preference for wet and dry food in Schistocerca gregaria nymphs. Entomologia Experimentalis et Applicata, 37, 89–94.
140. Rose, H.A. (1985). The relationship between feeding specialization and host plants to aldrin epoxidase activites of midgut homogenates in larval Lepidoptera. Ecological Entomology, 10, 455–67.
141. Saikkonen, N., Helander, M., Ranta, H., Neuvonen, S., Virtanen, T., Suomela, J., et al. (1996). Endophytemediated interactions between woody plants and insect herbivores? Entomologia Experimentalis et Applicata, 80, 269–71.
142. Schmidt, D.J. and Reese, J.C. (1986). Sources of error in nutritional index studies of insects on artificial diet. Journal of Insect Physiology, 32, 193–8.
143. Schroeder, L.A. (1981). Consumer growth efficiencies, their limits and relationships to ecological energetics. Journal of Theoretical Biology, 93, 805–28.
144. Schroeder, L.A. (1986). Protein limitation of a tree leaf feeding Lepidopteran. Entomologia Experimentalis et Applicata, 41, 115–20.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

145. Schultz, J.C. and Keating, S.T. (1991). Host-plantmediated interactions between the gypsy moth and a baculovirus. In Microbial mediation of plant–herbivore interactions (ed. P. Barbosa, V.A. Krischik, and O.G. Jones), pp. 489–506. Wiley, New York.
146. Scott Brown, A.S., Simmonds, M.S.J., and Blaney, W.M. (2002). Relationship between nutritional composition of plant species and infestation levels of thrips. Journal of Chemical Ecology, 28, 2359–409.
147. Scriber, J.M. (1979). Effects of leaf-water supplementation upon post-ingestive nutritional indices of forb-, shrub-, vine-, and tree-feeding Lepidoptera. Entomologia Experimentalis et Applicata, 25, 240–55.
148. Scriber, J.M. (1984). Host-plant suitability. In Chemical ecology of insects (ed. W.J. Bell and R.T. Carde´), pp. 159–202. Chapman & Hall, London.
149. Scriber, J.M. and Slansky, F. (1981). The nutritional ecology of immature insects. Annual Review of Entomology, 26, 183–211.
150. Self, L.S., Guthrie, F.E., and Hodgson, E. (1964). Metabolism of nicotine by tobacco-feeding insects. Nature, 204, 300–1.
151. Shen, S.K. and Dowd, P.F. (1991). Detoxification spectrum of the cigarette beetle symbiont *Symbiotaphrina kochii* in culture. Entomologia Experimentalis et Applicata, 60, 51–9.
152. Showler, A.T. (2002). Effects of water deficit stress, shade, weed competition, and kaolin particle film on selected foliar free amino acid accumulations in cotton, *Gossypium hirsutum* (L.). Journal of Chemical Ecology, 28, 631–51.
153. Showler, A.T. and Moran, P.J. (2003). Effects of drought stressed cotton, *Gossypium hirsutum* L., on beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hu¨ bner), oviposition, and larval feeding preferences and growth. Journal of Chemical Ecology, 29, 1997–2011.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

154. Simpson, S.J. and Abisgold, J.D. (1985). Compensation by locusts for changes in dietary nutrients: behavioural mechanisms. Physiological Entomology, 10, 443–52.
155. Simpson, S.J. and Raubenheimer, D. (1996). Feeding behaviour, sensory physiology and nutritional feedback: a unifying model. Entomologia Experimentalis et Applicata, 80, 55–64.
156. Simpson, S.J. and Raubenheimer, D. (2001). The geometric analysis of nutrient–allelochemical interactions: a case study using locusts. Ecology, 82, 422–39.
157. Simpson, S.J. and Simpson, C.L. (1990). The mechanisms of nutritional compensation by phytophagous insects. In Insect–plant interactions, Vol. 2 (ed. E.A. Bernays), pp. 111–160. CRC Press, Boca Raton.
158. Simpson, S.J., Simmonds, M.S.J., and Blaney, W.M. (1988). A comparison of dietary selection behavior in larval Locusta migratoria and *Spodoptera littoralis*. Physiological Entomology, 13, 225–38.
159. Singer, M. (2001). Determinants of polyphagy by a woolly bear caterpillar: a test of the physiological efficiency hypothesis. Oikos, 93, 194–204.
160. Singh, P. and Moore, R.F. (1985). Handbook of insect rearing, 2 Vols. Elsevier, *Amsterdam*.
161. Slansky, F. (1992). Allelochemical–nutrient interactions in herbivore nutritional ecology. In Herbivores. Their interactions with secondary plant metabolites, Vol. 2 (2nd edn) (ed. G.A. Rosenthal and M.R. Berenbaum), pp. 135–74. Academic Press, San Diego.
162. Slansky, F. (1993). Nutritional ecology: the fundamental quest for nutrients. In Caterpillars. Ecological and evolutionary constraints on foraging, (ed.N.E. Stamp and T.M. Casey), pp. 29–91. Chapman & Hall, New York.
163. Slansky, F. and Feeny, P. (1977). Stabilization of the rate of nitrogen accumulation by larvae of the cabbage butterfly on wild and cultivated food plants. Ecological Monographs, 47, 209–28.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

164. Slansky, F. and Rodriguez, J.G. (1987). Nutritional ecology of insects, spiders, and related invertebrates. John Wiley, New York.
165. Slansky, F. and Scriber, J.M. (1985). Food consumption and utilization. In Comprehensive insect physiology, biochemistry, and pharmacology (ed. G.A. Kerkut and L.I. Gilbert), Vol. 4, pp. 87–163. Pergamon, New York.
166. Slansky, F. and Wheeler, G.S. (1992). Caterpillars' compensatory feeding response to diluted nutrients leads to toxic allelochemical dose. Entomologia Experimentalis et Applicata, 65, 171–86.
167. Southwood, T.R.E. and Henderson, P.A. (2000). Ecological methods (3rd edn). Blackwell Science, Oxford.
168. Spencer, J.L., Mabry, T.R., and Vaughn, T.T. (2003). Use of transgenic plants to measure insect herbivore movement. Journal of Economic Entomology, 96, 1738–49.
169. Stamp, N.E. (1991). Stability of growth and consumption rates and food utilization efficiencies when insects are given an excess of food. Annals of the Entomological Society of America, 84, 58–60.
170. Strauss, S.Y. and Irwin, R.E. (2004). Ecological and evolutionary consequences of multispecies plant– animal interactions. Annual Review of Ecology, Evolution and Systemtics, 35, 435–66.
171. Tabashnik, B.E. and Slansky, F. (1987). Nutritional ecology of forb foliage-chewing insects. In Nutritional ecology of insects, mites, spiders and related invertebrates (ed. F. Slansky and J.G. Rodriguez), pp. 71–103. John Wiley, New York.
172. Van Loon, J.J.A. (1988). A flow-through respirometer for leaf chewing insects. Entomologia Experimentalis et Applicata, 49, 265–76.
173. Van Loon, J.J.A. (1991). Measuring food utilization in plant-feeding insects—toward a metabolic and dynamic approach. In Insect–plant interactions, Vol. 3 (ed. E.A. Bernays), pp. 79–124. CRC Press, Boca Raton.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

174. Van Loon, J.J.A. (1993). Gravimetric vs. respirometric determination of metabolic efficiency in caterpillars of *Pieris brassicae*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 67, 135–42.
175. Van Loon, J.J.A., Casas, J., and Pincebourde, S. (2005). Nutritional ecology of insect–plant interactions: persistent handicaps and the need for innovative approaches. Oikos, 108, 194–201.
176. Van't Hof, H.M. and Martin, M.M. (1989). The effect of diet water content on energy expenditure by third-instar *Manduca sexta* larvae (Lepidoptera, Sphingidae). Journal of Insect Physiology, 35, 433–6.
177. Waldbauer, G.P. (1968). The consumption and utilization of food by insects. Advances in Insect Physiology, 5, 229–88.
178. Waldbauer, G.P. and Friedman, S. (1988). Dietary self-selection by insects. In Endocrinological frontiers in physiological insect ecology (ed. F. Sehnal, A. Zabza, and D.L. Denlinger), pp. 403–22. Wroclaw Technical University Press, Wroclaw.
179. Watt, A.D., Whittaker, J.B., Docherty, M., Brooks, G., Lindsay, E., and Salt, D.T. (1995). The impact of elevated atmospheric CO2 on insect herbivores. In Insects in a changing environment (ed. R. Harrington and N.E. Stork), pp. 197–217. Academic Press, London.
180. Welter, S.C. (1989) Arthropod impact on plant gas exchange. In Insect–plant interactions, Vol. 1 (ed. E.A. Bernays), pp. 135–150. CRC Press, Boca Raton.
181. White, T.C.R. (1993). The inadequate environment. Nitrogen and the abundance of animals. Springer, Berlin.
182. Whittaker, J.B. (1999). Impacts and responses at population level of herbivorous insects to elevated European Journal of Entomology, 96, 149–56.
183. Whittaker, J.B. and Warrington, S. (1995). Effects of atmospheric pollutants on interactions between insects and their food plants. In Pests, pathogens and plant

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

communities (ed. J.J. Burdon and R.S. Leather), pp. 97–110. Blackwell, Oxford.
184. Wiegert, R.G. and Petersen, C.E. (1983). Energy transfer in insects. Annual Review of Entomology, 28, 455–86.
185. Wightman, J.A. (1981) Why insect energy budgets do not balance. Oecologia, 50, 166–9.
186. Wink, M. and Schneider, D. (1990). Fate of plantderived secondary metabolites in three moth species (*Syntomis mogadorensis*, *Syntomeida epilais*, and *Creatonotus transiens*). Journal of Comparative Physiology B, 160, 389–400.
187. Wolf, T.J., Ellington, C.P., Davis, S., and Feltham, M.J. (1996). Validation of the doubly labelled water technique for bumblebees Bombus terrestris (L.) Journal of Experimental Biology, 199, 959–72.
188. Woods, H.A. and Bernays, E.A. (2000). Water homeostasis by wild larvae of *Manduca sexta*. Physiological Entomology, 25, 82–7.
189. Yu, S.J. (1986). Consequences of induction of foreign compound-metabolizing enzymes in insects. In Molecular aspects of insect–plant associations (ed. L.B. Brattsten and S. Ahmad), pp. 153–174. Plenum Press, New York.
190. Yue, Q., Johnson-Cicalese, J., Gianfagna, T.J., and Meyer, W.A. (2000). Alkaloid production and chinch bug resistance in endophyte-inoculated chewings and strong creeping red fescues. Journal of Chemical Ecology, 26, 279–92.
191. Zangerl, A.R., Hamilton, J.G., Miller, T.J., Crofts, A.R., Oxborough, K., Berenbaum, M.R., et al. (2002). Impact of folivory on photosynthesis is greater than the sum of its holes. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 99: 1088–91.
192. Zanotto, F.P., Gouveia, S.M., Simpson, S.J., Raubenheimer, D., and Calder, P.C. (1997). Nutritional homeostasis in locusts: is there a mechanism for increased

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

energy expenditure during carbohydrate overfeeding? Journal of Experimental Biology, 200, 2437–48.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الفصـل السادس
انتخاب العـــائل النباتي
كـيف تـجد الحشرة عـــائلها النبـــــاتي

تمهيد

مصطلحات

إنتخاب العائل النباتي، عملية متسلسلة

اليات البحث

التوجه للنباتات العائلة

أسس التحسس الكيميائي لتعقب رائحة العائل

البحث عن العائل النباتي في الطبيعة

الخلاصات

المصادر

تمهيد

إن إحدى الصفات المميزة للحشرات العاشبة هو أن معظم أنواعها هي متغذيات متخصصة وهي تحتار بعناية العائل النباتي الذي ستضع عليه البيض. لا بل ان دراسات حديثة أظهرت ان بعض أنواع الحشرات العاشبة لا تختار العائل النباتي فقط بل أنها تختار الجزء او العضو النباتي. إن مهمة هذا الفصل هو بيان السلوك الانتخابي في الحشرات لعوائلها النباتية، وهنا ينبغي ملاحظة ان المدى العائلي لنوع حشري معين ليس بالضرورة ان يضم جميع الأنواع النباتية التي اظهر ذلك النوع قبولها تحت الظروف التجريبية المختبرية وذلك لان المدى العائلي في الطبيعة يكون أكثر تحديداً، كذلك فإن سلوك الحشرة في انتخاب العائل قد يتغير مع مراحل نمو وتطور الحشرة حيث أن أطوار الحشرة تختلف في تفضيلها للعائل النباتي فضلاً عن اختلاف قابلية أطوار الحشرة في استخدامها للنوع النباتي كعائل، ناهيك عن أن اليرقات حديثة الفقس ونتيجة لصغر حجم جسمها المحدود من الطاقة قادرة على مغادرة النبات الذي بزغت عليه من البيض إذا أحست انه غير ملائم لها. هناك العديد من الحالات الضرورية التي تجعل الحشرات العاشبة تبحث عن العائل النباتي، مثال ذلك ان بزوغ بالغات الحشرات من العذارى التي قضت فترة الشتاء في التربة والتي قد تكون بعيدة عن غذائها او بعيدة عن النبات الذي ستضع عليه البيض يدفعها بالتأكيد الى البحث عن العائل النباتي، كذلك فإن الحشرات المهاجرة او المنتشرة تسعى بمجرد وصولها الى المنطقة الجديدة الى البحث عن العائل النباتي. في البيئة الطبيعية ينمو العائل النباتي للحشرة مع نباتات أخرى لا تعد عوائل للحشرة بطريقة مختلطة ومعقدة وعليه فإنه لابد للحشرة المتخصصة من ان يكون لها القدرة على أيجاد وتمييز العائل النباتي في مثل هذه البيئة وهي عملية مربكة. هذه العملية ستشكل مهمة هذا الفصل والفصل الذي يليه.

مصطلحات Termiology

إن عملية البحث عن العائل وتمييزه تخضع لعدد من المصطلحات التي ينبغي التعرف عليها و تحديد مفاهيمها، وهي كما يأتي:-

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

1-) البحث Searching:- عندما تكون الحشرة بعيدة عن عائلها الغذائي فإنها تحتاج إلى البحث لا يجاد ذلك العائل وتحديد موقعه، لذلك فإن الحشرة تحتاج أولا الى التحرك باتجاه العائل النباتي وملامسته، او على الأقل الوصول الى جوار النبات العائل من اجل فحص مميزاته. إن مصطلح Searching او البحث يعني النظر بعناية في المكان بهدف إيجاد شيء ما، لذلك فإن كلمة Finding هو المرادف الذي غالباً ما استخدم بديلاً لكلمة Searching. إن عملية البحث تتم من خلال حركة الحشرة وان شكل هذه الحركة تختلف من حركة عشوائية الى حركة موجهة للوصول الى العائل وملامسته.

2-) انتخاب Selection:- المعنى الدقيق لهذه الكلمة هو ليختار او ينتخب (To Select) من بين مجوعة من البدائل، ولغرض القيام بعملية الاختيار لابد من ان يتوفر لدى الحشرة القدرة على الاستقبال الحسي القادر على التمييز بين العوائل الغذائية البديلة المتاحة، وعليه فإن الاختيار يتم من خلال الموازنة بين البدائل الغذائية. الا أن من الصعوبة بمكان المقارنة بين البدائل خلال عملية الاختيار خاصة إذ تمت عملية ملامسة العائل بالتعاقب.

3-) القبول Acceptance:- ان قبول النبات العائل يحدث عندما تستمر الحشرة بالتغذية ووضع البيض على ذلك النوع النباتي، إن عملية القبول لا ترتبط دائماً بعملية الاختيار او الانتخاب، مثال ذلك عند إطلاق خنفساء في وسط حقل مزروع بالفاصوليا فقط، فإن الخنفساء ستبدأ بتسلق نبات الفاصوليا وتستمر بالتغذية عليه من دون أي عملية اختيار لعدم وجود نباتات بديلة للخنفساء. إن عملية قبول العائل تتأثر بعملية التحفيز.

4-) التفضيل Preference:- عند وضع الحشرة أمام تقييم الاختيار المتعدد فإن الحشرة ستتغذى او تضع البيض في الغالب على واحد من النباتات البديلة، حيث سيكون النبات المفضل للحشرة من بين النباتات الأخرى، هذا التفضيل يمكن ملاحظته تحت ظروف الحقل ايضاً عندما تكون درجة التغذية او وضع البيض على نوع نباتي معين أعلى من المتوقع على بقية الأنواع.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

5-) التمييز Recognition:- إن عملية التمييز مرتبطة بعملية قبول العائل، وتعني عملية التمييز معرفة العائل مرة أخرى وهذا يعني ان له علاقة بالعمليات العصبية وان هناك صورة قياسية داخلية للنبات، وان هذه الصورة توجد بشكل او بأخر في الجهاز العصبي المركزي للحشرة وان الحشرة تقوم بالمقارنة ما بين الصورة المخزونة في جهازها العصبي مع الصورة التي تكونها من خلال المعلومات الحسية وروائح العائل.

مما سبق يتبين ان تطبيق المصطلحات السابقة هي مجموعة عمليات سلوكية معقدة وان الآليات العصبية الخاصة بها تحتاج الى تفسير على الرغم من الفهم الجزيء للعملية. إن الاستخدام المناسب لهذه المصطلحات تعد مسألة مهمة لتجنب اللبس بين علماء البيئة الذين يوضحون أشكال العلاقات واليات السلوك [149] حيث أننا نستخدم مصطلح التفضيل Preference كميزة او مسحة حشرية لا تتأثر بكفائة النبات او انتشار النبات او بنوعية النبات مالم تتعلم الحشرة (انظر الفصل الثامن). كذلك فإن من المهم هنا الربط بين المصطلحات السلوكية السابقة وبين أنواع الكيميائيات المحورة لسلوك الحشرة، هذه الكيميائيات تسمى بالـ Semichemicals او Infochemicals أي كيمياء المعلومات [50] لذلك فقد تم تبني المصطلحات المقترحة من قبل Dethier وآخرون [48] والملخصة في الجدول (6-1) هناك ايضاً مصطلحات أخرى في مجال الـ Infochemicals مثل كايرومون Kairmone لجذب الحشرة للتغذية وتحفيز وضع البيض والالومون Allomone لطرد الحشرات وإعاقتها. ان روائح الأزهار الجاذبة للملقحات هي مثال جيد للساينومونات Synomones (انظر الفصل الثاني عشر).

إنتخاب العائل النباتي: عملية متسلسلة

Host-plant selection: a centenary process

غالباً ما تظهر الحشرات نوع من السلوك المبرمج وهي عبارة عن أفعال سلوكية متعاقبة يمكن التنبؤ بها تسمى سلسلة التفاعلات Reaction Chain [8] وهذا يعني ان عناصر السلوك تحدث بطريقة متتابعة وبترتيب ثابت. إن الحشرات تظهر

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

التفاعلات المناسبة للمنبهات المتعاقبة الشكل (6-1) فعندما تكون نتيجة تقييم الحشرة الحسي للنبات هو رفض نبات معين او جزء من النبات لاستخدامه كغذاء او كمكان لوضع البيض، فإن الحشرة العاشبة تقفز عائدة الى الخطوات الأولى في عملية البحث من جديد عن الغذاء او مكان وضع البيض. ان تحوير سلوك الانتخاب والاختيار نتيجة التجارب السابقة يؤدي الى الإسراع باتخاذ القرار (انظر الفصل الثامن) او حدوث تغيير في التفضيل الا ان تعاقب عملية الاختيار تبقى نفسها.

الجدول (6-1): مصطلحات المركبات الكيميائية بحسب استجابة الحشرات (عن Deither واخرون،1960) (48).

المصطلح	تعريفه
Alttractant جاذبة	أي مادة كيميائية تجعل الحشرة تتحرك باتجاه مصدرها.
Repellent طاردة	أي مادة كيميائية تجعل الحشرة تتحرك بعيداً عن مصدرها.
Arrestant ضابطة	أي مادة كيميائية تبطئ من التقدم الخطي للحشرة وحفظ سرعتها او حركتها او زيادة نسبة دروانها.
Stimulant منبه	أي مادة كيميائية تحفز الحشرة على التغذية او وضع البيض.
Deterent معيق	أي مادة كيميائية تثبط التغذية او وضع البيض.

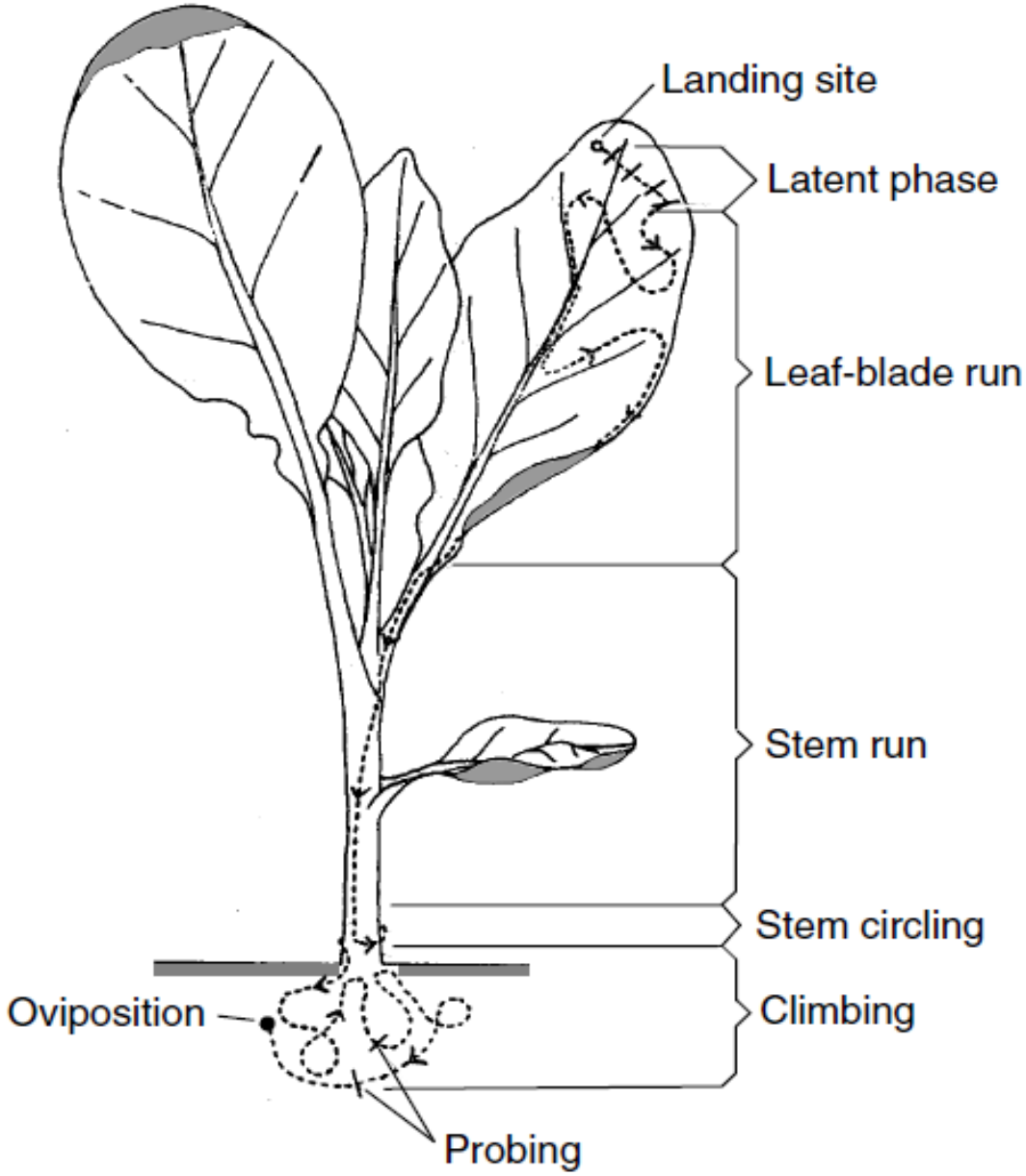
هناك طورين في عملية اختيار العائل النباتي يمكن تمييزها هما:-

1-) طور البحث Searching

2-) طور اللمس والفحص Contact-testing:

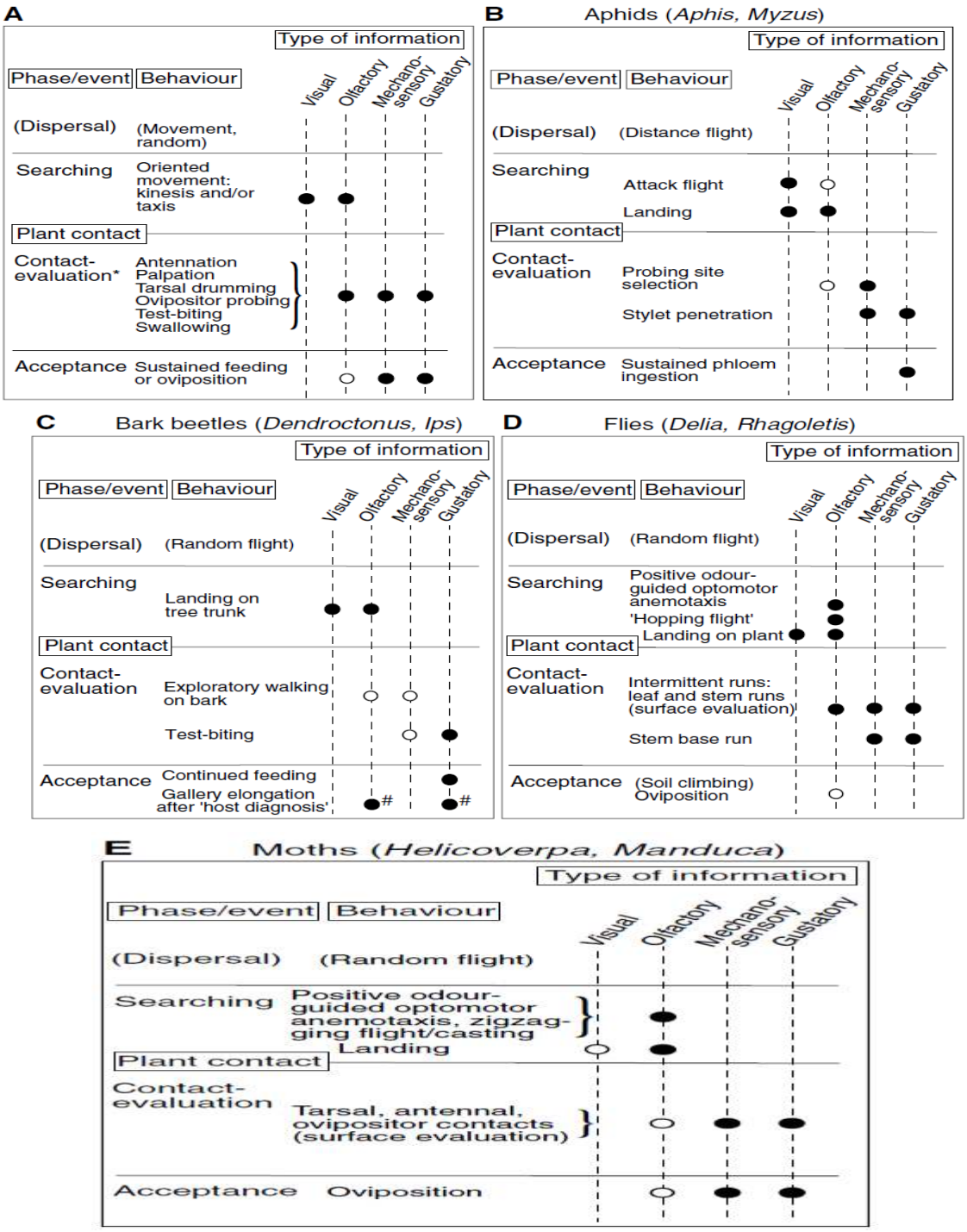
ان الطور الأول ينتهي مع إيجاد العائل فيما ينتهي الطور الثاني بقبول او رفض الحشرة للعائل النباتي. ان قبول العائل هو قرار سلوكي حاسم حيث يؤدي الى تناول الحشرة لمادة النبات او قيامها بوضع البيض على النبات الذي اختارته (الشكل 1-6 A).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل (6-1): أشكال السلوك المعقد الذي يضم خطوات التنبيه و الاستجابة، مثال ذلك سلوك وضع البيض في ذبابة جذور اللهانة *Delia radicum* حيث تحط أنثى الذبابة الحامل الطائرة على نبات اللهانة استجابة للون الأصفر المخضر ذو الطول الموجي 500 – 600 نانوميتر لأوراق اللهانة وخلال فترة او طور السكون تبدأ الذبابة بالمشي فوق سطح الورقة مع الطيران القصير. وخلال الطور التالي وهو الركض على نصل الورقة Leaf- blade Run تمشي الأنثى باستمرار على طول حافة الورقة ثم تغير اتجاهها. وباستخدام شعيرات التذوق الموجودة على رسغ الرجل تبدأ بالتحسس ملائمة النبات وإذا تحسست المركب الملائم او المنبه فإنها تتحرك الى العرق الوسطي للورقة او الى الساق حيث تركض مسرعة (Stem run) وعندما تصل قاعدة الساق باتجاه الأسفل ثم تستمر بالنزول للوصول الى التربة حيث تبدأ بفحص التربة بواسطة الة وضع البيض لمعرفة حجم حبيبات التربة و المحتوى المائي للتربة وعندما تستلم المعلومات المناسبة تبدأ بوضع البيض تحت سطح التربة قريباً من الساق (عن Zohren، 1968) (189).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل (6-2): (A) التعاقب العام لسلوك الحشرات العاشبة في اختيار العائل النباتي. العمود الايسر يمثل طور السلوك او الحدث اما العمود الأوسط فيمثل عناصر السلوك الشائعة ضمن طور السلوك، اما العمود الأيمن يمثل المنبه النباتي المؤثر في السلوك اما النقاط السوداء فتدل على الإشارة النباتية الموثقة لعدة أنواع والنقاط البيضاء تدل على علاقة النجمة لمثال سلوكي مقترح او محتمل لوحظ في بعض الأنواع. (B-E) تشير الى التعاقب سلوك اختيار العائل في أربعة رتب حشرية عاشبة وكما يأتي (A) تمثل العناصر الخاصة و المصطلحات (B) حشرة من مجنحة *Aphis* او *Myzus* (C) خنافس بالغة spp *Lep* او *Dendroctonus* (D) ذبابة عاشب spp *Delia* او *Rhagoletis* (E) بالغات العث *Manduca sexta* و spp *Heliocverpa*.(عن مصادر محتلفة).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

من خلال الاستمرار في السلوك المتعاقب لاختيار العائل فإن عدد وشدة الإشارات Cues التي يوفرها النبات للحشرة تزداد مما يؤدي الى زيادة المعلومات التي تجمعها الحشرة حول النبات ان الخطوات القياسية لاختيار العائل النباتي من قبل الحشرات العاشبة يمكن ان يتم وفق الخطوات الآتية: -

1-) عندما لا يكون هناك اتصال فيزيائي بين الحشرة وعائلها النباتي فإنها اما ان تكون في وضع الراحة او تتحرك عشوائياً مشياً وطائرة.

2-) تستقبل الحشرة إشارات من النبات قد تكون بصرية أو شمية.

3-) تستجيب الحشرة لتلك الإشارات كلما اقتربت من العائل النباتي.

4-) تم إيجاد العائل النباتي وأصبحت في تماس معه اما باللمس او التسلق او بالهبوط عليه.

5-) يتم فحص سطح النبات من قبل الحشرة بواسطة الملامس الفكية.

6-) قد يكون النبات متضرراً مما يعني نضوج محتويات الأنسجة بفعل أجزاء الفم القارضة او الثاقبة الماصة.

7-) قبول النبات وذلك من خلال استمرار الحشرة في التغذية ووضع البيض.

خلال أي خطوة من الخطوات السابقة فإن الحشرة قد تقرر ترك النبات والذهاب بعيداً عنه قبل ملامسته او قد تغادره بعد ملامسته ايضاً، هذه الحشرة المغادرة تتجه الى نباتات أخرى معتمدة نفس الخطوات السابقة وبعد الانتهاء من العملية اما ان تستقر على النبات الجديد او تعود لتختار النبات الذي سبق وان قامت بفحصه من قبل.

في هذا الفصل والفصول التالية سيتم شرح سلوك اختيار او انتخاب العائل النباتي وذلك باستخدام الإطار العام للخطوات السابقة وسيتم التركيز على الإشارات Cues النباتية المختلفة المؤثرة في سلوك الاختيار وأعضاء او التراكيب الحسية واللمس يتم من خلالها استقبال الإشارات المؤثرة في سلوك الاختيار. إن القرار الحاسم بقبول او رفض النبات لا يعتمد فقط على المعلومات الحسية التي تستلمها الحشرة من خلال الإشارات النباتية الصادرة ولكن تعتمد ايضاً على الحالة الفسلجية للحشرة مثل

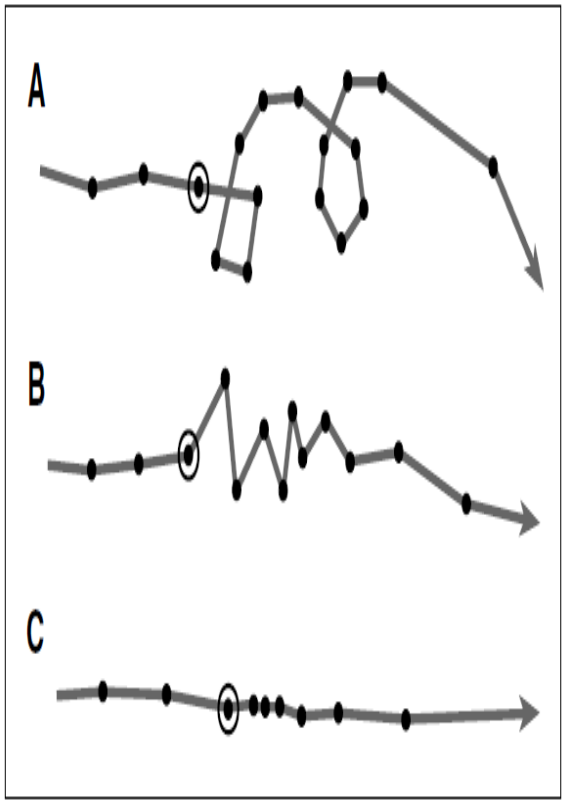
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

النضوج الجنسي ونضج البيض... الخ [13] ان التكامل بين المتغيرين السابقين إضافة الى المعلومات المخزونة من التجارب السابقة في ذاكرة الحشرة في الجهاز العصبي المركزي تحرر اختيار العائل [45]. من الضروري هنا ملاحظة انه ليس جميع الأنواع الحشرية الجاذبة تتبع نفس الخطوات القياسية المتعاقبة للوصول او اختيار العائل، إذ ان بعضها قد يأخذ طريقاً مختصراً فيما الأنواع أخرى قد تعتمد خطوات أكثر تعقيداً، هناك أمثلة درست بشكل جيد انظر الشكل (E-B 2-6).

أليات البحث Searching mechanisms

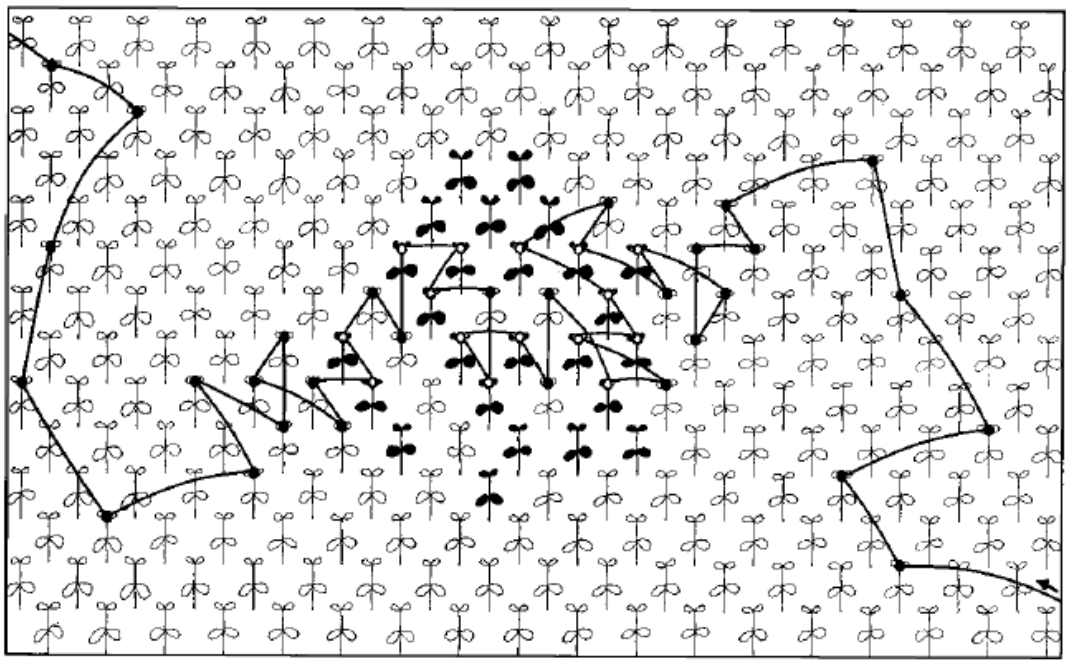
لفهم الطرائق التي تعتمدها الحشرات العاشبة في البحث عن العائل من الضروري عمل وصف لسلوك البحث مع شرح الآليات المسببة التي تضمنها هذا السلوك. إن تعاقب خطوات السلوك خلال عملية البحث تختلف بين الأنواع الحشرية وكذلك بين أطوار النوع الواحد. كما تعتمد ايضاً على الإشارات Cues المتوفرة. إن مدى البحث يتباين من بحث عشوائي الى بحث موجه بشكل جيد. في الحقل تم وصف البحث العشوائي لأنواع حشرية مختلفة مثل اليرقات متعددة العوائل الغذائية [46] والجراد البالغ وغير البالغ [2، 102] وبالغات خنفساء كولورادو البطاطا القليلة العوائل الغذائية [83]. في هذه الحالات فإن تكرار ونسبة واتجاه الحركة تبدو لا علاقة لها بقبول النباتات ضمن مدى إدراكها الحسي وهو المدى الذي يمكن فيه تحسس الإشارات Cues الناتجة عن النبات من قبل أعضاء الحس الحشرية. ان توليد الحركات العشوائية يمكن تفسيرها على إنها وظيفة لما يعرف ببرامج المحرك المركزي Central Motor Programmers الموجودة في الجهاز العصبي المركزي. وعندما تبدأ الحشرة بالبحث عن الغذاء بعد ان يتم حثها مثلاً بسبب انخفاض مستويات سكر التريهالوز Trehalose دون المستوى الطبيعي وكنتيجة لذلك تبدأ الحشرة بالمشي العشوائي. ان ما سبق يمثل برنامج داخلي مخزون في الذاكرة وان المعلومات السابقة بدأت تستخدم [179] هذا النوع من البحث ربما يمثل النوع الأفضل المحتمل من البحث سواء عند وجود الإشارات Cues البيئية غير الموجهة او عندما تكون أعضاء الحس لدى الحشرة قادرة على الحصول على المنبهات الكافية. خلال عملية البحث تتحرك الحشرة بطريقة تمكنها من مسح ما

موجود في مسارها الواسع خاصة بالنسبة لليرقات التي تتحرك على الأرض عند البحث عن العوائل النباتية، حيث ترفع اليرقة راسها والحلقة الصدرية الأولى وتقوم بتحريكها من جانب لأخر. خلال عملية البحث العشوائي هناك عدة أنماط من الاستجابات الموجهة التي تتم بفعل الإشارات النباتية المحفزة، هذه الاستجابات قد تكون موجهة او غير موجهة. إن التغيرات غير الموجهة في الحركة العشوائية توصف على أنها (Kineses) [89، 145] حيث ان الحشرة قد تغير سرعتها الخطية في الحركة وتسمى حينذاك (Orthokineses) او تغير من نسبة او تكرار الاستدارة وتسمى الـ (Klinokineses). إن شدة المنبهات او المحفزات الخارجية (مثل شدة الإضاءة وروائح النبات والرطوبة... الخ) والاختلافات المؤقتة او المكانية ضمن كل من المحفزات السابقة تحدد قوة الاستجابات لتلك المحفزات. ان الاستجابات الحركية تقود الحشرة في النهاية الى مساحة محددة صغيرة لتصبح بذلك قريبة من العائل او في تلامس مع العائل (الأشكال 6-3 و6-4) وذلك عندما تنخفض نسبة الحركة الخطية وتزداد نسبة الاستدارة [107].



الشكل (6-3): نموذج البحث المستخدم عندما تكون المصادر متجمعة، في هذه الحالات من المفيد للحشرة البحث في مساحة بشكل كامل لتجد العائل النباتي هذه الستراتيجية تزيد من فرصة العثور على عائل نباتي أخر. اما الآليات المستخدمة للبحث في مساحة محددة وتضم (A) زيادة دورية في نزعة الاستدارة مكونة ما يشبه الدائرة او الانشوطة (B) تبادل في اتجاه الاستدارة كونه خط متعرج اوزكزاك (C) تثبيت طول الحركة بين النقاط. النقاط تشير الى الهبوط والدوائر تشير الى الهبوط على العائل (عن Bell، 1991) (17).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل (6-4): مخطط لسلوك البحث في أنثى لـ *Cidaria albulata* الواضعة للبيض وهي عاشبة متخصصة على نبات الـ *Rhnanthus* spp حيث تطير العثة لمسافة قصيرة بين هبوط وأخر وتظهر خلالها استدارات قرب العائل وذلك من خلال زيادة هبوطه على النبات العائل. ان تغيير مسار الطيران ثم الهبوط يتم نتيجة التنبيه برائحة العائل، علماً ان عدد النباتات 252 وان 25 نبات تعود للجنس *Rhinanthus* (10%) مجموع مرات الهبوط 45 وعدد مرات الهبوط على *Rhinanthus* 15 (33%) (عن Douwes، 1968) (55).

إن الحركة الموجهة تصبح ممكنة عندما يقوم النبات العائل بإطلاق إشارات مفردة او مختلطة مع إشارة ثانية تمكن أعضاء الحس من تحديد الاتجاه الذي انبعثت منه الإشارة، وعليه فإن حركة الحشرة في هذه الحالة يتم توجيهها بواسطة المعلومات الحسية المستلمة من الإشارات الخارجية ولكنها قد تبقى تحت تأثير برامج المحرك المركزي وعندما تكون الحركة الموجهة المميزة باتجاه العائل الغذائي بسبب مصدر تحفيز او تنبيه خارجي تسمى (Taxes) وعندما تكون الحركة باتجاه المصدر تكون الاستجابة موجبة Positive وعندما تكون بعيداً عن المصدر فتكون الاستجابة سالبة Negative. ان التوجه للإشارات المرئية Visual او الكيميائية او مزيج من الاثنين شائع في العديد من الحشرات، وعادة تستجيب الحشرات كيميائياً Chemotaxis ضمن المسافات القصيرة (عدة سنتميترات) لروائح النبات المتدرجة التركيز ويتم تحقيق مثل هذه الاستجابة من خلال المقارنة بين المعلومات القادمة من المستقبلات الشمية

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

Klinotaxis او المقارنة مع المدخلات الحسية الاتية القادمة من زوج من المستقبلات الشمية الجانبية ومحاولة الحصول على تنبيه متساوي من كلا الجانبين وتسمى حينذاك Tropotaxis او التوجه المتناظر Symmetrical orientation، اما النوع الثالث من التوجه فهو الـ Menotaxis وهو التوجه الذي يتم من خلال الحفاظ على زاوية ثابتة مع اتجاه المنبه، وهناك حالتين ضمن الـ Menotaxis هما:

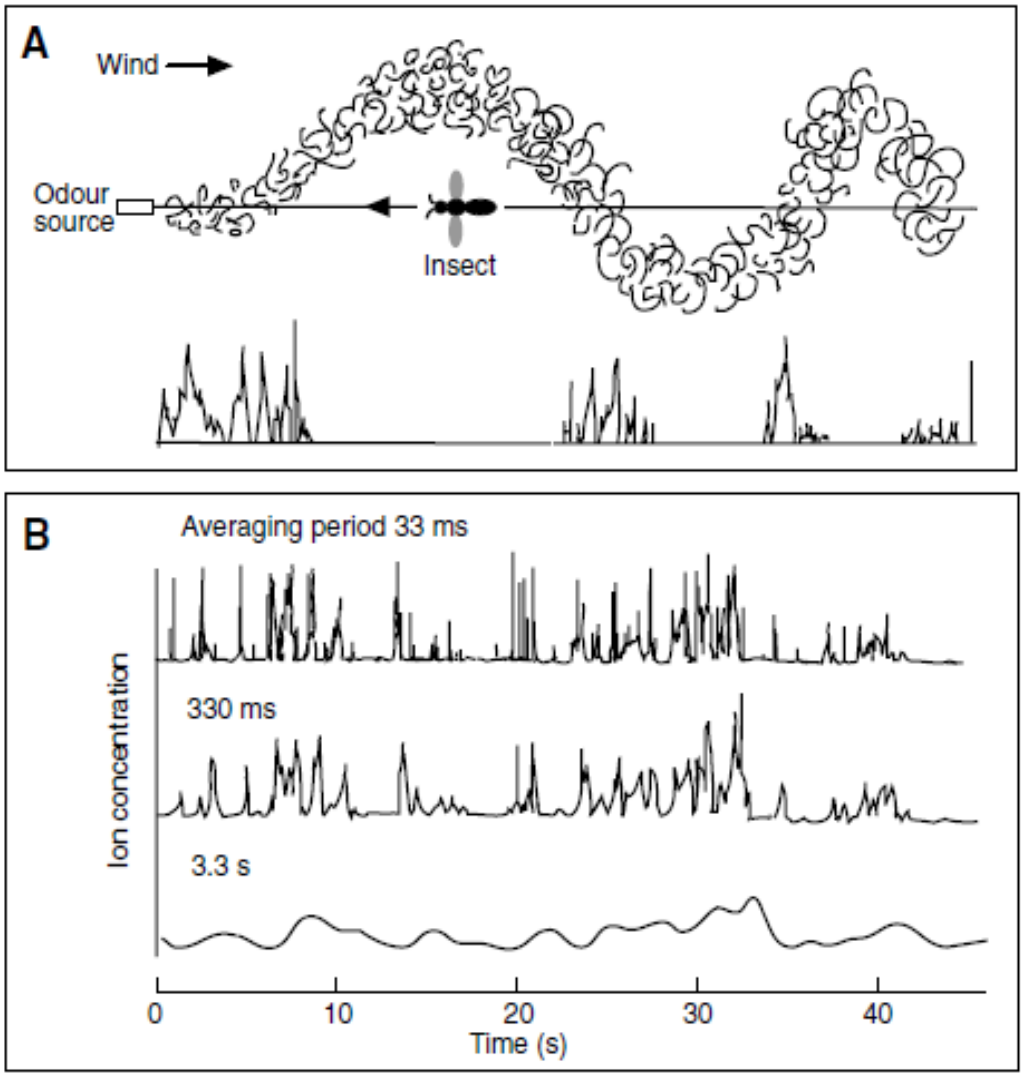
- Anemotaxis:- في الحشرات العاشبة تعني الحفاظ على الزاوية باتجاه الريح.
- Photonemotaxis:- هي عملية الحفاظ على زاوية الاتجاه نحو مصدر الضوء في الحشرات العاشبة.

إن اتجاه الريح او الضوء يمكن استقباله كتيار هواء بواسطة المستقبلات الميكانيكية او كتيار فوتونات يتم استلامها من قبل المستقبلات الضوئية حيث يمكن الحصول على عينات منها بنجاح على جانبي الجسم من خلال سلسلة من الحركات الدورانية المتضادة او المعكوسة. ان اتجاه الريح يمكن تعقبه ميكانيكياً عن طريق مشي الحشرات ولكن بشكل رئيس يتم بواسطة العين في حالة الحشرات الطائرة.

إن سلوك التوجه للريح Anemotaxis يتأثر عادة بروائح النبات هذا السلوك تم ملاحظته في العديد من أنواع الحشر ات العاشبة تحت ظروف المختبر. إن حركة الهواء في العالم الخارجي تكون بشكل الحركة التوربينية أي المروحية [111]. وإن الرائحة تنتشر بشكل مسارات معقدة تتكون من رزم او مجاميع من جزيئات الرائحة التي تتحرك باتجاه الريح عشوائياً ويغيب فيها تدرج التركيز. (الشكل 6-5) وان الطريق الأفضل لاختصار متوسط الزمن اللازم لاكتشاف مصدر الرائحة هو الاستطلاع النشط للمساحة المحيطة بحزمة جزيئات الرائحة وذلك بالقيام بالحركة المستعرضة حول الخط الوسطي لسريان الهواء لزيادة نسبة احتمالية التقاط حزم الرائحة للوصول للخط الوسطي لمسار الرائحة. ان حزم او رزم الرائحة تنشأ في الفراغ بشكل مخروط قمته تكون باتجاه عكس الريح وان استكشاف حجم المخروط بشكل جيد يتم من خلال الحركة الزكزاكية حتى يتم مراجعة حزمة رائحة اخرى، ان ستراتيجية

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

البحث هذه تستخدم سلوكية بسيطة للحركة ترافقها معرفة لسرعة مسار الهواء واتجاهه [11] ان أشكال الحركة الناتجة الموجهة او الزكزاكية تطابق عملية التنبؤ.



الشكل(6-5) (A) رسم تخطيطي لنموذج وتعرج مسار الرائحة واشارة الرائحة الملتقطة خلال حركة الحشرة عكس اتجاه الريح بخط مستقيم لمصدر الرائحة الصغير(B) سعة الإشارة المتكونة بواسطة مجس الايون المثبت في مسار الرائحة خلال فترات معينة (عن Murlis، 1986) (109).

إن الحفاظ على زاوية الاتجاه نحو مصدر الضوء Photomenotaxis او ما يعرف ببوصلة التوجيه الضوئي هي الية مرئية في مشي الحشرات على الأرض [145] وذلك بالرغم من صعوبة إيضاح عملية الـ Anemotaxis أي التوجه للهواء في الحقل وذلك لصعوبة السيطرة على اتجاه الريح وحدوث الحركات الدورانية او التربينية المفاجئة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

والتي تمنع استقرار طبقة الهواء المحاذية لسطح التربة و عليه فإن الطرائق المستخدمة في هذا المجال هي طريقة اختيار مراة سانتشير (Santschi's mirror test) [145] اما الطريقة الثانية المستخدمة في هذا المجال لإيضاح الـ Photomenotaxis فهي طريقة اختبار المائدة الدوارة (Turntable test) [83]. بالرغم من ان وصف أنماط الحركة وكيفية استخدام الإشارات المشتقة من النبات مفيدة في إيضاح وجود ستراتيجيات بحث مختلفة، وان عدد الحالات المثبتة التي تم خلالها تحليل اليات التوجه هي حالات قليلة، خاصة تلك التي تمت تحت ظروف الحقل، حيث أظهرت نتائج تحليل تلك الدراسات ان مزيج او خليط من تلك الآليات استخدمت في التوجه أكثر من الحالات التي استخدمت فيها الية مفردة. هناك تقسيمات إضافية او بديلة لأشكال عملية البحث ذكرت في المراجع ([16 و177 و179]) ان نماذج السلوك البحثي أظهرت ان المشي العشوائي يمثل ستراتيجية فعالة في البحث عن العائل وان نسبة الحركة العشوائية هو عامل مهم في تحديد نجاح البحث العشوائي [107] ان البحث الموجه ينظر اليه عادة على انه نوع من التكيف حيث يعمل على تحسين كفاءة عملية البحث ويزيد من نسبة نجاح الحشرة في الوصول الى العائل في وحدة الزمن فضلاً عن خفض الطاقة المستثمرة في عملية البحث عن العائل.

التوجه الى العوائل النباتية Orientation to host plants

إن موضوع توجه الحشرات العاشبة الى عوائلها النباتية يمكن معالجته من خلال المحاور الآتية:-

اولاً) الإشارات الكيميائية مقابل البصرية Optical versus chemical cues:-

هناك نوعين من المنبهات التي يمكن ان تستخدم كإشارات موجهه للحشرات العاشبة هي الإشارات البصرية والروائح المميزة للنباتات. ان الأهمية النسبية لنوعي المنبهات تتباين بين الأنواع خاصة عند المقارنة بين الأنواع الحشرية ليلية ونهارية النشاط. ان نوعي المنبهات يمكن ان يستخدما بطريقة تكاملية. إن طبيعة الإشارات Cues المشتقة من النبات البصرية والكيميائية تختلف في بعض الجوانب المهمة، حيث يمتاز الضوء بشدته ومكوناته الطيفية والاستقطاب. ان وحدة طاقة الضوء الفوتون Photon

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

تسير بسرعة الضوء. ان شكل انعكاس طيف الضوء للنبات لا يتغير مادياً بحركات الهواء وهو أي الطيف المنعكس عن النبات ثابت عند وجود النباتات على مسافات متباينة. على عكس من ذلك فإن أبخرة المركبات المنطلقة من النباتات تتحرك ببطيء في الهواء الساكن تنتقل او تتحرك بالانتشار وبكافة الاتجاهات، اما في الهواء المتحرك فإن تركيز الأبخرة المنطلقة يتباين كثيراً في الحيز الذي توجد فيه. إن تركيز رائحة النبات ترتفع بشكل حاد عندما يكون النبات قريباً. إن حالة وجود الهواء الساكن والغياب الكامل للتيارات الهوائية هي حالة نادرة جدا في الاحوال الاعتيادية وان سرعة الريح هي أكبر بكثير من السرعة الخطية لانتشار جزيئات المادة العضوية وفي الهواء المتحرك (في الحالة الطبيعية) يتم حمل الأبخرة والروائح بعيداً عن مصدرها من الاتجاه السائد للريح او تيار الهواء حيث تنتشر مع اتجاه الريح. في المراجع فإن نظرية تشبع الحيز او الفضاء بالرائحة تم استخدامها لتفسير التوجه الى العائل النباتي وذلك بالاعتماد على نموذج سوتون Sutton's Model للانتشار حيث تأخذ الرائحة الشكل الاهليليجي الناقص Semi–ellipsidal Shape في الهواء المتحرك، حديثاً وباستخدام أجهزة تعقب الايونات مع فترة استجابة قصيرة حيث تبين ان الرائحة توجد بشكل Stochastic عشوائي، وان رزم او خيوط جزيئات الرائحة تظهر بشكل ملتوي (الشكل 6–5) وخارج حدود مسار الرائحة، والذي يمكن رؤيته باستخدام الدخان حيث لا توجد رزم الرائحة. وعند حركة الحشرة عكس اتجاه الريح فإن الحشرة قد تلامس حزم او رزم منفصلة من جزئيات الرائحة بتراكيز منخفضة قليلاً من تلك التراكيز الموجودة بالقرب من النبات ان معظم المعلومات عن التوزيع السكاني لجزيئات الرائحة جاءت من الدراسات التي أنجزت على إشكال توزيع وانتشار الفيرمونات الجنسية التي تطلق من جسم الحشرة. وعمليا أكد Chapman حقيقة ان مصادر إنتاج مسارات الرائحة النقطية تختلف عن تلك التي تنبعث من النباتات الكبيرة او من حزمة نباتية ومن الواضح ان شكل مصدر الغذاء هو الذي يعطي شكل المسار او الرائحة Plume [33]. وباختصار عند اخذ العوامل غير الحيوية بالاعتبار فإن صفات النبات المرئية تكون نسبيا مع الأخذ بالاعتبار توزيع وانتشار النباتات ودون الاعتماد على درجة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الحرارة وسرعة الريح ولكنها طبعاً تعتمد على شدة الإضاءة. ان الروائح المنبعثة من النبات يتباين توزيعها في المكان او الحيز الذي توجد فيه بشكل كبير وكذلك الحال بالنسبة لتركيزها والذي يعتمد طبعاً على سرعة الريح ودرجة الحرارة والى حد ما الى شدة الإضاءة، والأكثر من ذلك فإن كمية ونوعية الأبخرة والروائح المنبعثة من النبات قد تختلف اعتماداً على الحالة الفسلجية للنبات وان كان مصاباً بالحشرات ام لا (الشكل 4-7) [21 و160]. إن قسم من هذه العوامل غير الحيوية وخاصة تلك التي تتعلق باستعمال الإشارات البصرية او الروائح تعتمد على تخصصها والفضاء الفعال لها Active Space ومنطقة التأثير Effective Zone او نصف قطر الجذب المؤثرة Effectove Attraction Radius [26].

غالباً ما يكون هناك تصور ضمني بان الإشارات المرئية او البصرية لا يمكن استخدامها لتمييز العوائل النباتية وذلك لان جميع النباتات خضراء، وبالمقابل فإن العديد من الأنواع النباتية تطلق أبخرة كيميائية او خليط من الكيميائيات تكون مميزة لرتبة تقسيمية نباتية أي انها تمتلك مركب كيميائي منفرد او خاص بها او انها تمتاز بامتلاكها كمية معينة من ذلك المركب Quantity [177]، ولعل ما سبق يفسر سبب وجود كم كبير من المراجع التي تهتم بموضوع الرائحة والعوامل المؤثرة في الرائحة كمرشد للبحث عن العائل النباتي خاصة في حالة العاشبات المتخصصة، وبالمقابل فان التباين في تركيب الطيف الضوئي المعكوس من قبل النبات هو تباين قليل وان شدة الضوء المعكوس قد تختلف بشكل ملحوظ بين الأنواع النباتية وذلك بسبب وجود البلورات الشمعية والشعيرات الدقيقة Trichomes على سطح الورقة او بسبب العوامل الحيوية (العمر، الحالة الغذائية) والعوامل غير الحيوية (الكثافة والضوء).

أقصى مسافة يمكن للإشارات النباتية ان تقود او توجه الحشرات الى عائلها النباتي هو عامل اخر مهم مرتبط بنظرية الحيز او الفضاء الفعال Active Space والذي يمكن تعريفه على انه الحيز او الفضاء الذي تكون فيه شدة المنبهات او الإشارات فوق الحد الحرج للاستجابة السلوكية. ففي حالة غياب الإشارات المرئية، فإن الاستجابات السلوكية لروائح النبات تراوحت مسافتها ما بين 5-30 متر للعديد من

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الأنواع الحشرية متعددة العوائل الغذائية، وقد سجلت اعلى مسافة انجذاب للرائحة النباتية في ذبابة البصل *Delia antique*.

الجدول (6-2): المسافات التي يمكن للإشارات المرئية والكيميائية من تحفيز استجابة الأنواع الحشرية العاشبة.

Insect species	Distance (m)	Reference
Odorous cues		
Leptinotarsa decemlineata	0.6	83
Ceutorhynchus assimilis	20	58
Delia radicum	24	63
Dendroctonus spp	30	181
Pegomya betae	50	138
Delia antiqua	100	85
Optical cues		
Delia brassicae	2	128
Empoasca devastans	3.6	142
Leptinotarsa decemlineata	8	171
Rhagoletis pomonella	10	3

ان الحشرات يمكن جذبها الى مصائد الرائحة وهذا تجعلنا نقترح ان مركبات أبخرة النبات قد تجذب تحت ظروف الحقل الحشرات العاشبة، وفي بعض الأحيان لمسافات كبيرة، مثال ذلك ذباب الفاكهة من عائلة Tephritidae وخنافس ديدان الجذور الـDiabrotica تنجذب بأعداد كبيرة الى مصائد طعمية تحوي مكونات نورات زهرية معينة، هذه المصائد يمكن استعمالها مع العديد من الانواع الحشرية متعددة العوائل الغذائية مثل ديدان عرانيص الذرة [77] والخنفساء اليابانية والأخيرة قد تنجذب ايضاً في المساحات المفتوحة لمصائد توجد على بعد أكثر من 400م. في هذه الحالات فإن المصائد الطعمية المجهزة بالرائحة النباتية تبدو فعالة وهي أداة حساسة في رصد كثافة الحشرات [102]. إن أهمية المسافة المؤثرة والحيز الفعال تحت الظروف الطبيعية تعتمد بشدة على الكتلة الحيوية ودرجة تعقيد الغطاء النباتي [162]، ان تكامل المنبهات الناتجة عن العائل النباتي المفرد او مجموعة من النباتات يعتقد انها تبقى فعالة لمسافة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

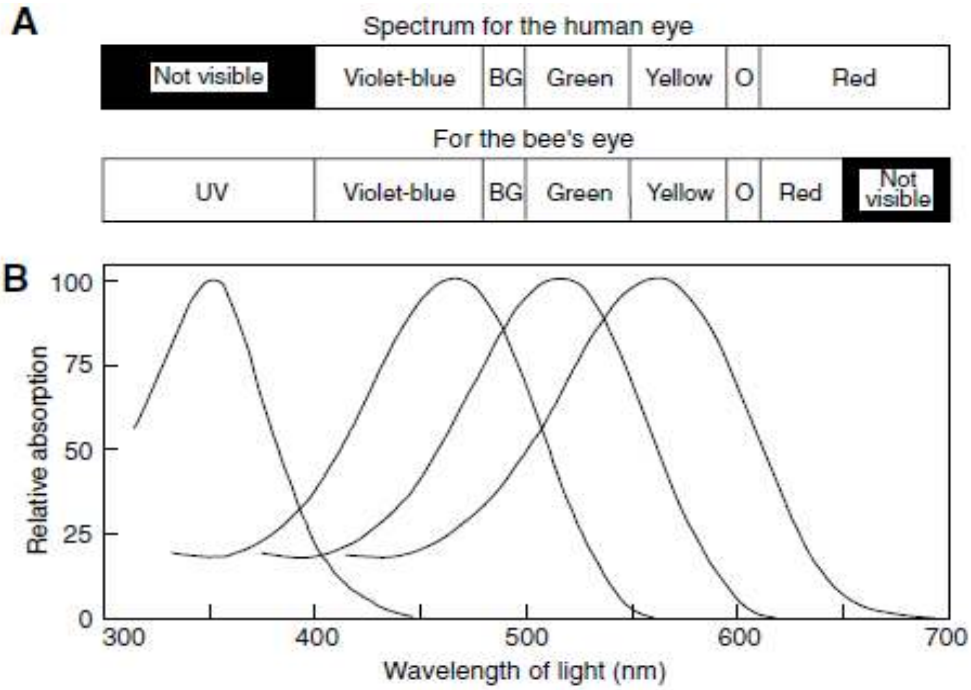
قصيرة [162] بالرغم من انه وجد في بعض الأمثلة ان روائح نباتية اخرى. قد تبقى جاذبة حتى لو اختلطت مع ابخرة او روائح نباتية اخرى، إذ يلاحظ ان إناث ذبابة البنجر الحامل *Pegomya betae* انجذبت لرائحة أوراق البنجر الصغيرة لمسافة تزيد عن 50م حتى عند مرور تلك الرائحة على نباتات لا تعد عوائل لها [18]. اما الإشارة البصرية في حالة خليط من النباتات فإنه يمكن استلامها لمسافة عدة أمتار خاصة في الحشرات الطائرة. في الوقت الحاضر تتوفر معلومات مؤكدة حول حجم الحيز الفعال او النشط اعتماداً على الإشارات البصرية او الكيميائية والخلاصة فإن الحيز النشط يكون أكبر في حالة الإشارات الكيميائية او الرائحة مقارنة بحالة الإشارات البصرية [19 و128]. ان الحشرات تستخدم خليط من الاشارات تمكنها من التغلب على السلبيات الناتجة عن الاعتماد على كل نوع من الإشارات لوحده.

ثانياً) الاستجابات البصرية لصفات العائل النباتي Visual responses to host-plant characteristic:- إن ثلاثة صفات مرئية للنبات قد تؤثر في نوعية سلوك اختيار العائل هي:-

- نوعية الطيف الضوئي Spectral Quality
- الأبعاد Dimension او الحجم Size
- الشكل Pattern او Shape [128]

إن مدى حساسية العيون المركبة للحشرات للطيف الضوئي يتراوح بين 50 – 650 نانوميتر (فوق الأشعة البنفسجية الى الأحمر) وعليه فإنها تضم الأطوال الموجية الأقصر مقارنة بالعين البشرية (الشكل 6-6). إن الوحدة البصرية تشكل المستقبل الضوئي الرئيس كما يمثل وحدة تكوين الصورة في العين المركبة [24 و15] وعلى الرغم من ان حجم النباتات وأجزاءه وأشكالها تظهر تباينات مختلفة بين نباتات النوع الواحد وبين الانواع النباتية، هذا التباين يساعد في اختيار النبات فقط ضمن المسافات القريبة.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



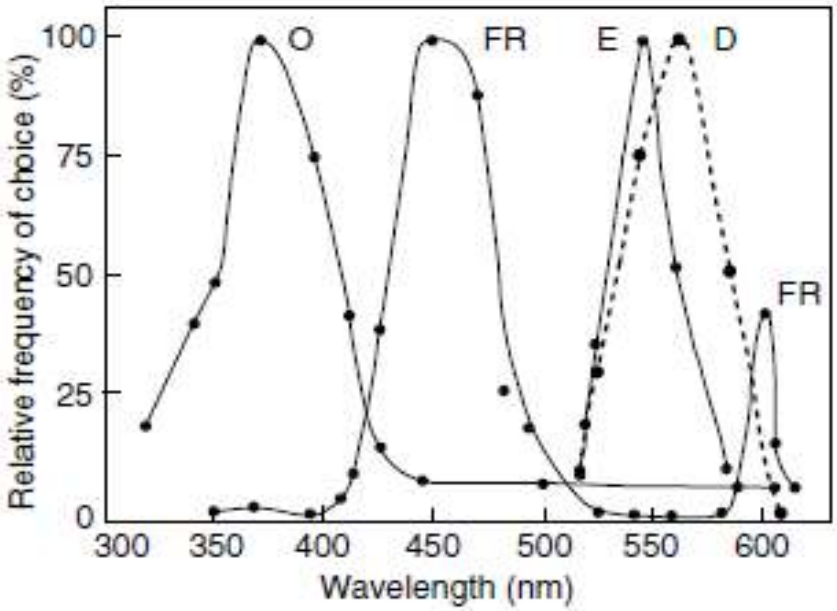
الشكل(6-6): (A) مقارنة الطول الموجي المستلمة من الإنسان ونحل العسل (مأخوذ عن Chittka و Waser) (35) (B) منحنيات حساسية الطيف الضوئي لعين الحشرة رباعية الصبغة (*Spodoptera* sp.). إن امتصاص كل صبغة معبرعنها كنسبة من اعلى امتصاص لتلك الصبغة (Lasnger واخرون، 1979) (97).

ولبيان أهمية الإشارات البصرية في اختيار العائل النباتي سيتم فيما يأتي الإشارة الى بعض الأمثلة:-

1-) حرشفية الأجنحة Lepidoptera:- إن الاستجابات التي تظهرها الفراشات النهارية النشاط للألوان قد درست نسبياً بشكل جيد، فعند تقديم أوراق اصطناعية خضراء لفراشات اللهانة البيضاء نوعي *Pieris brassicae* و *P. rapae* وجد ان بعض أفراد الفراشات أظهرت استجابة للأوراق الصناعية تمثلت بهبوطها على تلك الأوراق الا ان تكرار عملية الهبوط كانت منخفضة جداً مقارنة بهبوطها على أوراق اللهانة الطبيعية. ان النوع *P. brassicae* أظهرت سلوك استجابة للون الطبيعي ولمدى موجي معين (الشكل 6-7) فيما اظهر النوع *P.rapae* تفضيل في الهبوط على أوراق صناعية متباينة اللون، وفي كلا النوعين كان هناك نوع من التعلم المرتبط Associtive learning في الاستجابة لضلال مختلفة. من اللون الأخضر (163 و194) هذه الفراشات قد تغير من تفضيلها للألوان للاستجابة للهبوط على الأوراق الخضراء

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الى الأزهار ذات اللون الأصفر والأزرق والبنفسجي وذلك اعتماداً على فيما إذا كانت متوجهة لوضع البيض او لجمع الرحيق للتغذية على التوالي، في فراشات عائلة Papilionidae وخاصة النوع *Battus philenor* وجد انها تستطيع تمييز شكل الورقة وعليه فهي تستخدم شكل الورقة كإشارة في التعليم المرتبط لتفضيل أوراق العائل النباتي للهبوط عليها [121].



الشكل (6-7) التأثير النسبي لأطوال موجية مختلفة في إثارة الاستجابات السلوكية لدى فراشة الـ *Pieris brassicae*، المحور الصادي يمثل التكرار النسبي للاختيار (%) (O) تفاعل الحيز المفتوح (FR) الاستجابة للتغذية (E) التطبيل (الطرق على الورقة) (D) تباين قليل في الأطوال الموجية في جزء من طيف اللون الأخضر (عن Schere و Kolb، 1987)(143).

اما الفراشة *Eurema hecabe* من عائلة Pirridae تفضل الأوراق الاصطناعية لأنها تكون ذات خطوط طولية تتناظر مع الشكل المركب لورقة عائلها البقولية [79] كما وجد ان الفراشة *Popilia aegeus* متخصصة على نباتات تنشأ من استقطاب Polarization الضوء المنعكس، حيث ان مستقبلاتها الضوئية تكون حساسة الألوان المستقطبة بينما في حشرات اخرى مثل نحل العسل تحدث هذه العملية في وحدات بصرية Ommatidia منفصلة. إن سطح الورقة اللماع او الورقة النباتية يؤثر في استقطاب الضوء المنعكس من سطح الورقة النباتية حيث تؤدي عملية الاستقطاب الى

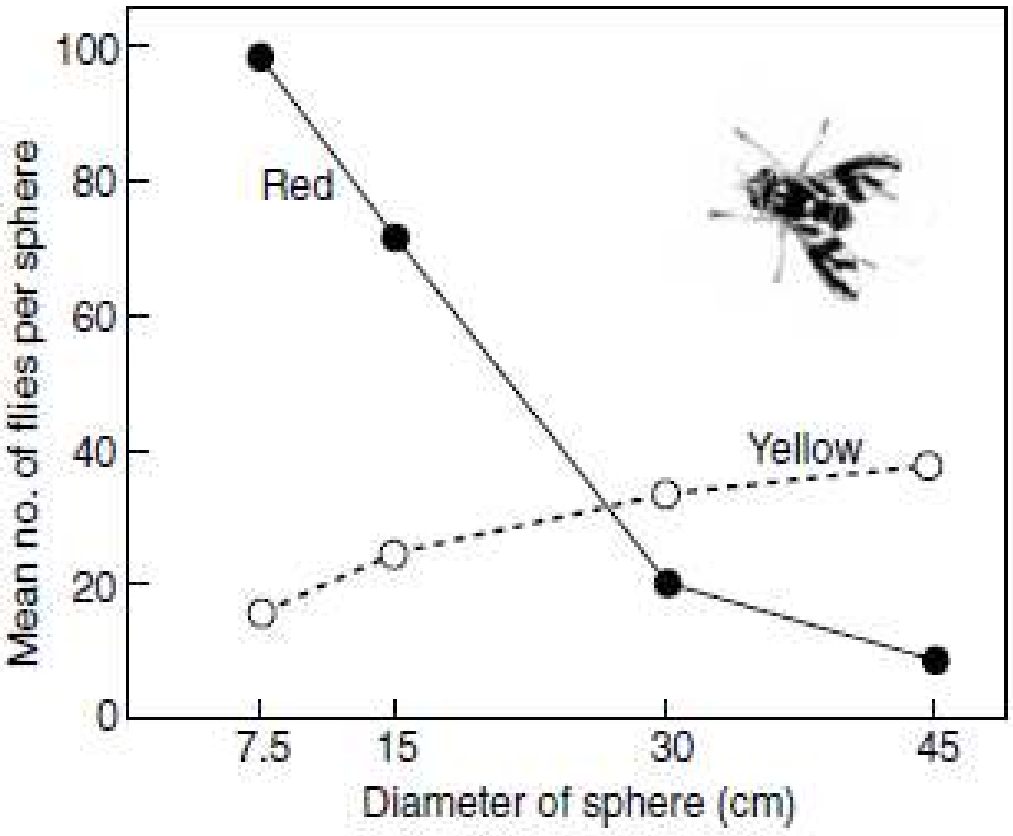
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

حدوث تباين في المستوى الأفقي / العمودي لتوجه الورقة. ان استقبال الألوان الكاذبة للورقة قد يوجه الحشرات الى اختيار موقع وضع البيض [88]. إن العثة الليلية *Mamestra brassicae* تفضل الهبوط على البيئات صناعية صفراء اللون ومتوسطة الحجم والمقدمة لها بوضع عمودي. إن المزيج بين الهدف المرئي مع رائحة العائل النباتي تزيد من احتمالية هبوط الحشرة على العائل [135]. وبالرغم من ان القضيب الحسي المفرد في العين البسيطة لليرقات يمثل عضو بسيط مقارنة بالعين المركبة في الفراشات الكاملة فإن لليرقات القدرة على تمييز حجم الأشياء وألوانها مما يساعد اليرقات على التوجه الى النبات العائل بعد سقوطها على الارض [132 و151 و142].

2-) حشرات ذات الجناحين Diptera:- في حالة الذباب العاشب خاصة التابع لعائلة ذباب الفاكهة Tephtiridae وعائلة ديدان الجذور Anthomyiidae هذه الحشرات تستخدم الإشارات المرئية للوصول الى عوائلها الغذائية [127]. في أنثى ذبابة التفاح الطائرة *Rhagoletis pomonella* الباحثة عن أماكن لوضع بيضها (ثمار التفاح) هذه الذبابة يمثل سلوكها في التوجه المرئي الى عائلها بعيدة خطوات متعاقبة. إذ تبدأ الذبابة وعلى بعد عشرة أمتار من استقبال الصورة المظللة لشجرة مفردة وفي هذه الخطوة لا يتم استقبال لون الشجرة خاصة عندما تكون الحشرة مواجهة لأشعة الشمس كذلك فإنها لا تستطيع تمييز تفاصيل الشكل ذلك بسبب محدودية دقة الرؤية. وعندما تصبح الذبابة على بعد بضعة أمتار من النبات او الشجرة او اقل تجد نفسها أمام الشجرة او أسفل منها او أعلى منها من تاج الشجرة فإن نوعية وشدة الطيف الضوئي المنعكس من الشجرة فإنه يمثل الإشارة الرئيسة الموجهة للحشرة، مثال ذلك المجموع الخضري الثمار او الجذع. اما الخطوة الثالثة فتبدأ عندما تصبح الحشرة على بعد متر واحد او اقل من الشجرة فان بإمكان الحشرة التمييز على أساس الشكل والحجم (الشكل 6-8). في حالة ذبابة جذور اللهانة *Delia radicum* ان استجابة الهبوط البصرية على العائل الغذائي حدثت عند تقديم أوراق اصطناعية تم تلوينها بألوان انعكاسات مشابهة لألوان العائل النباتي (الشكل 6-9) لم تظهر الذبابة أي فرق

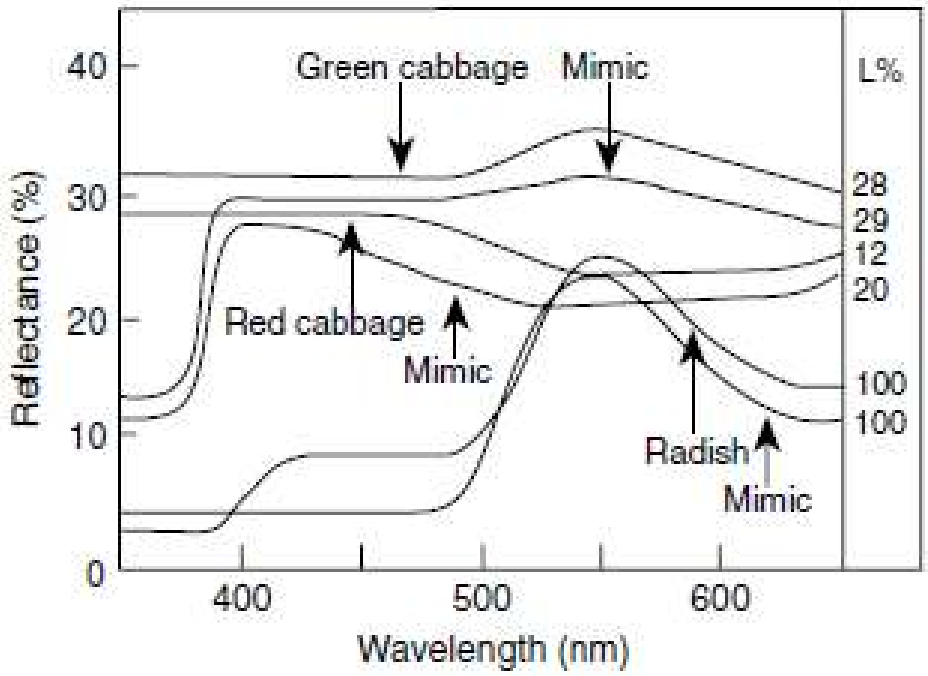
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

في تفضيل الهبوط على الأوراق والذبابة أي فرق في تفضيل الهبوط على الأوراق الطبيعية والصناعية مما يعني ان لنوعي الورق نفس نسبة الانعكاس، لذلك فإن الذبابة غيرت أسلوبها في التفضيل واعتمدت على عمر النبات حيث لوحظ انجذاب وهبوط الذباب على نباتات الفجل الصغيرة مقارنة بالنباتات الناضجة او الكبيرة، وهذا ايضاً مرتبط بالاختلاف في خواص انعكاس الطيف الضوئي ما بين أوراق النباتات الصغيرة والكبيرة. خلال طور ما بعد التخطيط لاختيار العائل فإن شكل الورقة لا يؤثر في وضع البيض، الا أن الورقة الصناعية التي تظهر فيها السويق كانت مفضلة لوضع البيض مقارنة بالأوراق التي تفتقر للسويق (الشكل 6-10).



الشكل(6-8) الاستجابات البصرية لذبابة التفاح *Rhagoletis pomonella* لكرات لاصقة صفراء وحمراء عديمة الرائحة ذات احجام متدرجة تحت ظروف الحقل.ويتم قياس التفضيل البصري للذباب على أساس عدد الذباب الملتصق بالكرات، إذ ان الكرة الحمراء بقطر7.5سم كانت مطابقة لحجم ولون التفاحة الناضجة وان أعلى عدد من الذباب تم صيده على الكرات الصفراء الأكبر والتي قاطعت الاستجابة الطبيعية للتفاح الأحمروذلك لان أيلول الأخضر للأوراق يجذب الذباب للبحث عن الندوة العسلية للمنْ كمصدر للطاقة (عن Prokopy، 1963) (126).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

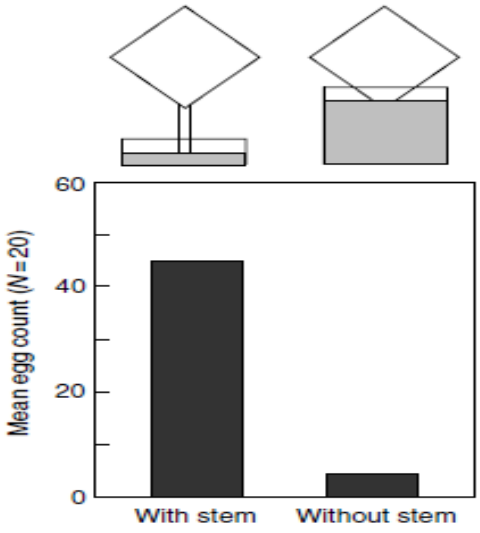


الشكل (6-9): خواص الانعكاس لأوراق نباتات مختلفة من العائلة الصليبية واستجابات الهبوط من قبل ذبابة جذور اللهانة على الأوراق الحقيقية والصناعية. ان نسبة الاستجابة للهبوط (100%) تم التعبير عنها كنسبة هبوط الى الفجل وهو النبات الذي تهبط عليه الذبابة غالباً. اما العائل البديل فهو اللهانة الخضراء والحمراء. وعند المقارنة المباشرة بين الأوراق الحقيقية والصناعية وجد ان تكرار هبوط الذباب تم بصورة متساوية على نوعي الورق مما يشير الى امتلاكها لنفس الانعكاس (عن Prokopy وآخرون، 1983 a) (129).

عندما يترك الذباب لاختيار بين الأوراق الصناعية ذات المساحة المختلفة، فإن الذباب الأكبر حجماً بأربع مرات يضع البيض على الأوراق التي تزيد مساحتها بأربع مرات ويزداد تكرار هبوطه عليها وتضع بيض يزيد بـ 2.5 مرة عما يضعه الذباب على الأوراق الأصغر [130 و133]. كما وجد ايضاً ان تفضيل الألوان في الذبابة متعدد العوائل الغذائية وقليل العوائل الغذائية من أنواع ذباب عائلة Tephritidae وخاصة ذباب الفاكهة من الجنس *Bactrocera* كان متبايناً بشكل واضح. إن النوع *B.tryone* المتعدد العوائل الغذائية يفضل الكرات الصناعية الزرقاء التي تعكس الأشعة او الضوء فوق البنفسجي (UV) مقارنة بالكرات التي لا تعكس الأشعة فوق البنفسجية [56]، هذه الأشعة فوق البنفسجية تعمل كثمار العائل الطبيعية الناضجة إذ ان للثمار طبقة شمعية تعكس بقوة الأشعة فوق البنفسجية. ومن الواضح ان لون

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

النبات وشكله وحجمه تلعب دوراً في سلوك الذباب لاختيار عائله الغذائي وهذا يجب ان لا ينسينا ان التوجه البصري للعائل لا يلغي تأثير الروائح النباتية في هذا التوجه.

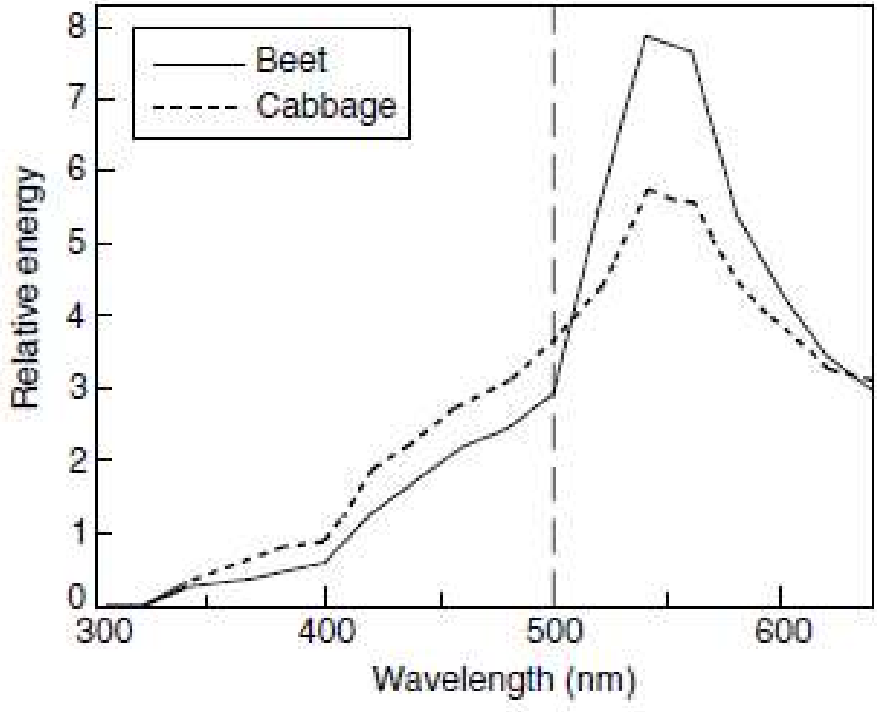


الشكل (6-10): تأثيروجود سويق اوساق الورقة الصناعية كصفة مظهرية على تفضل وضع البيض لأنثى ذبابة جذور اللهانة *Delia radicum* على أوراق صناعية (قياس 13 X 13 سم من قطع ورق اخضر مغمور بشمع البارافين ومرشوشة بمستخلص سطح اوراق اللهانة) (عن Rusenbergh وStadler، 1995) (173).

3-) حشرات متشابهة الأجنحة Homoptera:- إن الانجذاب الى لون المجموع الخضري قد درس بشكل جيد و كثيف في حشرات المنْ والذباب الأبيض (37 و91 و106) هذه الحشرات الصغيرة تستطيع ان تولد قوة محركة صغيرة وعند ما تكون الرياح بسرعة تزيد عن 1م/ثانية فإنها تكون غير قادرة على الحفاظ على سرعتها ضد اتجاه الريح ولكنها تكون قادرة على إظهار سيطرتها على سرعتها فوق سطح الأرض (81). ففي حشرات المنْ المجنحة وجد ان العامل الرئيس الذي يحفز المنْ للاستجابة للتجمع هو استقباله لألوان النبات ولذلك فإن المنْ *Braevicoryne brassicae* و *Myzus persicae* تتجمع في الحقل بشكل متباين (تفضيل) على الأوراق النباتية التي تعكس جزء أكبر من طاقة الأمواج الطولية من دون اعتبار للحالة التقسيمية للنباتات او مع بعض الاعتبار ان لأوراق البنجر السكري نسبة أمواج طويلة/ قصيرة أعلى مما موجود في اللهانة. إن نسب انعكاس الأمواج الطويلة / القصيرة تتغير مع عمر الورقة وحالة الماء في الورقة. وعليه فإن الجذب اللوني لأنواع المنْ الحساسة للون الأصفر يعمل لصالح هبوط المنْ وانجذابه نحو النباتات ذات النمط الفسلجي المناسب أكثر من قيام المنْ بتمييز النوع النباتي (91).

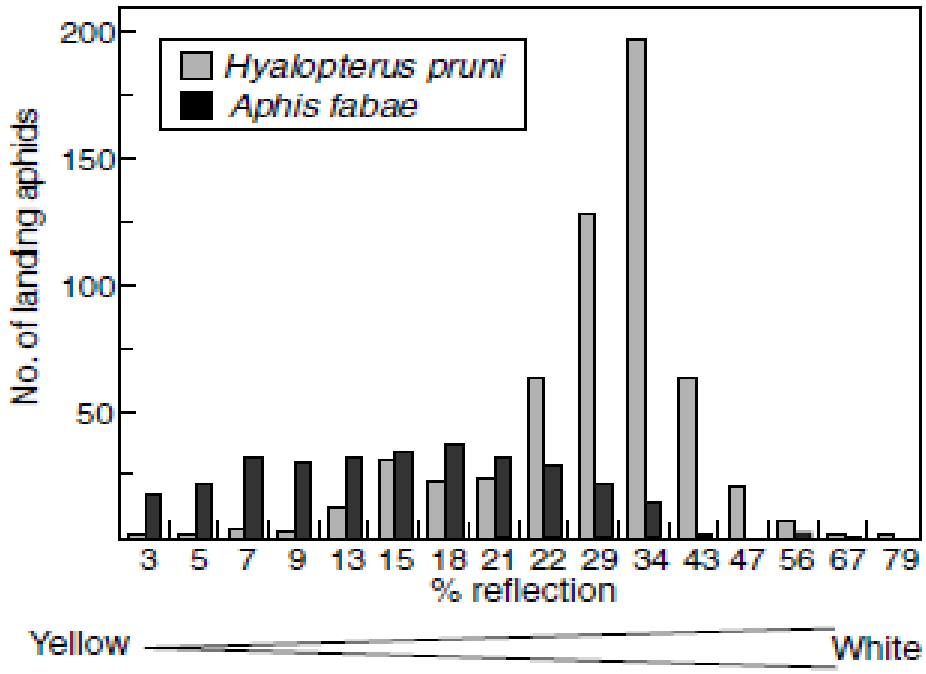
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

إن منْ الباقلاء الأسود *Aphis fabae* يتجمع بثلاثة أضعاف على نبات البنجر السكري مقارنة بأعداده على نبات القصب، حيث وجد انه يفضل اللون الأصفر الذي يكون مشابهاً جداً في مقطع طيفه المنعكس لورقة البنجر (الشكل، 6-12). إن منْ أوراق المشمش *Hyalopterus pruni* يمتاز بدورة حياة كاملة يعيش خلالها في الصيف على نبات القصب فيما يعيش في الشتاء والربيع على أشجار المشمش وان الأفراد المجنحة لهذا المنْ تبحث عن نبات القصب في الربيع حيث تتجمع بمقدار الضعف على نباتات القصب مقارنة بأعداده على نباتات البنجر المجاور والتي ليست بعائل له [106] حيث يقوم المنْ بالتمييز بين نوعي النبات على أساس انخفاض درجة تشبع الطيف المنعكس عن اللون الأخضر لفصل أوراق القصب مقارنة مع ذلك المنعكس من أوراق البنجر وعليه فإن الاستجابة البصرية للألوان وشدة انعكاسها هي حالة تخصص نوعي Species specific.



الشكل (6-11) منحنيات الطاقة لنسبة للضوء المنعكس من السطح العلوي للأوراق الناضجة للبنجر السكري واللهانة في تموز تحت ضوء الشمس مباشرة. إن النسبة بين المساحات أسفل المنحنى والى اليمين واليسار للخط المتقطع عند 500 نانوميتروان نسبة الأمواج الطولية / قصيرة للبنجر 31 واللهانة 2.1(عن Kennedy واخرون، 1961) (21).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل (6-12): تفضيل الهبوط البصري للمنْ *Aphis fabae* والـ*Hyalopterus pruni* وتم قياس التفضيل على أساس عدد المنْ المجنح للهابط على كل من 16 لوحة والتي شكلت مع بعضها سلسلة متدرجة من اللون الأصفر الى الأبيض مع زيادة الانعكاس في حزمة الأمواج القصيرة (عن Moericke، 1969) (106).

إن الذباب الأبيض يتجنب الاستقرار بوجود الإضاءة ذات الموجات القصيرة (400 نانوميتر) ولكنه يتجمع على الضوء الأخضر (500 نانوميتر) [37]. وكما سبق ان اشرنا في حرشفية الأجنحة والذباب فإن طبقة الشمع على سطح النبات قد تؤثر بصرياً في سلوك المنْ في التوجه لاختيار العائل النباتي، ودليل ذلك انه في بداية الموسم لوحظ من البزاليا المجنح المسمى *Acyrthosiphon pisum* بكثافة منخفضة جداً على خط معزول من نباتات البزاليا *Pisum sativum* ذات الطبقة الشمعية السطحية المختزلة مقارنة بأعداد نفس المنْ على نبات البزاليا الطبيعي [184].

مما سبق يتبين انه ليس فقط حشرات حرشفية الأجنحة وذات الجناحين ومتشابهة الأجنحة ولكن أنواع حشرية أخرى تعود لرتب أخرى يمكنها ان تستخدم الاختلاف في شدة انعكاس الطيف الضوئي للتميز بين الانواع النباتية او بين أوراق وأعضاء النوع النباتي الواحد كمقياس للاختيار او الانتخاب البصري للأنسجة الكثيرة الغذاء والتي

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

تمثل الأنسجة الأصغر والتي تظهر انعكاس قوي للطيف في منطقة اللون الأصفر، وفي الحقيقة فأن الحشرات نهارية النشاط تنجذب للون الأصفر، وفي العديد من الحالات وجد ان الأسطح الصفراء تعمل كمنبه فوق طبيعي وذلك لأنها تومض بذروة طاقة مشابهة لعرض حزمة الأمواج المنبعثة من المجموع الخضري للنبات ولكن بشدة اعلى. على الرغم من وجود كم كبير من المعلومات حول اليات الاستقبال الضوئي في الحشرات، فإن معرفتنا حول التفضيل البصري في الحشرات العاشبة تحت ظروف الحقل لازالت محدودة.

ثالثاً) الاستجابات الشمية نحو العوائل النباتية Olfactory reponses to host plants:- عند محاولة اختيار الدور المنفصل للمنبه البصري، فإنه يتم تعريض حشرات الاختبار لأشياء ذات صفات مرئية مسيطر عليها والتي تكون عادة عديمة الرائحة، وعلى العكس من ذلك فإن دراسة ومتابعة تأثير الرائحة لوحدها في توجيه الحشرة لعوائلها النباتية فأن الأشياء المرئية او البصرية المحيطة بتجربة اختيار الرائحة يجب ان تكون متجانسة. في التجارب المختبرية تم تطوير العديد من الطرائق على منبهات الرائحة من خلال مفهومي التركيز والانتشار تكون عادة اقل مما نتصور وسيتم شرح مثالين بالتفصيل حول آليات التوجه للرائحة في المختبر أحدها حول حشرة طائرة والأخر حول حشرة ماشية.

رابعاً) العث الطائر والخنافس الماشية حالتين من التوجه للرائحة Flying moths and walking beetles: two cases of olfactory orientation:-

عندما تقوم أنثى عث التبغ *Manduca sexta* الطائرة بالبحث عن عائلها النباتي فإنها تظهر انجذاب موجب للريح Anemotaxis حيث تطير عكس اتجاه الريح مستخدمة الاتجاه السائد لتيار الهواء كإشارة Cue. وان المستقبلات الميكانيكية الموجودة على قرون الاستشعار تعمل كمستقبلات للريح لتزويد الحشرة بالمعلومات الخاصة بالاتجاه وان مسارها الطيراني يمكن وصفه على انه يأخذ مسار الحركة الزكزاكية الاعتيادية. إن انبعاث الرائحة من نبات التبغ تمثل الوجه الاخر لعملية الاستجابة الشمية للعائل، حيث تعمل الرائحة كمادة منشطة لحدوث الطيران وذلك من

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

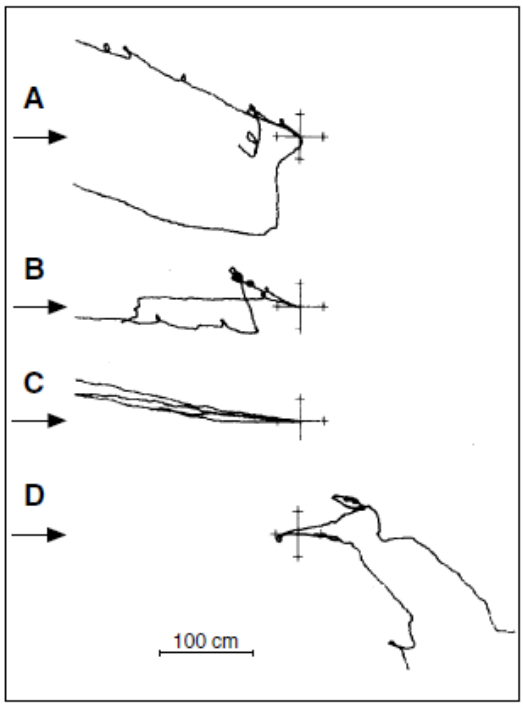
خلال حث العثة للإقلاع من حالة الراحة او المشي وبمجرد طيران العثة فإنها تبدأ بالتقاط مسار الرائحة المنبعث من النبات من خلال محاولة عدم فقدانها لمسار الرائحة، وان خلايا المستقبل الشمي لا تتعقب الرائحة او تقوم بجمعها. وتقوم العثة بخفض سرعته وزيادة سعة حركتها الزكزاكية العمودية على مسار اتجاه الريح. وخلال عملية تعقب جزيئات الرائحة يتم تفاعلها بواسطة أعضاء الشم، والاستمرار في الحركة الزكزاكية عكس اتجاه الريح هذه الأعمال السلوكية المتعاقبة تستمر لحين وصول العثة الى عائلها النباتي وكلما أصبحت العثة قريبة من مصدر الرائحة انخفضت الحركة الزكزاكية هذا النوع من البحث يعرف بالاستجابة الموجبة للريح Positive anemotaxis.

إن سلوك الإناث الباحثة عن عوائلها النباتية يشبه في الحقيقة لدرجة كبيرة لطريقة بحث ذكور العث عن الإناث باعتماد طريقة الاصطفاف مع مسار الرائحة عكس الريح[10] وفي الحالة الأخيرة فإن إشارة الرائحة هي عبارة عن فيرمون جنسي أطلقته الأنثى، وفي وجهة نظر حديثة حول الآليات التي توجه سلوك الذكر في التوجه للأنثى حيث يتم إدامتها من خلال سلسلة من الاستدارات المتعاكسة يتم تنظيمها بواسطة برنامج محرك Motor Programme في الجهاز العصبي المركزي الذي يتم حثه بواسطة النشاط الشمي وبعد ذلك يبدأ هذا النظام بالعمل ذاتياً[187]. إن تغيير طريقة البحث من طريقة الزكزاك الى طريقة التنبوء Casting يتم السيطرة عليها من خلال المعلومات الشمية وان غياب التغير في نشاط المستقبلات الشمية لفترة قصيرة من الزمن يؤدي الى اعتماد طريقة التنبوء. إن تقدم الحشرة باتجاه عكس الريح يمكن ان يتم من خلال التغذية الرجعية المبصرة Optomotor Feedback حيث يتم من خلال هذه العملية مراجعة شريط الصور المحيطة بالمنطقة او بمسار سير الحشرة وبالأخص بالنسبة للأرض [59 و194 و100].

أما المثال الخاص حول توجه حشرة ماشية الى عائلها النباتي اعتماداً على رائحة العائل وخير مثال في هذا المجال هو خنفساء كولورادو البطاطا [177] الذي تم دراسته جيداً حيث تعد هذه الخنفساء من الحشرات المنخفضة على نباتات العائلة الباذنجانية،

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

حيث تفضل بشدة البطاطا إذ تعد من افات البطاطا المدمرة. خلال الأيام السبعة الأولى من حياة الخنافس البالغة فإنها تحتاج الى التغذية لغرض نمو عضلاتها لكي تتمكن من الطيران وعليه فإنه قبل جاهزيتها للطيران فإن الخنفساء تمشي للوصول الى عائلها. ولدراسة سلوك المشي نحو العائل تم استخدام الة صممت لهذا الغرض سميت بالـ Locomotion Compensator (معوض الحركة) عبارة عن نفق هواء او ريح Wind tunnel هذه الأدوات تتيح لنا الحصول على المعلومات الدقيقة وتسجيلها عن مسارات الحشرة من دون مواجهة الحشرة لأي معوقات. فعندما يتم نفخ هواء نظيف فوق خنفساء جائعة فإنها تطير استجابة باتجاه المنبه Meotactic باتجاه الهواء او الريح، محافظة على زاوية ثابته مع اتجاه الريح Anemotaxis (الشكل 6-13). إن مسارات او مجالات المشي أظهرت حالات دوران بـ 360 درجة. وعندما يكون تيار الهواء حاملاً لرائحة نباتات البطاطا فإن استقامة مسار المشي يزداد بشكل واضح مع غياب حالات الدوران مع حدوث زيادة في سرعة المشي وان الخنفساء تستغرق وقت أكثر وهي تمشي عكس الريح، هذه الاستجابة تصنف على انها استجابة موجبة (مثال عكس الريح) لظروف الرائحة Anemotaxis.



الشكل(6-13): مجالات او مسارات المشي لأنثى مفردة من خنفساء كولورادو البطاطا خلال أربعة فترات متعاقبة (D-A) لعشرة دقائق وكانت حالة المنبهات (A) بتيار هواء نظيف (B) تيار هواء يحمل رائحة اللهانة (C) تيار هواء يحمل رائحة البطاطا (D) تيار هواء يحمل خليط من رائحة اللهانة والبطاطا. الأسهم توضح اتجاه الهواء. والمخطط يوضح مسافة تم قطعها. ان مجموع المسافة التي تقطعها الخنفساء وبمسار مستقيم كانت الأعلى في (C) مقارنة بالحالات الثلاثة الباقية والتي لم تختلف فيما بينها (عن Thiery و Visser، 1986).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

إن رائحة غير العائل، بمثال ذلك رائحة نبات اللهانة يلاحظ ان مسار الحشرة كان مشابها لمسار الحشرة في الهواء النظيف. اما عند مزج رائحة نبات البطاطا مع رائحة اللهانة فإن توجه الاستجابة للبطاطا يصبح متعادل وان مسارات المشي للخنفساء تصبح غير مميز عن المسارات الناتجة عن مشي الحشرة في الهواء النظيف (الشكل 6-13). إن تأثيرات مشابهة غير متوقعة عندما تم استخدام رائحة نبات اخر من العائلة الباذنجانية هو نبات الطماطة البري *Lycopersicom hirsutum f.glabratum* وهو نبات غير ملائم للخنفساء وبغض النظر عن العلاقة التقسيمية بين نباتي الطماطة والبطاطا. وإن استخدام خليط روائح النباتين كان غير جاذب للخنفساء. إن ظاهرة وجود رائحة الطماطة المانعة للخنفساء من التوجه لعوائلها النباتية تسمى بالرائحة الحاجبة Odour Masking [163] هذه الظاهرة يمكن الاستفادة منها في الزراعة المختلطة لخفض مستوى الحشرات العاشبة في الحقل (انظر الفصل الثالث عشر).

مما سبق يتضح ان الآليات الرئيسة التي تعتمدها الحشرات العاشبة في البحث عم عائلها النباتي اما اعتماد طريقة التوجه الموجب للرائحة المكيفة للتوجه البصري مع الريح او اعتماد طريقة التوجه البصري المستحث بالشم، وذلك في الحشرات المتخصصة ومتعددة العوائل الغذائية [154 و177] إضافة لذاك فإن هناك أدلة تشير الى ان التوجه الكيميائي Chemotaxis تحدث في مدى عدة سنتمترات من العائل النباتي. كما تم توضيحه في العديد من يرقات العديد من الحشرات الاكلة لجذور النبات [93 و115]. والجدول (6-3) يمثل خلاصة مختارة للمعلومات الخاصة باستجابة بالغات بعض الانواع الحشرية العاشبة التابعة لأربعة رتب لروائح النبات. لقد أظهرت الحشرات العاشبة العامة القدرة على تحسس الأبخرة النباتية كإشارات تنقل معلومات عن حالة النبات وذلك لاختيار العائل النباتي. فحشرة منْ الخوخ الأخضر المتعددة العوائل الغذائية تنجذب بشدة وتستقر على نبات البطاطا المصابة بفايروس التفاف أوراق البطاطا حيث تكون قيمة النبات من الناحية الغذائية للمنْ أعلى من النبات السليم[57].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الجدول (3-6) حالات مختارة لعاشبات بالغة تعود لأربعة رتب حشرية أظهرت استجابة لروائح النبات.

Order and species	Specialization category	Odour source	Type of test environment	Sensory data	Reference
Hemiptera					
Phorodon humuli	M	G	L/F	SCR	28
Cryptomyzus korschelti	0	HP	L		180
Cavariella aegopodii	0	G	F(T)		34
Lipaphis erysimi	0	S	L	SCR	118
Brevicoryne brassicae	0	S	L(F-)	SCR	118, 123
Rhopalosiphum padi	0	G	L(F_)		122
Aphis fabae	P	HP	L(F-)	SCR	90, 118
Aphis gossypii	P	HP	L(F-)		125
Coleoptera					
Leptinotarsa decemlineata	0	HP/G	L(F-)	EAG/SCR	98, 162, 176
Anthonomus grandis	0	G	L/F	EAG/SCR	52, 53, 54
Ips typographus	0	G	L/F	SCR	105, 168
Phyllotreta spp.	0	G	L/F		124
Ceutorhynchus assimilis	0	S/HP	L/F	SCR	22, 58
Popillia japonica	P	G	F		1
Listroderes obliquus	P	G/S*	L		99
Oreina cacaliae	0	HP/HPE	L		86
Phyllopertha diversa	P	G	L	SCR	74
Hylobius abietis	0	HPE	L	SCR	186
Diptera					
Psila rosae	M	S	L/F	EAG	70, 71, 117
Delia antiqua	0	S	L/F	EAG/SCR	70, 80, 85
Delia radicum	0	S	L/F	EAG	40, 70, 117
Rhagoletis pomonella	0	G	L/F	EAG	60, 65, 114
Dacus dorsalis	P	G	L/F	EAG	102
Lepidoptera					
Helicoverpa subflexa	M	HPE	L		165
Acrolepiopsis assectella	M	S	L		161
Plutella xylostella	0	HPE	L	EAG	120
Manduca sexta	0	G/HP/HPE	L	EAG	164, 100
Papilio polyxenes	0	G	L	EAG	15
Papilio polyxenes	0	G	L	SCR	82, 137, 166
Trichoplusia ni	P	HP	L		96
Ostrinia nubilalis	P	HP/G	L	EAG	29, 170
Mamestra brassicae	P	HP/HPE/S/G	L	EAG	134, 136
Cydia pomonella	0	G/S	L/F	EAG	6, 38, 76

M, monophagous; O, oligophagous; P, polyphagous; HP, intact (host) plants; HPE, host-plant extract; G, generally occurring green-leaf volatiles; S, volatile(s) specific to the host plant taxon; L, behavioural test in the laboratory, in an olfactometer or a wind tunnel; F, field test, either trap catches (F(T)) or direct observations; (F_), behavioural responses to the odour source attractive under laboratory conditions could not be demonstrated under field conditions; EAG, data on sensory perception of volatiles from the odour source available at the electroantennogram level; SCR, data on sensory perception of volatiles from the odour source available at single-cell level.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

كذلك وجد ان العثة *Helicoverpa virenscens* تتجنب وضع البيض على النباتات المتضررة بيرقات نفس النوع. إن النباتات المتضررة تنبعث منها أبخرة خاصة خلال فترة الظلام، هذه الأبخرة تطرد الإناث النشطة ليلية النشاط عند بحثها عن اماكن وضع البيض [42] وهي لا تطرد فقط الحشرات العاشبة ولكنها تطرد ايضاً الأعداء الطبيعية من مفصليات الأرجل [51 و157] (انظر الفصل العاشر).

أسس التحسس الكيميائي لتعقب رائحة العائل النباتي

Chemosensory basis of host plant odor detection

تعتمد الحشرات كثيراً في عملية البحث عن الغذاء على مستقبلاتها الكيميائية وكذلك في البحث عن أماكن وضع البيض وشريك التزاوج، فضلاً عن استخدام المستقبلات الكيميائية في الاتصالات الاجتماعية وعلى أساس ما سبق يمكن القول ان الحشرات تعيش في عالم الكيمياء. الاستقبال الكيميائي Chemoreception يعني متحسسات الشم الكلاسيكية التي تستخدم لتعقب المنبهات من الأبخرة الكيميائية كما تشمل ايضاً الذوق الذي يتم من خلال الاستقبال الكيميائي اللمسي وذلك لتعقب الكيميائيات الذائبة والصلبة (انظر الفصل السابع) إن التمييز بين حاستي الشم والذوق هو تمييز غير حقيقي حيث ان حساسات التذوق في الحشرات غالباً ما وجدت تستجيب للرائحة [156] وإن العديد من حساسات التذوق تعود لعائلة البروتينات [36] وتوجد في قرون الاستشعار وله وظائف شمية [183].

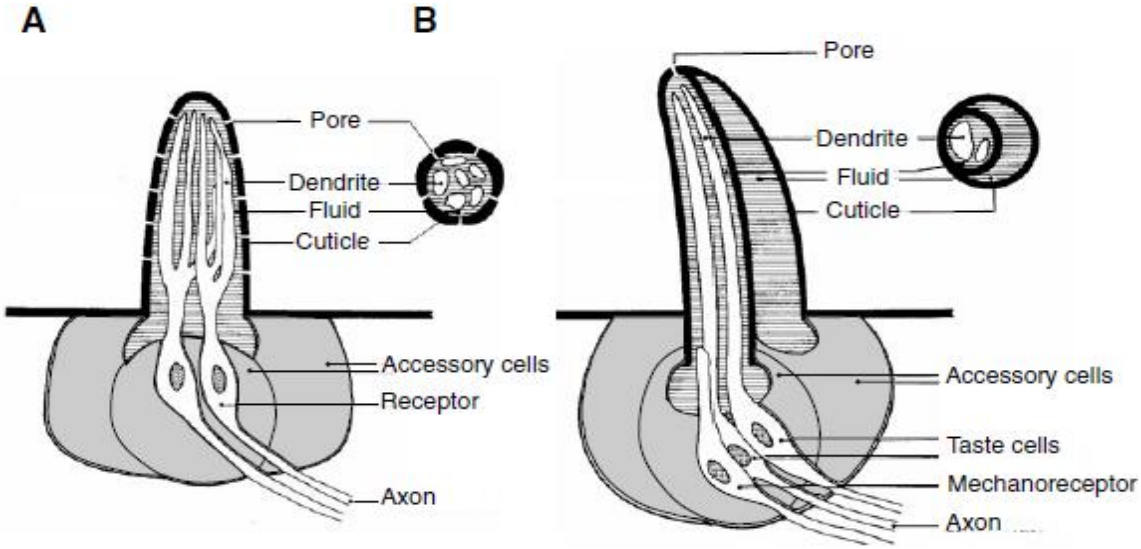
إن التحسس الكيميائي لتعقب رائحة النبات يمكن توضيحه من خلال المحاور الاتية:-

رابعاً) المظهر الخارجي لحاسة الشم Morphology of olfactory sensilla:-

إن خلايا المستقبل الشمي ترتبط بما يعرف بحاسة الشم Sensilla وهي عبارة عن أعضاء تتكون من عصبونات Neurones وخلايا مساعدة Accessory Cells وتركيب كيوتكلي (الشكل 6-14). إن أجسام خلية العصبون تقع بالقرب من الجزء الخارجي القريب من التركيب الكيوتكلي اذ ان التفرعات الشجيرية تقع عادة في تراكيب كيوتكلية متخصصة والتي تصنف او تقسم على اساس شكلها الخارجي مثل الانواع الشبيهة بالشعيرات. تسمى Sensella trichoda والحلمات Pegs والمخاريط

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

Cones ومنها basiconica Sensilla والتي تختص في الغالب باستقبال رائحة النبات، كذلك فإن هناك أشكال من الحلمات والمخاريط توجد داخل انخفاضات سطحية غير عميقة تسمى Senseilla coeloconica او شكل أعضاء تشبه للوحة المثقوبة تسمى Sensilla placoda وعادة يكون هناك 2–5 أعصاب في حاسة الشم (32 و87 و112) ولكن في الجراد هناك اكثر من 50 عصب ينغمد في المخروط الشمي المسمى Sensilla basiconicum بينما في نحل العسل فإن اللوحة الشمية الثقبية Pore–Plate تحوي أكثر من 30 عصب (69).



الشكل (6-14): رسم تخطيطي لمقطع طولي ومستعرض في (A) شعرة شمية لحشرة (B) شعرة ذوقية لحشرة. إن الشعرة الشمية ينغمد فيها زوج من الأعصاب ثنائية القطب المستقبلة كيميائياً. اما شعرة التذوق فينغمد فيها عصب مستقبل كيميائي فيما العصب الثاني هو مستقبل ميكانيكي (عن F.W.Maes جامعة مقاطعة Georingen، هولندا).

إن أعصاب الحس الكيميائية تكون في الغالب ثنائية القطب وان محاورها العصبية تمتد الى الجهاز العصبي المركزي عبر الأعصاب المحيطة دون وجود تشابك عصبي. ان التفرعات الشجيرية للعصب تمتد الى تجويف العضو الحسي Sensilla المتخصصة للاستجابة للمنبه الكيميائي ذو الجهد المتدرج حيث تسمى جهة المستقبل Receptor Potential وعندما تصل قيمة هذا الجهد الى اكبر من حد حرج معين فإنها تعطي سلسلة من الجهد الفعال Potential Action. هناك ايضاً بعض

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الاختلافات التركيبية بين أعضاء الحس الشمية وتذوقية Custatory، حيث ان أعضاء الشم تكون متعددة الثقوب حيث يكون جدار العضو الحسي حاوياً على الالاف من الثقوب الدقيقة التي يتراوح قطرها ما بين 10–50 نانوميتر، وتفرعات شجيرية Dendrites متفرعة [158]. اما عضو الحس الذوقي فيكون أحادي الفتحة او الثقب الذي يتراوح قطره ما بين 100 – 400 نانوميتر ويقع هذا الثقب في قمة حلمة التذوق او قمة شعرة التذوق (الشكل 6–14) وفي كلا العضوين تكون القمم او نهايات التفرعات الشجيرية من الثقوب ولكنها تكون محمية من الجفاف بواسطة ليمف المستقبل Receptoe lymph الذي يفرز في تجويف العضو بواسطة الخلايا المولدة والحارسة الموجودة عند قاعدة العضو الحسي. إن عضو الشم يوجد بشكل دائم على قرون الاستشعار ولكنها قد توجد ايضاً في الفكوك والملامس الفكية وعلى الة وضع البيض ان عدد أعضاء الشم وخلايا المستقبلات الشمية المرتبط بها يختلف بين الانواع المختلفة حيث ان يرقات الحشرات كاملة التحول تمتلك عدد صغير من الخلايا الشمية (مثال ذلك عشرة أعصاب في يرقات الخنافس وبحدود الـ 100 ليرقات الذباب) [183 و188] ففي الإناث البالغة فإن عدد أعضاء الشم قد يزيد عن عدة مئات في حشرات نصفية الأجنحة بينما في حرشفية الأجنحة تتراوح أعدادها ما بين 6500 – 177000 في أنثى عثة التبغ *Manduca sexta* لكل قرن استشعار. إن عضو الشم الحامل لخلايا المستقبلات الشمية قد يحمل ايضاً مستقبلات الرطوبة والحرارة والمستقبلات الميكانيكية [47 و147].

ثانياً) النقل الشمي Olfactory transduction

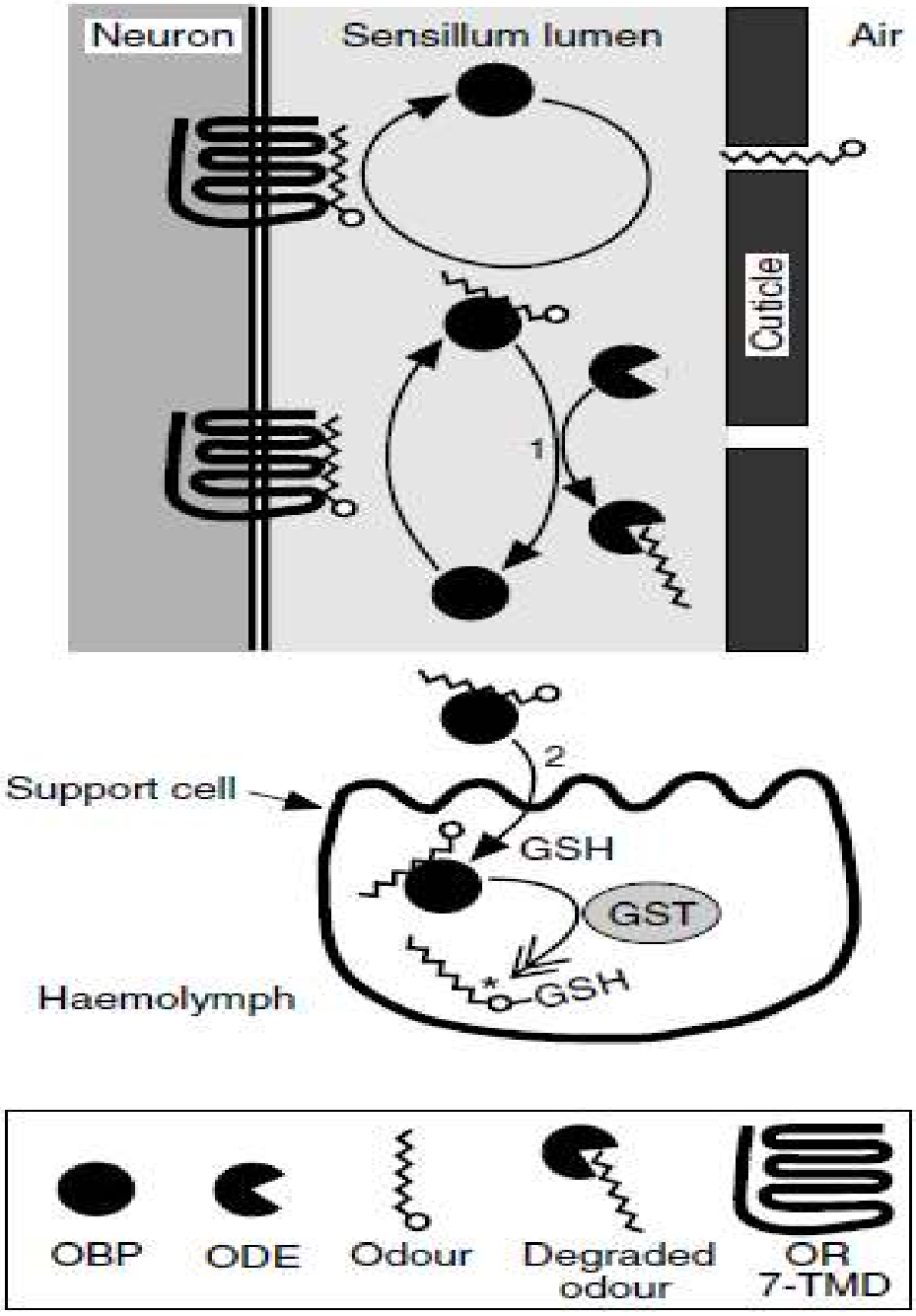
وهي عملية نقل المنبه الكيميائي نوعياً وكمياً وتحويله الى جهد مستقبل Receptor Potential واخيراً تحويله الى جهد فعل Action Potential، هذه العملية تشمل عدد من الخطوات المتعاقبة، وهناك اليوم تقدم ملحوظ في الفهم الجزيئي لأسس نقل المنبهات او الروائح من اعضاء الشم. ان النموذج الحالي المعروض في الشكل (6–15) يوضح الية النقل الشمي. إن الخطوة الاولى في عملية النقل تتمثل بانتشار جزيئات أبخرة المنبه في قناة عضو الشم عبر الثقوب عبر جدار عضو الشم ترتبط

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

هذه الجزيئات الى بروتينات صغيرة (14 كيلو دالتون) ذائبة بالماء Odorant binding proteins (OBP5) التي تحمل جزيئات البخار او الرائحة المنبهة (المرتبطة Ligand) الى المستقبل المسمى Olfactory Receptor(OR) وعند وجود جزيء الرائحة على غشاء التفرع الشجيري Dendrite فإنه اما ان يرتبط الجزيء المنبه (جزيء الرائحة) لغشاء التفرع الشجيري (الأغشية المستقبلة). إن المستقبلات الشمية (Or5) في الحشرات هي بروتين مزدوج Cprotein – Coupled وهو عبارة عن سبعة اغشية شفافة بروتينية تعمل من خلال تنشيط الرسول الثاني Second Messengers مثل الادينوسين أحادي الفوسفات الحلقي (CAMP) او تنشيط الاينوسيتول ثلاثي الفوسفات Inositol 1,4,5–triphosphate (IP3) التي تتضمن فتح قنوات الايون الذي يؤدي الى إزالة استقطاب غشاء التفرعات الشجيرية، وعندما تزداد سعة ازالة استقطاب جهد المستقبل عن الحد الحرج، حيث يؤدي ذلك الى توليد جهد فعل ينقل عبر غشاء المحور الى كبيبات Glomerali في فص قرن الاستشعار المرتبط بالجهاز العصبي المركزي إن نشاط جزيئات المنبه (الرائحة) من المحتمل جداً انها تنتهي بوجود انزيمات محللة للرائحة توجد في سائل ليمف عضو الشم [182].

لقد تم استخدام الذبابة *Drosophila melanogaster* كنموذج لنوع حشري غير بعيد لدراسة الأساس الوراثي الجزيئي لتعقب الرائحة، خاصة وان المجين Genome الوراثي لهذه الحشرة معروف بشكل جيد منذ عام 2000م، ولهذه الحشرة 1300 عصب للشم مرتبط بـ 43 كبيبة (عقدة عصبية صغيرة) توجد في فص قرن الاستشعار، وحالياً هناك ما بين 15–60 جين خاص بالبروتينات الرابطة للرائحة (OBP) وهناك 61 جين للغشاء الشفاف الناقل سبع مرات Seven–transmembrane GPCOR (182 و183). إن التحدي الحالي في مجال نقل الروائح او النقل الشمي من مصدره الى الجهاز العصبي المركزي للحشرة هو توضيح لدور البروتينات الرابطة للرائحة (OBP5) في التخصص الشمي وماهي صفات وتخصص مستقبلات الرائحة (OR5) في تمييز رائحة النبات [190].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل (6-15): المسار الكيموحيوي العام لاستقبال الرائحة، إذ ان جزيئات الرائحة المحبة للماء تدخل الى القناة المائية لعضو الشم عبر الثقوب الموجودة في جدار عضو او شعرة الشم. إن الرائحة المحبة للماء المرتبطة بالبروتين (DBP5) تقوم بربط ونقل جزيئات الرائحة للبروتينات المستقبلة (مستقبلات الرائحة (OR5) حيث تجتاز الأغشية العصبية سبع مرات الموجودة على الاغشية العصبية. بعد وصول الرائحة تقوم الأنزيمات المحلة للرائحة (DDE5) الموجودة في قناة عضو الشم بتحليل جزيئات الرائحة. إن سايتوبلازم الخلايا يحيط بجسم الخلية العصبية الذي يحوي أنزيمات مثبطة للمواد الغريبة مثل انزيم Glutathio-S-transferase(GST) والذي قد يعمل ايضاً على تثبيط جزيئات الرائحة (عن Vogt، 2003).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

ثالثاً) حساسية اعضاء الشم وفسلجتها الكهربائية

Olfactory electrophysiology and sensitivity

هناك تقنيتين كهروفلسجية اعتمدتا في دراسة حساسية وتخصص نظام الشم او استقبال الرائحة في الحشرات هما:-

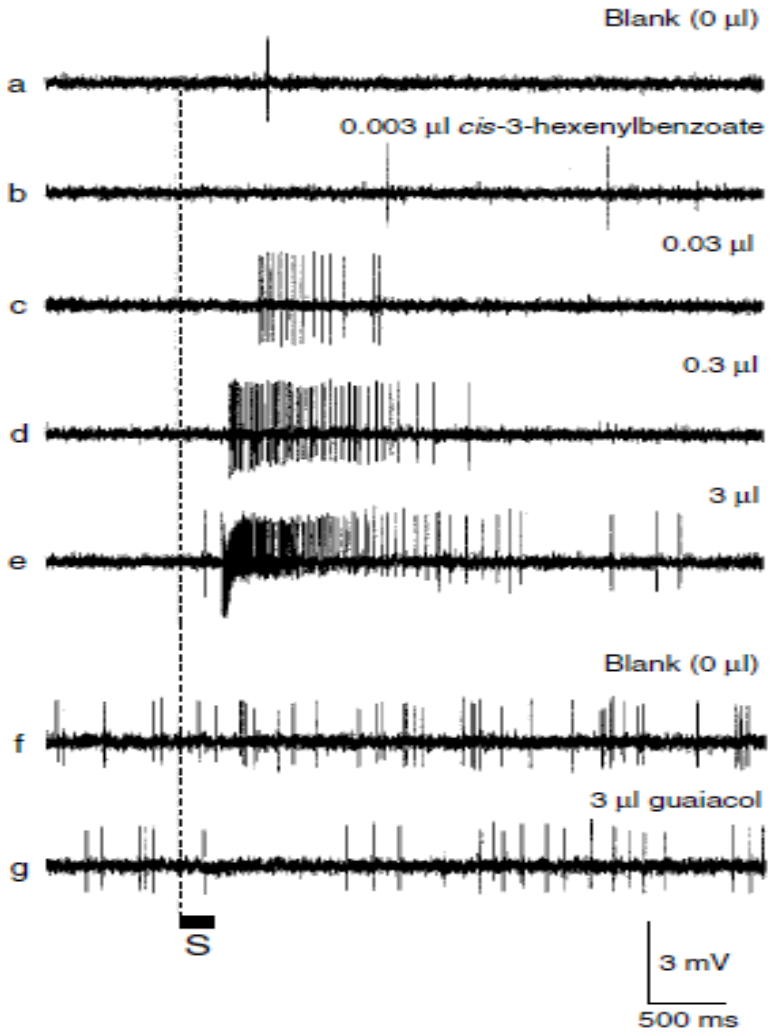
1-) طريقة انتينوكرام Antennogram:- وهي طريقة لقياس الانعكاسات الاتية المتتابعة الحاصلة في جهد المستقبل للرائحة المتولدة في أعصاب جميع اعضاء الشم الموجودة في قرن الاستشعار المرتبط بجهاز تسجيل يسمى جهاز قياس او تخطيط قرن الاستشعار المعروف بـ (EAG) Electontennogram.

2-) طريقة تسجيل الخلية المفردة:- هذه الطريقة تعتمد على تسجيل النشاط الفسلجي للكهروفسلجي لعضو الشم لذلك فهو يسمى بالـ Single Sensellum او Single Cell Recording حيث ينتج عن هذه الطريقة أشكال تخطيطية لجهد الفعل Action potentials تظهر بشكل قمم، لذلك فإن هذه الطريقة تسمى بنشاط الشوكة Spike activity، هذه التخطيطات تمثل المعلومات التي تحملها الإشارة التي أنتجها الجهاز العصبي المركزي. إن كلا الطريقتين السابقتين محددات لاستخدامها. فالطريقة الأولى أي طريقة الـ Antennogram تقيس الاستجابة التي تظهرها جميع أعصاب عضو الشم وهو ذو حساسية محدودة. اما الطريقة الثانية فهي تمتاز بحساسيتها العالية في تعقب النشاط الشمي، الا انه من الناحية العملية يسمح بالتسجيل من عينة صغيرة لجميع أعصاب قرن الاستشعار. إن المستقبلات الكيميائية Chemorecptors كبقية الخلايا الحسية تستجيب للتغيرات الحاصلة في شدة المنبهات (مثال ذلك التغيرات في تراكيز المركبات الكيميائية) وعادة هناك نوعين من التفاعلات التي تحصل خلال عملية الشم هما:-

1-) تفاعل الاثارة Excitation:- وهو عملية زيادة نسبة إنتاج جهد النقل جراء عملية التنبيه بالرائحة.

2-) تفاعل التثبيط Inhibition:- هي عملية خفض نسبة الإثارة نسبة الى حالة عدم التنبيه والتي يحدث خلالها ما يسمى بالذروة او الشوكة Spike (الشكل 6-16).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل (6-16): تسجيلات الفسلجة الكهربائية لنوعين مختلفين من الشعيرات الشمية في قرن الاستشعار لأنثى فراشة التبغ، تظهر حالة إثارة (c-b) وحالة تثبيط (9). الشعيرات تم تنبيهها بواسطة حالة غازية بواسطة سرعة قياس الشم الحاوية على ورقة ترشيح مشحوبة بـ30 مايكروكتر من محلول زيت معدني يحوي روائح مذكورة في (c-a). (عن Sheidi و Hildebrands، 2001) (145).

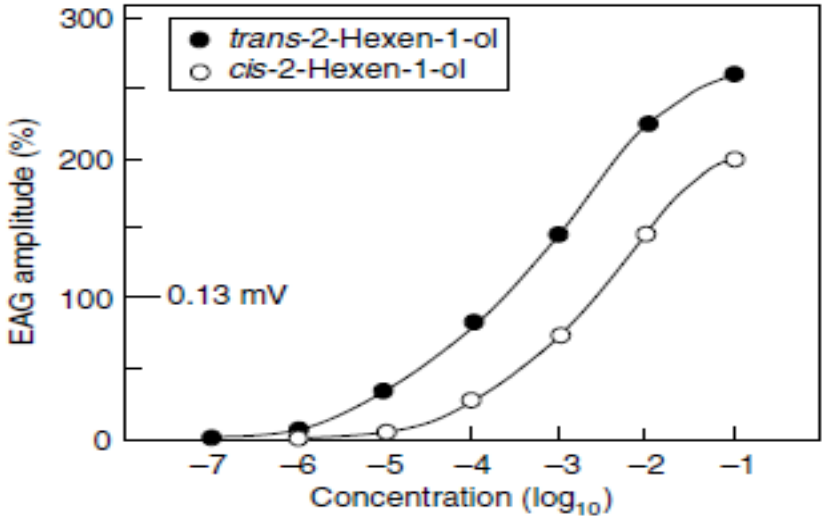
إن الخلايا الشمية أظهرت أنها قادرة على التعامل مع أكثر من 33 نبضة رائحة خلال الثانية الواحدة [14 و110] مما يساعدها في حل الاشكال المؤقتة لانفجارات الرائحة خلال مسارها (الشكل 6-5). إن العلاقة بين التراكيز والاستجابة تظهر بشكل عام بشكل منحنى حرف S (Sigmoid) وذلك في كلا قياس حساسية أعضاء الشم (الشكلين 6-7 و6-18). إذ أن زيادة تركيز الرائحة ضمن سعة معينة فإن سعة Amplitude وتكرار Frequency جهد الفعل Potentials Action في جهاز الـ Electroantennogram سيكون اعلى بحدود 1.5-3 مرات. حتى الوصول الى

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

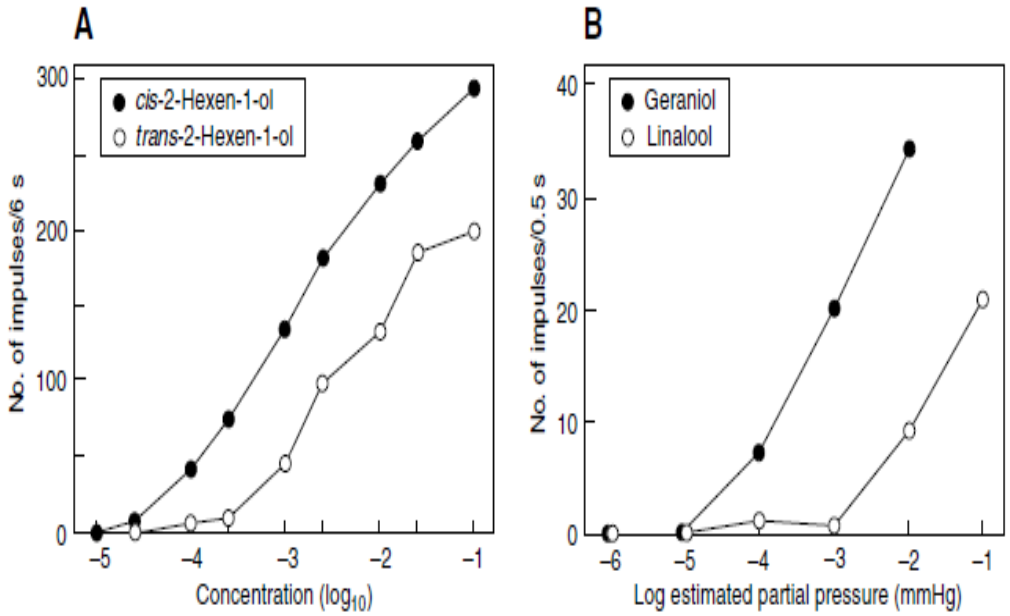
تشبع التراكيز والتي لا يحدث بعدها أي زيادة ان التمييز بين اختلاف التراكيز يكون مثالياً ضمن المدى الواقع بين الحد الحرج والتراكيز المشبعة (مثال، طور الصعود لمنحنيات الجرعة – الاستجابة) (الشكلين 6–17 و6–18). هذه العملية تمكن الحشرة من تحسس تدرج الرائحة وعلى أساس ذلك فأنها تفضل اخذ اتجاه معين وعلى خلاف المستقبلات الذوقية فإن المستقبلات الشمية قد تعمل بشكل المتعقبات المستمرة او الجارية، والتي تتعقب مسار جزيئات الرائحة المتوفرة على مدار الوقت بدل من تعقب التركيز [167].

إن حساسية تعقب الرائحة تزداد بشكل كبير من خلال ظاهرة عصبية تسمى الانفراج Convergence، حيث تمتد المحاور العصبية من خلايا المستقبلات الشمية صانعة منطقة تشابك عصبي Synaopse تكون في تلامس بعددمحدد مع الأعصاب الرئيسة المتداخلة في فص قرن الاستشعار في المخ الثاني Deuterocerebrum حيث تكون هذه الفصوص منفرجة (الشكل 6–19)[78]. إن بين العصب Interneuron الموضعي يستلم المدخلات من العديد من خلايا المستقبل لحظياً للوصول الى الحد الحرج لإعادة استقطاب والتي قد تصل عند تركيز أدنى من ذلك المطلوب لإعادة الاستقطاب خلية قرن الاستشعار المستقبلة. إن عملية الانفراج تحسن من نسبة الاشارة الى الضوضاء. إن الضوضاء هو نشاط عضوي لنظام الشم المحيطي مثال ذلك اننا نحتاج الى تركيز ابخرة ورقة نباتية خضراء أدنى بـ 100 – 1000 مرة من التركيز المطلوب لقياس الاستجابات في ما بين أعصاب المخ الثاني في خنفساء كولورادو البطاطا مقارنة بالحد الحرج لمستقبلات قرن الاستشعار [41]. إن محاور الأعصاب الشمية تشتبك عصبياً في الكومة العصبية الكروية في فص قرن الاستشعار تسمى الكبيبة Glomeruli. ان الكبيبة عبارة عن كتلة من التشابك العصبي تقع بين الأعصاب الشمية (الشكل 6–19) [7]. في العديد من أنواع العث والفراشات هناك ما بين 60 –70 كبيبة، اما في نحل العسل فهناك 166 وفي الجراد هناك 1000 تركيب يشبه الكبيبة. إن نسبة الانفراج العالية تعني حساسية اعلى، مثلا الجراد المهاجر تبلغ نسبة الانفراج 150 ولنحل العسل 650 ولفراشة التبغ 330 [175].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

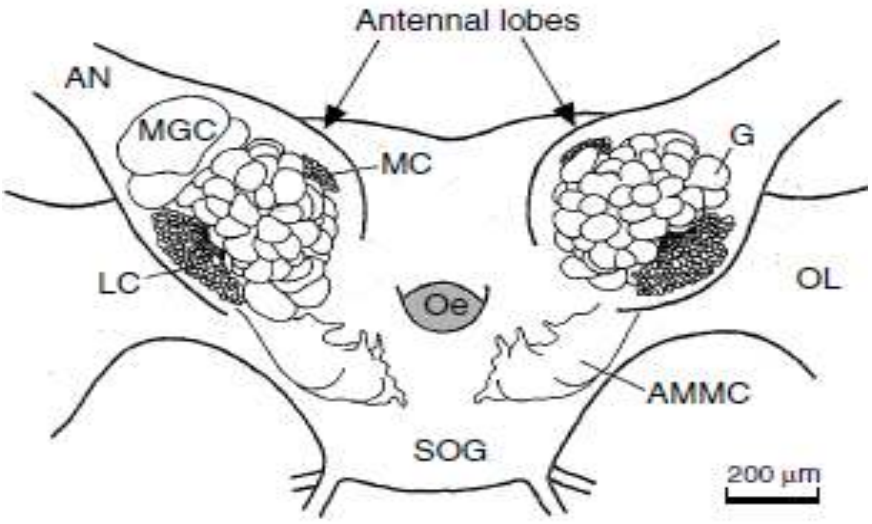


الشكل (6-17): العلاقة بين تركيز رائحة الورقة النباتية الخضراء وشدة استجابة الـ Elctroantennogram المثارة في قرون استشعار انثى خنفساء كولورادو البطاطا. والتركيز مخفف حجم/ حجم في زيت البارافين اما استجابة الـ Electroantenogram فيعبر عنها بالاستجابة لجرعة قياسية هي (10^{-3} او1 مايكروليتر/ مل) لرائحة ورقة نباتية أخرى، Ci5 -3hexen 1-01) وان مركب الـ Trans يثير استجابات عند تراكيز هي عشرة أضعاف اقل من تراكيز مركب الـ Cis (عن Vissor، 1976) (176).



الشكل (6-18): العلاقة بين تركيز أبخرة النبات واستجابات مستقبل شمي مفرد في نوعين من الحشرات (A) علاقة الجرعة – الاستجابة لعصب شمي مفرد منغمد في عضو شم من نوع Basiconicum على قرن استشعار أنثى خنفساء كولورادو البطاطا عندما تم تحفيزها بنوعين من ابخرة ورقة خضراء. وقد تم التعبير عن التركيز حجم / حجم مذاب في زيت البارافين (عن Ma و Visser، 1978) (98). (B) علاقة الجرعة – الاستجابة لثلاثة خلايا شمية مختلفة تم تطبيقها على مدى ضيق من الروائح التربينية في قرن استشعار أنثى فراشة التبغ *Manduca sexta*. ان ضغط بخار الرائحة تم أخذه بنظر الاعتبار (عن Sheilds و Hildebrand، 2001) (148).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل (6-19): منظر أمامي لمخ ذكر عثة الـ Sphinx هي الـ *Manduca sexta* يظهر فيها زوج الكتل العصبية Neuroile للمخ الثاني هما فصوص قرن الاستشعار ومتحسسات قرن الاستشعار الميكانيكية ومراكز الحركة (AMMC). ان معقد الكبيبات الكبيرة (MGC) توجد فقط في الذكور. إن معظم خلايا أجسام فص قرن الاستشعار ترتبط مع مجموعة الخلايا، الوسطية (MC) والجانبية (LC)، (AN) عصب قرن الاستشعار Antennal nerve (G) كبيبة Glomerulus، (SOG) عتبة تحت مرئية Subesophageal gabglion، (Oe) المريء Oesophageal، (OL) فص بصري Optic Labe (عن Anton، Homberg، 1999) (7).

رابعاً) تخصص وتشفير عضو الشم Olfactory specificity and coding:-

كيف يمكن للمستقبلات الشمية ان تقوم بتشفير هذا العدد الكبير من الروائح والكيميائيات المنبهة الموجودة في العالم الخارجي الى رسالة تزيد من فرصة الحشرة في العثور على عائلها النباتي. ان تسجيل خلية شمية واحدة يكفي لتحليل التخصص الشمي. إن المركبات الكيميائية لنبات مفرد ومخاليطها يمكن اختبار تأثيرها في أحداث التغيرات في النشاط الخاص بالتحسس الكيميائي. إن وظائف الجهاز الشمي هو العمل كمرشح من الأبخرة الكيميائية الموجودة في البيئة، ولكلا الأعصاب الشمية والذوقية Gustatory (انظر الفصل السابع). إن مجموعتي الأعصاب الشمية والذوقية تمتلكان مستقبلات عصبية لتمييز الروائح المتخصصة والعامة. حيث أن الخلية العصبية المتخصصة تستجيب لعدد قليل من المركبات التربينية القريبة من بعضها تركيبياً فيما العصب العام يستجيب لمجموعة واسعة من المركبات الكيميائية غير المرتبطة مع

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

بعضها تركيباً. وفي الحشرات تعد مستقبلات الفيرومونات الجنسية مثالاً تقليدياً للمستقبلات المتخصصة [144]. إن نظرتنا في العقد الماضي حول تخصص العصب الشمي في الاستجابة للروائح النباتية قد تغيرت تدريجياً وذلك نتيجة الزيادة المستمرة في أعداد مكتشفة من التخصص في الأعصاب الشمية تستجيب للروائح النباتية مثل أبخرة روائح الورقة النباتية الخضراء والتربينات كما في الخنافس والعث [5 و74 و159] ومن جهة أخرى فإن الأعصاب الشمية تتخصص لروائح نباتية معينة، مثل هذه الأعصاب وجدت في يرقات غمدية وحرشفية الأجنحة وحشرات المنْ [22 و118 و178] فيما تعد الأعصاب الشمية العامة فيها نادرة، هذا التغير الحاصل في نظرتنا حول تخصص أعصاب الشم جاء نتيجة لعدم استخدام تراكيز عالية من المنبهات كما كان يحدث في السابق فضلاً عن تطور معرفتنا بالمنبه الرئيسي للعصب الشمي المتخصص. اكتشافات حديثة أظهرت ان الأنواع الحشرية قليلة ومتعددة العوائل الغذائية تمتلك أعصاب مستقلة شمية ذات درجة عالية من الحساسية والانتخابية للكيميائيات الشائعة في العديد من الأنواع النباتية. وكذلك للكيميائيات الأكثر تخصصاً لبعض المجاميع النباتية [113] وعليه فإن معظم (80%) من أعصاب الشم المستقبلة للروائح الموجودة في العث المتعدد العوائل الغذائية هي مستقبلات حساسة ومتخصصة لمركبات التربين ونصف التربين Sesquiterpenoid مثل gemacrene D –(–)، هذا المركب هو منبه لوضع البيض.

إن تطبيق التقنيات الجزيئية في تحليل تخصص العصب الشمي أدى الى معرفة ان عصب شمي واحد يعبر عن مستقبل بروتيني واحد [72] وعليه فإن المستقبل البروتيني المفرد قد يتداخل مع روابط Ligand أبخرة مختلفة تركيبياً، ان بعض هذه الروابط او المرتبطات قد تعمل على تنشيط بضع مستقبلات، فيما تقوم المرتبطات الأخرى بتنشيط عدد من أنماط المستقبلات الأخرى ان احد الانماط المفردة من مستقبل ما قد يسبب استجابة إشارة او تثبيط اعتماداً على المرتبط Lignds من المعتاد تحديد تخصص العصب الشمي على أساس جزيء الرائحة الذي يظهر لها العصب اقل حد حرج [167] وإن العصب قد ضبط على هذا النوع من جزيء الرائحة. إن

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

أعصاب المستقبلات الشمية يمكن تقسيمها الى عدة أنواع مختلفة من الاستجابات، اذ وجد إن هناك ثلاثة أنواع من الاستجابات في مستقبلات قرن الاستشعار لعثة التبغ *Manduca sexta* [148] وفي حفار خشب اليوكالبتوس *Phoracantha semipunctata* [12] فيما تم تمييز خمسة انواع مختلفة من الاستجابات لمستقبلات قرن الاستشعار في خنفساء كولورادو البطاطا[98] وفي فراشة اللهانة البيضاء [43] بينما وجد ان هناك 12 نوع في السوسة *Pissodes notatus* [20] و16 نوع في الـ *Drosophila melanogaster* [39]. إن عدد أنواع الاستجابات يعتمد على جدول الروائح المختبرة وحجم عدد أعصاب قرن الاستشعار التي استخدمت في العينة [167].

إن البحث في مجال تشفير أعصاب الشم قد امتدت من تقسيم أنواع الاستجابات التي تظهرها أعصاب الشم في قرن لاستشعار الى عملية التعامل غير المشوش مع المعلومات الشمية في فص قرن الاستشعار وفي المخ الأول Protocerebrum [31 و75 و113]. ان تقنيات التخيل البصري التي مكنتنا من استخدام المجهر الماسح الليزري واستخدام صبغات الفلوروسنت الحساسة للكالسيوم ساعدت في الرصد الزمني لإشكال او نماذج تنشيط الكبيبة Glomeruli وذلك عند تقديم خرائط ثلاثية الأبعاد للكبيبة [18 و66 و100] وقد وجد ان الأعصاب الشمية لقرن الاستشعار من نفس نمط الاستجابة او الوظيفة نبرز محاورها لنفس الكبيبة وان الكبيبة تقوم بوظيفتها كوحدة منفصلة [31 و113] ان تحليل الفسلجة الكهربائية لأعصاب بارزة التي تنقل المعلومات الشمية من الكبيبة المفردة الى أجسام عش الغراب والمراكز الأخرى الموجودة في المخ الأول، وهذا يدل على ان كل كبيبة عصبية مدى مميز من مستقبلات جزيئات الرائحة وان أكثر من كبيبة يمكن ان تشترك في معالجة المعلومات الخاصة بمركب نباتي واحد [31 و140].

في البيئة الطبيعية تقوم الحشرة بالتعامل سلوكياً مع مزيج او خليط من روائح النباتات الموجودة في بيئة الحشرة وعليه فإن الجهد الشمي يقوم بتشفير المعلومات عن نوعية النبات [31] وكذلك كمية او تركيز ونسبة الرائحة وتوزيعها المكاني ثم ترجمتها الى قرارات سلوكية كافية على المستوى السلوكي، فإن أبخرة الورقة النباتية قد تتأزر مع أبخرة أخرى تعود لنباتات تعود لمجاميع تقسيمية معينة او مع الفيرومونات [27 و38]

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

و[60]، كذلك على مستوى المستقبل الشمي، فإن التدخلات قد تحدث بين مكونات رائحة النبات العائل وبين رائحة النبات العائل والفيرمونات [73 و119 و173 و180]. إن الدراسات الخاصة في مجال التخصص الشمي وفي أسس التشفير ومعالجة الجهاز العصبي المركزي للمعلومات الخاصة برائحة النبات. تركزت على نماذج محددة من الانواع الحشرية مثل نحل العسل *Apis mellifera* و spp *Spodoptera* [140] و*Helicoverpa* [151] والـ *Manduca sexta* [148].

البحث عن العائل النباتي في الطبيعة

Host-plan searching in nature

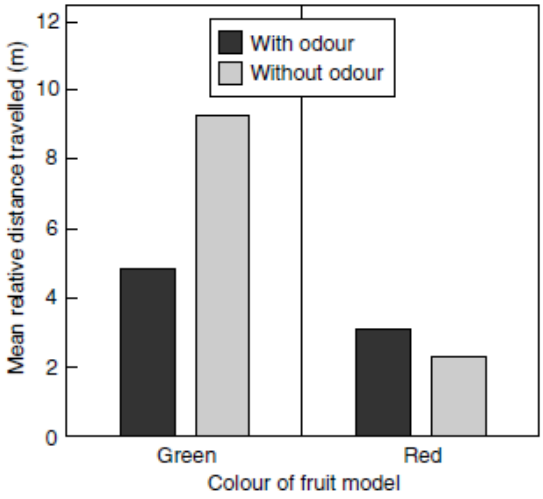
عندما تقوم الحشرة العاشبة بالبحث عن العائل النباتي في الحقل. حيث تجابه الحشرة عدد من المنبهات الموزعة او المنتشرة بشكل غير متجانس، وان من الأمور المرتبطة بالحقل هو فقدان السيطرة على حالة او وضع المنبه فضلاً عن عدم السيطرة على العوامل غير الحيوية والتي قد تؤثر على الاستجابات السلوكية للحشرة، لذلك فإن من الصعوبة بمكان تحديد الأهمية النسبية لاثنين من المنبهات الرئيسة هما المنبه البصري والرائحة تحت ظروف الحقل وبالنسبة للعديد من الأنواع الحشرية فقد تبين حدوث تداخل معنوي بين المنبهات. خلال عملية بحث الحشرات عن الغذاء او أماكن وضع البيض فإن أهمية الأنواع المختلفة من المنبهات قد تغير مع المسافة من النبات. وان التداخل بين المنبهات قد يكون أحد أسباب التضارب الموجود في الجدول (6-3). والتي بسبب هذا التضارب لا يمكن تضييق نتائج الاستجابات السلوكية للرائحة والتي أظهرتها الحشرات في المختبر في الحقل. فخنفساء كولرادو كمثال قادرة على تفضيل التوجه المباشر استجابة للرائحة فقط مستخدمة التوجه الموجب للرائحة مع الريح Anemotaxis كما تم ملاحظته بالمختبر [162 و176]. كما ان ملاحظات سلوكية في البحث عن النبات العائل في الحقل أظهرت نتائج مختلفة مع الأخذ بنظر الاعتبار دور الروائح الموجودة في موقع النبات العائل. الباحث DeWilde وجد استجابات من نوع Monotactic (باتجاه المنبه) عكس اتجاه الريح في الحقل على اقل من ستة أمتار من حقل البطاطا [49]. أما الباحث Jermy وجماعته فقد وجد نسبة منخفضة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

من الخنافس تتحرك عكس اتجاه الريح في الحقل وحتى في هذه الحالة فإن مسارات مشي الخنفساء لا يعكس وجود حركة موجهة باتجاه نباتات البطاطا [83]. وقد تتوجه للحركة اعتماداً على البوصلة الضوئية بدلاً من التوجه الى منبه الرائحة Anemotaxis. بالقرب من حقل البطاطا استدارات الخنافس. الباحث Jermy وجماعته قدروا اقصى مسافة يمكن ان تقطعها الخنفساء الماشية متعقبة نبات بطاطا مفرد بـ 60 سم وذلك بالاعتماد على الرائحة او الرؤية (البصر) او كلاهما معاً ان قوس التعقب (60سم) هي مسافة قصيرة وسبب ذلك يرجع الى وجود روائح حاجبة (Odour Masking) في البيئة الطبيعية، وقد لخصوا نتائج دراستهم بانه تحت الظروف الطبيعية حيث تكون نباتات البطاطا منتشرة او مبعثرة بين نباتات أخرى ليست بعائل للحشرة فإن العثور على النبات العائل هي مسألة حظ عندما تكون الخنفساء على بعد أكثر من 60 سم من نباتات البطاطا [83] هذه النتائج تتفق مع نموذج التبادل العشوائي وغير العشوائي في ستراتيجية البحث عن العائل (Morris، Kareiva) [107]. من بين جميع الحشرات العاشبة التي تم دراسة سلوكها في البحث عن العائل النباتي، فقد تم تحليل سلوك حشرتي ذبابة التفاح *Rhagoletis pomonella* وذبابة جذور اللهانة *Delia radicum* بشيء من التفصيل [3 و4 و62 و139]. حيث سبق وان تم شرح الاستغلال البصري الذي تعتمده ذبابة التفاح في سلوكها البحثي. إذ تمتاز هذه الذبابة باستجابتها العالية لمنبه بصري معين، ولكن بعد ان يتم تحفيزها بواسطة رائحة التفاح. إذ أنها تظهر تفضيل للون الأصفر او الأحمر اعتماداً على حجم الشيء وان الأشياء الكروية الحمراء ذات القطر المحدد تكون مفضلة من قبل الذبابة الباحثة عن مكان مناسب لوضع البيض ولغرض الحصول على الكاربوهيدرات فإن الذباب تتغذى على الندوة العسلية للمنْ والموجودة على أوراق التفاح. إن الكرات الصفراء الاكبر تكون مفضلة على الكرة الحمراء عندما يكون توجه الذبابة لتناول الكاربوهيدرات عالي حيث يعمل اللون الاصفر كمنبه تعويض أكثر من الطبيعي لتدرج اللون الأخضر لأوراق التفاح. إن رائحة التفاح تحفز الطيران عكس اتجاه الريح وإن الرائحة تحفز الاتجاه نحو مصدر الرائحة Anemotaxis مما يساعد

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الذبابة في تحديد الشجرة الحاملة للتفاح ضمن مجموعة من أشجار التفاح المجردة من الثمار. وبنفس الطريقة فإن الذبابة تمكنت من إيجاد مصدر رائحة التفاح المصنفة ضمن حيز خالي من الروائح. وعند وجود شجرة تحمل ثمار التفاح فإن الذبابة تتمكن من اختيار ثمرة التفاح اعتماداً على حجم او لون الثمرة هذه العملية تتم بشكل رئيس عن طريق البصر، اما عندما تكون هناك بضع ثمار او عندما تكون خضراء بدل ان تكون حمراء وحينذاك يكون لونها كالأوراق فإن الذبابة تستخدم الرائحة للقيام بعملية الاختيار (الشك 6-20).



الشكل (6-20): يوضح التداخل بين المعلومات الشمية والبصرية في سلوك اختيار العائل من قبل ذبابة التفاح. إن تأثير رائحة ثمرة التفاح المصنفة المنبعثة بنسبة 500 ملغم / هكتار لإيجاد نماذج لثمار خضراء وحمراء موجودة على شجرة تحمل 16 نموذج (عن Aluja و Prokopy، 1993 (3).

كبديل للفرضيات السبعة الموجودة لشرح كيف يؤثر التنوع النباتي في سلوك اختيار العائل قام كل من Finch و Colelir [61] بطرح فرضية جديدة في هذا المجال اعتمدت على كمية من الحقائق المادية هي عبارة عن مجموعة سلوكية تفصيلية عن ذبابة الـ *Delia* spp وحشرات أخرى ارتبطت بنباتات العائلة الصليبية، حيث اقترح Finch و Colleir ان حدوث عملية اختيار او انتخاب العائل تتم من خلال ثلاث أطوار، الطور الأول يكون محكوم بإشارة بخار او رائحة النبات اما الطور الثاني فيكون محكوم بالإشارة العصبية (رؤية النبات) اما الطور الثالث والأخير إنه يتأثر بشكل كبير بأبخرة كيميائيات النباتات غير المفضلة او غير العائلة لحشرات العائلة الصليبية (انظر الفصل السابع). إن الطور الثاني تم دراسته بشكل جيد ويمكن وصفه على انه

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

نوع من الهبوط غير المميز الذي قد يحدث على العائل المناسب او غير المناسب. أما في الطور الأول فإن شم رائحة أبخرة النبات فإنها تؤدي الى ضبط الحشرة وهبوطها ولكنها لا تزود الحشرة بالمعلومات الخاصة بالاتجاه. وفي الطور الثاني فإن تكرار ملامسة العائل النباتي تعد عملية حاكمة لتوفير المعلومات المنبهة للحشرة والتي تؤدي بها الى الدخول في الطور الثالث حيث تكون قرارات التغذية ووضع البيض قد اعتمدت بدرجة كبيرة وبالأخص في حالة ذباب الـ *Delia* على ملامسة العائل الصحيح.

إن الدراسات الحقلية لغاية اليوم في مجال سلوك البحث عن العائل النباتي قد تركزت بشكل كبير على الانواع الكبيرة الى ذلك لسهولة متابعة سلوكها وحركتها أثناء انتقالها من نبات الى أخر في الحقل. ونتيجة لذلك فقد أمكن متابعة سلوك الفراشات في وضع البيض ودراستها بشكل دقيق (9 و150). إن الصورة التي تم الخروج بها من تلك الدراسات أظهرت الدور السائد للبصر والتعلم المرتبط المعتمد على البصر وتحسس الإشارات اللمسية مما يوفر الوقت والطاقة اللازمين في البحث عن العائل. في مقابل ما سبق حول ذبابة الفاكهة فإن سلوك اختيار العائل في خنافس القلف في أنظمة الغابات يكون محكوماً بشكل كبير بالإشارات الكيميائية حيث تمتلك هذه الخنافس نظام اتصالات كيميائي معقد يمكنها من الاتصال مع عوائلها النباتية ([25] و103 و131).

الخلاصات Conclusion

بالرغم من ان معرفتنا حول تأثير الصفات النباتية في سلوك الحشرة في البحث عن العائل النباتي والطرائق التي يمكن أن تستخدمها في تعقب واستعمال تلك الصفات لصلاحيتها هي في زيادة. فإن الصورة العامة التي تم بناءها جاءت من المعلومات التي تم الحصول عليها من الدراسات التي أجريت بشكل جيد على عدد قليل من الأنواع. إن من الواضح ان عوامل النبات التي أثرت في الحشرات من بعض المسافات التي يصعب تحويرها تجريبياً في الحقل. في العديد من العاشبات المتخصصة لا توجد أدلة للتوجيه يمكن استخدامها للتوضيح في حالة وجود مثل هذه العاشبات على مسافة

من عائلها النباتي وهذا يعني انها لكي تجد عائلها المناسب عليها ان ترتطم به، وعليه فإن البحث هو مسألة ضرورية وهو عملية عشوائية وان عملية العثور على العائل بطريقة الحظ تتحدد بشكل كبير بعوامل المكان [30 و44 و83] وعلى كل حال فان عدد من الأنواع الحشرية المتخصصة تم ملاحظتها تحت الظروف الطبيعية كانت قادرة تماماً على تكامل المعلومات المستلمة من إشارات مختلفة وان نتيجة هذا التكامل ادى الى تعقيد سلوك البحث أكثر من المتوقع [17 و33 و75].

نظرة جديدة في البحث عن العائل جاءت من علم الحياة الجزيئي وعلم فسلجة الأعصاب في مجال تعقب الرائحة لما اضافه هذين العلمين من معلومات كثيرة خلال العقد الماضي مما ادى الى زيادة فهم الآليات المشتركة في هذه العملية. ان التحدي يتمثل في ربط المعرفة على المستوى الجزيئي والفسلجي على السلوك المعنوي في استخدام المعلومات المرتبطة بالرائحة، وفي الحقيقة فإن اقل مزيج من الروائح المشخصة التي تسبب الانجذاب قد تم تركيبها بنجاح لبعض الأنواع الحشرية [102 و155]. في المستقبل القريب ومن خلال التكامل بين علم الحياة الجزيئي وعلم حياة الأعصاب وعلم السلوك وكيمياء المركبات النباتية تطوير مهمتنا حول آليات إيجاد العائل النباتي [62 و113].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

References المصادر

1. Ahmad, S. (1982). Host location by the Japanese beetle: evidence for a key role for olfaction in a highly polyphagous insect. Journal of Experimental Zoology, 220,117–20.
2. Aikman, D. and Hewitt, G. (1972). An experimental investigation of the rate and form of dispersal in grasshoppers. Journal of Applied Ecology, 9, 807–17.
3. Aluja, M. and Prokopy, R. (1993). Host odor and visual stimulus interactions during intratree host finding behavior of *Rhagoletis pomonella* flies. Journal of Chemical Ecology, 19, 2671–96.
4. Aluja, M., Prokopy, R.J., Buonaccorsi, J.P., and Carde´, R.T. (1993). Wind tunnel assays of olfactory responses of female *Rhagoletis pomonella* flies to apple volatiles: effect of wind speed and odour release rate. Entomologia Experimentalis et Applicata, 68, 99–108.
5. Anderson, P., Hansson, B.S., and Lo¨ fquist, J. (1995). Plant-volatile receptor neurons on the antennae of female and male *Spodoptera littoralis*. Physiological Entomology, 20, 189–98.
6. Ansebo, L., Coracini, M.D.A., Bengtsson, M., Liblikas, I., Ramı´rez, M., Borg-Karlson, A.-K., et al. (2004). Antennal and behavioural response of codling moth *Cydia pomonella* to plant volatiles. Journal of Applied Entomology, 128, 488–93.
7. Anton, S. and Homberg, U. (1999). Antennal lobe structure. In Insect olfaction (ed. B.S. Hansson), pp. 97–124. Springer, Berlin.
8. Atkins, M.D. (1980). Introduction to insect behavior. Macmillan, New York.
9. Auckland, J.N., Debinski, D.M., and Clark, W.R. (2004). Survival, movement, and resource use of the butterfly *Parnassius clodius*. Ecological Entomology, 29, 139–49.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

10. Baker, T.C. (1988). Pheromones and flight behavior. In Insect flight (ed. G. Goldsworthy and C. Wheeler), pp. 231–55. CRC Press, Boca Raton, FL.
11. Balkovsky, E. and Shraiman, B.I. (2002). Olfactory search at high Reynolds numbers. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 99, 12589–93.
12. Barata, E.N., Mustaparta, H., Pickett, J.A., Wadhams, L.J., and Araujo, J. (2002). Encoding of host and non-host plant odours by receptor neurones in the eucalyptus woodborer, *Phoracantha semipunctata* (Coleoptera: Cerambycidae). Journal of Comparative Physiology A, 188, 121–33.
13. Barton Browne, L. (1993). Physiologically induced changes in resource oriented behavior. Annual Review of Entomology, 38, 1–25.
14. Bau, J., Justus, K.A., and Carde´, R.T. (2002). Antennal resolution of pulsed pheromone plumes in three moth species. Journal of Insect Physiology, 48, 433–42.
15. Baur, R., Feeny, P., and Sta¨dler, E. (1993). Oviposition stimulants for the black swallowtail butterfly: identification of electrophysiologically active compounds in carrot volatiles. Journal of Chemical Ecology, 19, 919–37.
16. Bell, W.J. (1984). Chemo-orientation in walking insects. In Chemical ecology of insects (ed. W.J. Bell and R.T. Carde´), pp. 93–109. Chapman & Hall, London.
17. Bell, W.J. (1991). Searching behaviour. The behavioural ecology of finding resources. Chapman & Hall, London.
18. Berg , B.G.,Galizia, C.G., Brandt, R., andMustaparta,H. (2002). Digital atlases of the antennal lobe in two species of tobacco budworm moths, the oriental *Helicoverpa assulta* (male) and the American *Heliothis virescens* (male and female). Journal of Comparative Neurology, 446, 123–34.
19. Bernays, E.A. and Chapman, R.F. (1994). Host-plant selection by phytophagous insects. Chapman & Hall, New York.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

20. Bichao, H., Borg-Karlson, A.K., Araujo, J., and Mustaparta, H. (2003). Identification of plant odours activating receptor neurones in the weevil *Pissodes notatus* F. (Coleoptera, Curculionidae). Journal of Comparative Physiology A, 189, 203–12.
21. Blaakmeer, A., Geervliet, J.B.F., Van Loon, J.J.A., Posthumus, M.A., Van Beek, T.A., and De Groot, A.E. (1994). Comparative headspace analysis of cabbage plants damaged by two species of Pieris caterpillars: consequences for inflight host location by Cotesia parasitoids. Entomologia Experimentalis et Applicata, 73, 175–82.
22. Blight, M.M., Pickett, J.A., Wadhams, L.J., and Woodcock, C.M. (1989). Antennal responses of *Ceutorhynchus assimilis* and *Psylliodes chrysocephala* to volatiles from oilseed rape. Aspects of Applied Biology, 23, 329–34.
23. Boeckh, J. and Ernst, K.D. (1983). Olfactory food and mate recognition. In Neuroethology and behavioral physiology (ed. F. Huber and H. Markl), pp. 78–94. Springer, Berlin.
24. Briscoe, A.D. and Chittka, L. (2001). The evolution of color vision in insects. Annual Review of Entomology, 46, 471–510.
25. Byers, J.A. (1995). Host-tree chemistry affecting colonization of bark beetles. In Chemical ecology of insects, Vol. 2 (ed. R.T. Carde´ and W.J. Bell), pp. 154–213. Chapman & Hall, New York.
26. Byers, J.A., Anderbrant, O., and Lo¨ fqvist, J. (1989). Effective attraction radius: a method for comparing species attractants and determining densities of flying insects. Journal of Chemical Ecology, 15, 749–65.
27. Byers, J.A., Birgersson, G., Lo¨ fqvist, J., Appelgren, M., and Bergstro¨m, G. (1990). Isolation of pheromone synergists of bark beetle, *Pityogenes chalcographus*, from complex insect-plant odors by fractionation and subtractive-combination bioassay. Journal of Chemical Ecology, 16, 861–76.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

28. Campbell, C.A.M., Pettersson, J., Pickett, J.A., Wadhams, L.J., and Woodcock, C.M. (1993). Spring migration of damsonhop aphid *Phorodon humuli* (Homoptera, Aphididae), and summer host plant-derived semiochemicals released on feeding. Journal of Chemical Ecology, 19, 1569–76.
29. Cantelo, W.W. and Jacobson, M. (1979). Corn silk volatiles attract many pest species of moths. Journal of Environmental Science and Health A, 14, 695–707.
30. Cappuccino, N. and Kareiva, P.M. (1985). Coping with capricious environment: a population study of a rare pierid butterfly. Ecology, 66, 152–61.
31. Carlsson, M.A. and Hansson, B.S. (2003). Plasticity and coding mechanisms in the insect antennal lobe. In Insect pheromone biochemistry and molecular biology (ed. G.J. Blomquist and R.G. Vogt), pp. 699–728. Elsevier, Amsterdam.
32. Chapman, R.F. (1982). Chemoreception: the significance of sensillum numbers. Advances in Insect Physiology, 16, 247–356.
33. Chapman, R.F. (1988). Odors and the feeding behavior of insects. ISI Atlas of Science: Animal and Plant Sciences, pp. 208–12.
34. Chapman, R.F., Bernays, E.A., and Simpson, S.J. (1981). Attraction and repulsion of the aphid, *Cavariella aegopodii*, by plant odors. Journal of Chemical Ecology, 7, 881–8.
35. Chittka, L. and Waser, N.M. (1997). Why red flowers are not invisible to bees. Israel Journal of Plant Sciences, 45, 169–83.
36. Clyne, P.J., Warr, C.G., and Carlson, J.R. (2000). Candidate taste receptors in Drosophila. Science, 287, 1830–4.
37. Coombe, P.E. (1982). Visual behaviour of the greenhouse whitefly *Trialeurodes vaporariorum*. Physiological Entomology, 7, 243–51.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

38. Coracini, M.,Bengtsson,M., Liblikas, I., andWitzgall,P. (2004). Attraction of codling moth males to apple volatiles. Entomologia Experimentalis et Applicata, 110, 1–10.
39. De Bruyne, M., Foster, K., and Carlson, J.R. (2001). Odor coding in the *Drosophila antenna*. Neuron, 30, 537–52.
40. De Jong, R. and Sta¨dler, E. (1999). The influence of odour on the oviposition behaviour of the cabbage root fly. Chemoecology, 9, 151–4.
41. De Jong, R. and Visser, J.H. (1988). Integration of olfactory information in the Colorado potato beetle brain. Brain Research, 447, 10–17.
42. De Moraes, C.M., Mescher, M.C., and Tumlinson, J.H. (2001). Caterpillar-induced nocturnal plant volatiles repel conspecific females. Nature, 410, 577–80.
43. Den Otter, C.J., Behan, M., and Maes, F.W. (1980). Single cell responses in female *Pieris brassicae* (Lep.: Pieridae) to plant volatiles and conspecific egg odours. Journal of Insect Physiology, 26, 465–72.
44. Dethier, V.G. (1959). Foodplant distribution and density and larval dispersal as factors affecting insect populations. Canadian Entomologist, 91, 581–96.
45. Dethier, V.G. (1982). Mechanisms of host plant recognition. Entomologia Experimentalis et Applicata, 31, 49–56.
46. Dethier, V.G. (1989). Patterns of locomotion of polyphagous arctiid caterpillars in relation to foraging. Ecological Entomology, 14, 375–86.
47. Dethier, V.G. and Schoonhoven, L.M. (1968). Evaluation of evaporation by cold and humidity receptors in caterpillars. Journal of Insect Physiology, 14, 1049–54.
48. Dethier, V.G., Barton Browne, L., and Smith, C.N. (1960). The designation of chemicals in terms of the responses they elicit from insects. Journal of Economic Entomology, 53, 134–6.
49. De Wilde, J. (1976). The olfactory component in hostplant selection in the adult Colorado beetle (*Leptinotarsa*

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

decemlineata Say). Symposia Biologica Hungarica, 16, 291–300.
50. Dicke, M. and Sabelis, M.W. (1988). Infochemical terminolgy: based on cost–benefit analysis rather than origin of compounds? Functional Ecology, 2, 131–9.
51. Dicke, M. and Van Loon, J.J.A. (2000). Multitrophic effects of herbivore-induced plant volatiles in an evolutionary context. Entomologia Experimentalis et Applicata, 97, 237–49.
52. Dickens, J.C. (1984). Olfaction in the boll weevil, *Anthonomus grandis* Boh. (Coleoptera: Curculionidae): electroantennogram studies. Journal of Chemical Ecology, 10, 1759–85.
53. Dickens, J.C. (1986). Orientation of boll weevil *Anthonomus grandis* Boh. (Coleoptera: Curculionidae), to pheromone and volatile host compound in the laboratory. Journal of Chemical Ecology, 12, 91–8.
54. Dickens, J.C. (1990). Specialized receptor neurons for pheromones and host plant odors in the boll weevil, *Anthonomus grandis* Boh. (Coleoptera: Curculionidae). Chemical Senses, 15, 311–31.
55. Douwes, P. (1968). Host selection and host finding in the egg-laying female *Cidaria albulata* L. (Lep. Geometridae). Opuscula Entomologica, 33, 233–79.
56. Drew, R.A.I., Prokopy, R.J., and Romig, M.C. (2003). Attraction of fruit flies of the genus Bactrocera to colored mimics of host fruit. Entomologia Experimentalis et Applicata, 107, 39–45.
57. Eigenbrode, S.D., Ding, H., Shiel, P., and Berger, P.H. (2002). Volatiles from potato plants infected with potato leafroll virus attract and arrest the virus vector, *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae). Proceedings of the Royal Society of London, Series B, 269, 455–60.
58. Evans, K.A. and Allen-Williams, L.J. (1993). Distant olfactory response of the cabbage seed weevil,

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

Ceutorhynchus assimilis, to oilseed rape odour in the field. Physiological Entomology, 18, 251–6.
59. Fadamiro, H.Y., Wyatt, T.D., and Birch, M.C. (1998). Flying beetles respond as moths predict: optomotor anemotaxis to pheromone plumes at different heights. Journal of Insect Behavior, 11, 549–57.
60. Fein, B.L., Reissig, W.H., and Roelofs, W.L. (1982). Identification of apple volatiles attractive to the apple maggot, *Rhagoletis pomonella*. Journal of Chemical Ecology, 8, 1473–87.
61. Finch, S. (1986). Assessing hostplant finding by insects. In Insect–plant interactions (ed. J.R. Miller and T.A. Miller), pp. 23–63. Springer, New York.
62. Finch, S. and Collier, R.H. (2001). Host-plant selection by insects—a theory based on 'appropriate/ inappropriate landings' by pest insects of cruciferous plants. Entomologia Experimentalis et Applicata, 96, 91–102.
63. Finch, S. and Skinner, G. (1982). Upwind flight by the cabbage root fly, *Delia radicum*. Physiological Entomology, 7, 387–99.
64. Fire, A. (1999). RNA-triggered gene silencing. Trends in Genetics, 15, 358–63.
65. Frey, J.E. and Bush, G.L. (1990). Rhagoletis sibling species and host races differ in host odor recognition. Entomologia Experimentalis et Applicata, 57, 123–31.
66. Galizia, C.G. and Menzel, R. (2000). Odour perception in honeybees: coding information in glomerular patterns. Current Opinion in Neurobiology, 10, 504–10.
67. Galizia, C.G. and Menzel, R. (2001). The role of glomeruli in the neural representation of odours: results from optical recording studies. Journal of Insect Physiology, 47, 115–30.
68. Galizia, C.G., Sachse, S., and Mustaparta, H. (2000). Calcium responses to pheromones and plant odours in the antennal lobe of the male and female moth *Heliothis*

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

virescens. Journal of Comparative Physiology A, 186, 1049–63
69. Getz, W.M. and Akers, R.P. (1994). Honeybee olfactory sensilla behave as integrated processing units. Behavioral and Neural Biology, 61, 191–5.
70. Guerin, P.M. and Sta¨dler, E. (1982). Host odour perception in three phytophagous Diptera—a comparative study. In Proceedings of the 5th international symposium on insect–plant relationships, Wageningen, 1982 (ed. J.H. Visser and A.K. Minks), pp. 95–105. Pudoc, Wageningen.
71. Guerin, P.M. and Sta¨dler, E. (1984). Carrot fly cultivar preferences: some influencing factors. Ecological Entomology, 9, 413–20.
72. Hallem, E.A., Ho, M.G., and Carlson, J.R. (2004). The molecular basis of odor coding in the *Drosophila antenna*. Cell, 117, 965–79.
73. Hansson, B.S., Van der Pers, J.N.C., and Lo¨ fqvist, J. (1989). Comparison of male and female olfactory cell response to pheromone compounds and plant volatiles in the turnip moth, *Agrotis segetum*. Physiological Entomology, 14, 147–55.
74. Hansson, B.S., Larsson, M.C., and Leal, W.S. (1999). Green leaf volatile-detecting olfactory receptor neurons display very high sensitivity and specificity in a scarab beetle. Physiological Entomology, 24, 121–6.
75. Harris, M.O. and Foster, S.P. (1995). Behavior and Integration. In Chemical ecology of insects, Vol. 2 (ed. R.T. Carde´ and W.J. Bell), pp. 3–46. Chapman & Hall, New York.
76. Hern, A. and Dorn, S. (2004). A female-specific attractant for the codling moth, *Cydia pomonella*, from apple fruit volatiles. Naturwissenschaften, 91, 77–80.
77. Hesler, L.S., Lance, D.R., and Sutter, G.R. (1994). Attractancy of volatile non-pheromonal semiochemicals to northern corn rootworm beetles (Coleoptera:

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

Chrysomelidae) in eastern South Dakota. Journal of the Kansas Entomological Society, 67, 186–92.
78. Hildebrand, J.G. (1996). Olfactory control of behavior in moths: central processing of odor information and the functional significance of olfactory glomeruli. Journal of Comparative Physiology A, 178, 5–19.
79. Hirota, T. and Kato, Y. (1999). Influence of visual stimuli on host location in the butterfly, *Eurema hecabe*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 101, 199–206.
80. Honda, I., Ishikawa, Y. and Matsumoto, Y. (1987). Electrophysiological studies on the antennal olfactory cells of the onion fly, *Hylemya antiqua* Meigen (Diptera: Anthomyiidae). Applied Entomology and Zoology, 22, 417–23.
81. Isaacs, R., Willis, M.A., and Byrne, D.N. (1999). Modulation of whitefly take-off and flight orientation by wind speed and visual cues. Physiological Entomology, 24, 311–18.
82. Jackson, D.M., Severson, R.F., Johnson, A.W., and Herzog, G.A. (1986). Effects of cuticular duvane diterpenes from green tobacco leaves on tobacco budworm (Lepidoptera: Noctuidae). Journal of Chemical Ecology, 12, 1349–59.
83. Jermy, T., Szentesi, A ´ ., and Horva´th, J. (1988). Host plant finding in phytophagous insects: the case of the Colorado potato beetle. Entomologia Experimentalis et Applicata, 49, 83–98.
84. Jo¨nsson, M. and Anderson, P. (1999). Electrophysiological response to herbivore-induced host-plant volatiles in the moth *Spodoptera littoralis*. Physiological Entomology, 24, 377–85.
85. Judd, J.G.R. and Borden, J. (1989). Distant olfactory response of the onion fly, *Delia antiqua*, to hostplant odour in the field. Physiological Entomology, 14, 429–41.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

86. Kalberer, N.M., Turlings, T.C.J., and Rahier, M. (2001). Attraction of a leaf beetle (*Oreina cacaliae*) to damaged host plants. Journal of Chemical Ecology, 27, 647–61.
87. Keil, T.A. (1999). Morphology and development of the peripheral olfactory organs. In Insect olfaction (ed. B.S. Hansson), pp. 5–47. Springer, Berlin.
88. Kelber, A. (1999). Why 'false' colours are seen by butterflies. Nature, 402, 251.
89. Kennedy, J.S. (1986). Some current issues in orientation to odour sources. In Mechanisms in insect olfaction (ed. T.L. Payne, M.C. Birch, and C.E.J. Kennedy), pp. 11–25. Oxford University Press, Oxford.
90. Kennedy, J.S., Booth, C.O., and Kershaw, W.J.S. (1959). Host finding by aphids in the field. II. *Aphis fabae* Scop. (gynoparae) and Brevicoryne *brassicae* L., with a reappraisal of the role of host finding behavior in virus spread. Annals of Applied Biology, 47, 424–44.
91. Kennedy, J.S., Booth, C.O., and Kershaw, W.J.S. (1961). Host finding by aphids in the field. III. Visual attraction. Annals of Applied Biology, 49, 1–21.
92. King, J.R., Christensen, T., and Hildebrand, J.G. (2000). Response characteristics of an identified, sexually dimorphic olfactory glomerulus. Journal of Neuroscience, 20, 2391–9.
93. Klingler, J. (1958). Die Bedeutung der Kohlendioxyd Ausscheidung der Wurzeln fu¨ r die Orientierung der Larven von *Otiorhynchus sulcatus* F. und anderer bodenbewohnender phytophager Insektenarten. Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft, 31, 205–69.
94. Kuenen, L.P.S. and Carde´, R.T. (1994). Strategies for recontacting a lost pheromone plume: casting and upwind flight in the male gypsy moth. Physiological Entomology, 19, 15–29.
95. Laissue, P.P., Reiter, C., Hiesinger, P.R., Halter, S., Fischbach, K.F., and Stocker, R.F. (1999).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

Threedimensional reconstruction of the antennal lobe in *Drosophila melanogaster*. Journal of Comparative Neurology, 405, 543–52.

96. Landolt, P.J. (1989). Attraction of the cabbage looper to host plants and host plant odor in the laboratory. Entomologia Experimentalis et Applicata, 53, 117–24.
97. Langer, H., Hamann, B., and Meinecke, C.C. (1979). Tetrachromatic visual system in the moth *Spodoptera exempta* (Insecta: Noctuidae). Journal of Comparative Physiology, 129, 235–9.
98. Ma, W.C. and Visser, J.H. (1978). Single unit analysis of odour quality coding by the olfactory antennal receptor system of the Colorado beetle. Entomologia Experimentalis et Applicata, 24, 520–33.
99. Matsumoto, Y. (1970). Volatile organic sulfur compounds as insect attractants with special reference to host selection. In Control of insect behavior by natural products (ed. D.L. Wood, R.M. Silverstein, and M. Nakajima), pp. 133–160. Academic Press, New York.
100. Mechaber, W.L., Capaldo, C.T., and Hildebrand, J.G. (2002). Behavioral responses of adult female tobacco hornworms, *Manduca sexta*, to hostplant volatiles change with age and mating status. Journal of Insect Science, 2(5), 1–8.
101. Meisner, J. and Ascher, K.R.S. (1973). Attraction of *Spodoptera littoralis* larvae to colours. Nature, 242, 332–4.
102. Metcalf, R.L. and Metcalf, E.R. (1992). Plant kairomones in insect ecology and control. Chapman & Hall, New York.
103. Miller, D.R. and Borden, J.H. (2000). Dose-dependent and species-specific responses of pine bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) to monoterpenes in association with pheromones. Canadian Entomologist, 132, 183–95.
104. Miller, J.R. and Strickler, K.L. (1984). Finding and accepting host plants. In Chemical ecology of insects (ed.W.J. Bell and R.T. Carde´), pp. 127–57. Chapman & Hall, London.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

105. Moeckh, H.A. (1981). Host selection behavior of bark beetles (Col: Scolytidae) attacking *Pinus ponderosa*, with special emphasis on the western pine beetle, Dendroctonus brevicomis. Journal of Chemical Ecology, 7, 49–83.
106. Moericke, V. (1969). Hostplant specific colour behaviour by *Hyalopterus pruni* (Aphididae). Entomologia Experimentalis et Applicata, 12, 524–34.
107. Morris, W.F. and Kareiva, P.M. (1991). How insect herbivores find suitable host plants: the interplay between random and nonrandom movement. In Insect–plant interactions, Vol. 3 (ed. E.A. Bernays), pp. 175–208. CRC Press, Boca Raton.
108. Mulkern, G.B. (1969). Behavioral influences on food selection in grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). Entomologia Experimentalis et Applicata, 12, 509–23.
109. Murlis, J. (1986). The structure of odour plumes. In Mechanisms in insect olfaction (ed. T.L. Payne, M.C. Birch, and C.E.J. Kennedy), pp. 27–38. Oxford University Press, Oxford.
110. Murlis, J., Elkinton, J.S., and Carde´, R.T. (1992). Odor plumes and how insects use them. Annual Review of Entomology, 37, 505–32.
111. Murlis, J., Willis, M.A., and Carde´, R.T. (2000). Spatial and temporal structures of pheromone plumes in fields and forests. Physiological Entomology, 25, 211–22.
112. Mustaparta, H. (1984). Olfaction. In Chemical ecology of insects (ed. W.J. Bell and R.T. Carde´), pp. 37–70. Chapman & Hall, London.
113. Mustaparta, H. (2002). Encoding of plant odour information in insects: peripheral and central mechanisms. Entomologia Experimentalis et Applicata, 104, 1–13.
114. Nojima, S., Linn, C., and Roelofs, W. (2003). Identification of host fruit volatiles from flowering dogwood (*Cornus florida*) attractive to dogwood-origin *Rhagoletis pomonella* flies. Journal of Chemical Ecology, 29, 2347–57.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

115. Nordenhem, H. and Nordlander, G. (1994). Olfactory oriented migration through soil by root-living *Hylobius abietis* (L.) larvae (Col., Curculionidae). Journal of Applied Entomology, 117, 457–62.
116. Nordlund, D.A. and Lewis, W.J. (1976). Terminology of specific releasing stimuli in intraspecific and interspecific interactions. Journal of Chemical Ecology, 2, 211–20.
117. Nottingham, S.F. (1987). Effects of nonhost-plant odors on anemotactic response to host-plant odor in female cabbage root fly, *Delia radicum*, and carrot rust fly, *Psila rosae*. Journal of Chemical Ecology, 13, 1313–18.
118. Nottingham, S.F., Hardie, J., Dawson, G.W., Hick, A.J., Pickett, J.A., Wadhams, L.J., et al. (1991). Behavioral and electrophysiological responses of aphids to host and nonhost plant volatiles. Journal of Chemical Ecology, 17, 1231–42.
119. Ochieng, S.A., Park, K.C., and Baker, T.C. (2002). Host plant volatiles synergize responses of sex pheromone-specific olfactory receptor neurons in male Helicoverpa zea. Journal of Comparative Physiology A, 188, 325–33.
120. Paliniswamy, P. and Gillot, C. (1986). Attraction of diamondback moths, *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae), by volatile compounds of canola, white mustard, and faba bean. Canadian Entomologist, 118, 1279–85.
121. Papaj, D.R. and Prokopy, R.J. (1989). Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects. Annual Review of Entomology, 34, 315–50.
122. Pettersson, J. (1970). Studies on Rhopalosiphum padi (L.). I. Laboratory studies on olfactometric responses to the winter host Prunus padus L. Lantbrukshoegskolan Annaler, 36, 381–99.
123. Pettersson, J. (1973). Olfactory reactions of *Brevicoryne brassicae* (L.) (Hom.: Aph.). Swedish Journal of Agricultural Research, 3, 95–103.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

124. Pivnick, K.A., Lamb, R.J., and Reed, D. (1992). Responses of flea beetles, *Phyllotreta* spp., to mustard oils and nitriles in field trapping experiments. Journal of Chemical Ecology, 18, 863–73.
125. Pospisil, J. (1972). Olfactory orientation of certain phytophagous insects in Cuba. Acta Entomologica Bohemoslovaca, 69, 7–17.
126. Prokopy, R.J. (1968). Visual responses of apple maggot flies, *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae): orchard studies. Entomologia Experimentalis et Applicata, 11, 403–22.
127. Prokopy, R.J. (1986). Visual and olfactory stimulus interaction in resource finding by insects. In Mechanisms in insect olfaction (ed. T.L. Payne, M.C. Birch, and C.E.J. Kennedy), pp. 81–9. Oxford University Press, Oxford.
128. Prokopy, R.J. and Owens, E.D. (1983). Visual detection of plants by herbivorous insects. Annual Review of Entomology, 28, 337–64.
129. Prokopy, R.J., Collier, R., and Finch, S. (1983a). Leaf color used by cabbage root flies to distinguish among host plants. Science, 221, 190–2.
130. Prokopy, R.J., Collier, R., and Finch, S. (1983b). Visual detection of host plants by cabbage root flies. Entomologia Experimentalis et Applicata, 34, 85–9.
131. Reddy, G.V.P. and Guerrero, A. (2004). Interactions of insect pheromones and plant semiochemicals. Trends in Plant Science, 9, 253–61.
132. Roden, D.B., Miller, J.R., and Simmons, G.A. (1992). Visual stimuli influencing orientation by larval gypsy moth *Lymantria dispar* (L.). Canadian Entomologist, 124, 287–304.
133. Roessingh, P. and Sta¨dler, E. (1990). Foliar form, colour and surface characteristics influence oviposition behaviour in the cabbage root fly *Delia radicum*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 57, 93–100.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

134. Rojas, J.C. (1999). Electrophysiological and behavioral responses of the cabbage moth to plant volatiles. Journal of Chemical Ecology, 25, 1867–83.
135. Rojas, J.C. and Wyatt, T.D. (1999). Role of visual cues and interaction with host odour during the host-finding behaviour of the cabbage moth. Entomologia Experimentalis et Applicata, 91, 59–65.
136. Rojas, J.C., Wyatt, T.D., and Birch, M.C. (2000). Flight and oviposition behavior toward different host plant species by the cabbage moth, *Mamestra brassicae* (L.) (Lepidoptera: Noctuidae). Journal of Insect Behavior, 13, 247–54.
137. Røstelien, T., Borg-Karlson, A.K., and Mustaparta, H. (2000). Selective receptor neurone responses to E-b-ocimene, b-myrcene, E,E-a-farnesene and homofarnesene in the moth *Heliothis virescens*, identified by gas chromatography linked to electrophysiology. Journal of Comparative Physiology A, 186, 833–47.
138. Ro¨ ttger, U. (1979). Untersuchungen zur Wirtswahl der Ru¨ benfliege *Pegomya betae* Curt. (Diptera, Anthomyidae). I. Olfaktorische Orientierung zur Wirtspflanze. Zeitschrift fu¨ r Angewandte Entomologie, 87, 337–48.
139. Rull, J. and Prokopy, R.J. (2000). Attraction of apple maggot flies, *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae) of different physiological states to odourbaited traps in the presence and absence of food. Bulletin of Entomological Research, 90, 77–88.
140. Sadek, M.M., Hansson, B.S., Rospars, J.-P., and Anton, S. (2002). Glomerular representation of plant volatiles and sex pheromone components in the antennal lobe of the female *Spodoptera littoralis*. Journal of Experimental Biology, 205, 1363–76.
141. Salama, H.S., Rizk, A.F., and Sharaby, A. (1984). Chemical stimuli in flowers and leaves of cotton that affect behaviour in the cotton moth, *Spodoptera littoralis*

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

(Lepidoptera: Noctuidae). Entomologia Generalis, 10, 27–34.
142. Saxena, K.N. and Khattar, P. (1977). Orientation of Papilio demoleus larvae in relation to size, distance, and combination pattern of visual stimuli. Journal of Insect Physiology, 23, 1421–8.
143. Scherer, C. and Kolb, G. (1987). Behavioral experiments on the visual processing of color stimuli in *Pieris brassicae* L. (Lepidoptera). Journal of Comparative Physiology A, 160, 645–56.
144. Schneider, D. (1992). 100 years with pheromone research: an assay on Lepidoptera. Naturwissenschaften, 79, 241–50.
145. Scho¨ne, H. (1984). Spatial orientation: the spatial control of behavior in animals and man. Princeton University Press, Princeton, NJ.
146. Schoonhoven, L.M. (1987). What makes a caterpillar eat? The sensory code underlying feeding behavior. In Perspectives in chemoreception and behavior (ed. R.F. Chapman, E.A. Bernays, and J.G. Stoffolano), pp. 69–97. Springer, New York.
147. Shields, V.D.C. and Hildebrand, J.G. (1999). Fine structure of antennal sensilla of the female sphinx moth, *Manduca sexta* (Lepidoptera: Sphingidae). II. Auriculate, coeloconic, and styliform complex sensilla. Canadian Journal of Zoology, 77, 302–13.
148. Shields, V.D.C. and Hildebrand, J.G. (2001). Responses of a population of antennal olfactory receptor cells in the female moth *Manduca sexta* to plant-associated volatile organic compounds. Journal of Comparative Physiology A, 186, 1135–51.
149. Singer, M.C. (2000). Reducing ambiguity in describing plant-insect interactions: ‘preference’, ‘acceptability’ and ‘electivity’. Ecology Letters, 3, 159–62.
150. Singer, M.C., Stefanescu, C., and Pen, I. (2002). When random sampling does not work: standard design falsely

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

indicates maladaptive host preferences in a butterfly. Ecology Letters, 5, 1–6.
151. Skiri, H.T., Galizia, C.G., and Mustaparta, H. (2004). Representation of primary plant odorants in the antennal lobe of the moth *Heliothis virescens* using calcium imaging. Chemical Senses, 29, 253–67.
152. Smith, B.H. and Getz, W.M. (1994). Nonpheromonal olfactory processing in insects. Annual Review of Entomology, 39, 351–75.
153. Srinivasan, M.V., Poteser, M., and Kral, K. (1999). Motion detection in insect orientation and navigation. Vision Research, 39, 2749–66.
154. Sta¨dler, E. (1992). Behavioral responses of insects to plant secondary compounds. In Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites, Vol. II (2^{nd} edn) (ed. G.A. Rosenthal and M.R. Berenbaum), pp. 45–87. Academic Press, New York.
155. Sta¨dler, E. (2002). Plant chemical cues important for egg deposition by herbivorous insects. In Chemoecology of insect eggs and egg deposition (ed. M. Hilker and T. Meiners), pp. 171–204. Blackwell, Berlin.
156. Sta¨dler, E. and Hanson, F.E. (1975). Olfactory capabilities of the 'gustatory' chemoreceptors of the tobacco hornworm larvae. Journal of Comparative Physiology, 104, 97–102.
157. Steidle, J.L.M. and Van Loon, J.J.A. (2003). Dietary specialization and infochemical use in carnivorous arthropods: testing a concept. Entomologia Experimentalis et Applicata, 108, 133–48.
158. Steinbrecht, R.A. (1997). Pore structures in insect olfactory sensilla: a review of data and concepts. International Journal of Insect Morphology and Embryology, 26, 229–45.
159. Stranden, M., Liblikas, I., Koenig,W.A., Almaas, T.J., Borg-Karlson, A.K., and Mustaparta, H. (2003). (_)-Germacrene D receptor neurones in three species of

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

heliothine moths: structure–activity relationships. Journal of Comparative Physiology A, 189, 563–77.
160. Takabayashi, J.,Dicke,M., andPosthumus, M.A. (1994). Volatile herbivore-induced terpenoids in plant–mite interactions: variation caused by biotic and abiotic factors. Journal of Chemical Ecology, 20, 1329–54.
161. Thibout, E., Auger, J., and Lecomte, C. (1982). Host plant chemicals responsible for attraction and oviposition in *Acrolepiopsis assectella*. In Proceedings of the 5th international symposium on insect–plant relationships, Wageningen, 1982 (ed. J.H. Visser and A.K. Minks), pp. 107–15. Pudoc, Wageningen.
162. Thie´ry, D. and Visser, J.H. (1986). Masking of host plant odour in the olfactory orientation of the Colorado potato beetle. Entomologia Experimentalis et Applicata, 41, 165–172.
163. Thie´ry, D. and Visser, J.H. (1987). Misleading the Colorado potato beetle with an odor blend. Journal of Chemical Ecology, 13, 1139–46.
164. Tichenor, L.H. and Seigler, D.S. (1980). Electroantennogram and oviposition responses of *Manduca sexta* to volatile components of tobacco and tomato. Journal of Insect Physiology, 26, 309–14.
165. Tingle, F.C., Heath, R.R., and Mitchell, E.R. (1989). Flight response of *Heliothis subflexa* (Gn.) females (Lepidoptera: Noctuidae) to an attractant from groundcherry, *Physalis angulata* L. Journal of Chemical Ecology, 15, 221–31.
166. Tingle, F.C. and Mitchell, E.R. (1992). Attraction of *Heliothis virescens* (F.) (Lepidoptera: Noctuidae) to volatiles from extracts of cotton flowers. Journal of Chemical Ecology, 18, 907–14.
167. Todd, J.L. and Baker, T.C. (1999). Function of peripheral olfactory organs. In Insect olfaction (ed. B.S. Hansson), pp. 67–97. Springer, Berlin.
168. Tommera˚ s, B.A. and Mustaparta, H. (1987). Chemoreception of host volatiles in the bark beetle *Ips*

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

typographus. Journal of Comparative Physiology A, 161, 705–10.

169. Traynier, R.M.M. (1986). Visual learning in assays of sinigrin solution as an oviposition releaser for the cabbage butterfly, *Pieris rapae*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 40, 25–33.
170. Valterova, I., Bolgar, T.S., Kalinova, B., Kovalev, B.G., and Vrkoc, J. (1990). Host plant components from maize tassel and electroantennogramme responses of *Ostrinia nubilalis* to the identified compounds and their analogues. Acta Entomologica Bohemoslovaca, 87, 435–44.
171. Van der Ent, L.J. and Visser, J.H. (1991). The visual world of the Colorado potato beetle. Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology of the Netherlands Entomological Society, 2, 80–5.
172. Van der Pers, J.N.C. (1981). Comparison of electroantennogram response spectra to plant volatiles in seven species of Yponomeuta and in the tortricid *Adoxophyes orana*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 30, 181–92.
173. Van der Pers, J.N.C., Thomas, G., and Den Otter, C.J. (1980). Interactions between plant odors and pheromone reception in small ermine moths (Lepidoptera: Yponomeutidae). Chemical Senses, 5, 367–71.
174. Van Loon, J.J.A., Everaarts, T.C., and Smallegange, R.C. (1992). Associative learning in host-finding by female *Pieris brassicae* butterflies: relearning preferences. In Proceedings of the 8th International Symposium on Insect–Plant Relationships (ed. S.B.J. Menken, J.H. Visser, and P. Harrewijn), pp. 162–4. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
175. Vickers, N.J., Christensen, T.A., Baker, T.C., and Hildebrand, J.G. (2001). Odour-plume dynamics influence the brain's olfactory code. Nature, 410, 466–70.
176. Visser, J.H. (1976). Electroantennogram responses of the Colorado beetle, *Leptinotarsa decemlineata*, to plant

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

volatiles. Entomologia Experimentalis et Applicata, 25, 86–97.
177. Visser, J.H. (1986). Host odor perception in phytophagous insects. Annual Review of Entomology, 31, 121–44.
178. Visser, J.H. (1987). Cited in Ref. 146
179. Visser, J.H. (1988). Host-plant finding by insects: orientation, sensory input and search patterns. Journal of Insect Physiology, 34, 259–68.
180. Visser, J.H. and De Jong, R. (1988). Olfactory coding in the perception of semiochemicals. Journal of Chemical Ecology, 14, 2005–18.
181. Vite´, J.P. and Gara, R.I. (1962). Volatile attractants from ponderosa pine attacked by bark beetles. (Coleoptera: Scolytidae). Contributions of the Boyce Thompson Institute, 21, 251–73.
182. Vogt, R.G. (2003). Biochemical diversity of odor detection: OBPs, ODEs and SMNPs. In Insect pheromone biochemistry and molecular biology (ed. G.J. Blomquist and R.G. Vogt), pp. 391–445. Elsevier, Amsterdam.
183. Vosshall, L.B. (2003). Diversity and expression of odorant receptors in Drosophila. In Insect pheromone biochemistry and molecular biology (ed. G.J. Blomquist and R.G. Vogt), pp. 567–91. Elsevier, Amsterdam.
184. White, C. and Eigenbrode, S.D. (2000). Effects of surface wax variation in *Pisum sativum* on herbivorous and entomophagous insects in the field. Environmental Entomology, 29, 773–80.
185. Wibe, A. (2004). How the choice of method influence on the results in electrophysiological studies of insect olfaction. Journal of Insect Physiology, 50, 497–503.
186. Wibe, A., Borg-Karlson, A.K., Norin, T., and Mustaparta, H. (1997). Identification of plant volatiles activating single receptor neurons in the pine weevil (*Hylobius abietis*). Journal of Comparative Physiology A, 180, 585–95.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

187. Willis, M.A. and Arbas, E.A. (1991). Odor-modulated upwind flight of the sphinx moth, *Manduca sexta* L. Journal of Comparative Physiology A, 169, 427–40.
188. Zacharuk, R.Y. and Shields, V.D. (1991). Sensilla of immature insects. Annual Review of Entomology, 36, 331–54.
189. Zohren, E. (1968). Laboruntersuchungen zu Massenanzucht, Lebensweise, Eiablage und Eiablageverhalten der Kohlfliege, *Chortophila brassicae* (Bouche´) (Diptera: Anthomyiidae). Zeitschrift fu¨ r Angewandte Entomologie, 62, 139–88.
190. Zwiebel, L.J. (2003). The biochemistry of odour detection and its future prospects. In Insect pheromone biochemistry and molecular biology (ed. G.J. Blomquist and R.G. Vogt), pp. 371–90. Elsevier, Amsterdam.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الفصـل السابع
متى تتقبل الحشرة النبات

تمهيد
طور الملامسة في انتخاب العائل النباتي
الصفات الفيزيائية العاملة للنبات خلال الملامسة
كيمياء النبات، تقييم التحسس الكيميائي بالملامسة
أهمية كيمياء النبات في انتخاب العائل النباتي
تنبيه التغذية ووضع البيض
تثبيط التغذية ووضع البيض
قبول النبات، الموازنة بين التحفيز والإعاقة
اسس التحسس الكيميائي بالملامسة في سلوك انتخاب العائل النباتي
نشوء جهاز التحسس الكيميائي وتفضيل العوائل الغذائية
الخلاصات
المصادر

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

تمهيد

عندما تنشغل الحشرة في إيجاد العائل النباتي، فإن الحشرات العاشبة التي تلامس النبات، تدخل في طور الملامسة Contact Phase في اختيار أو انتخاب العائل النباتي، هذا الطور يتكون من سلسلة من العناصر السلوكية التي تعمل على تقييم الخواص الفيزيائية والكيميائية للنبات والتي لا يمكن التعرف عليها عن بعد.

طور الملامسة في انتخاب العائل النباتي: إتقان تقييم خواص النبات

Contact phase of host – plant selection: elaborate evaluation of plant traits

بعد ملامسة الحشرة للنبات فإنها تتوقف، هذا السلوك يطلق عليه الحجز Arrestment وخلال الحجز تميل الحشرة إلى الحركة ضمن مساحة صغيرة محددة، مثال ذلك بعد الهبوط القصير للحشرة تطير ثانية حيث تحط مباشرة مرة ثانية على نفس الورقة النباتية أو الورقة المجاورة لها. إن الحشرة الماشية قد تبدأ بالتسلق على ساق النبات ثم تبدأ بالتحرك في دوائر صغيرة فوق سطح النبات. كذلك فإن اليرقات تقوم في الغالب بتحريك راسها يمنة ويسرة مما يسهل من عملية التوجه للرائحة. أن تراكيب النبات مثل حواف الأوراق والعروق والسيقان قد تكون دليلاً لحركة المشي في طور الملامسة. خلال الحركة المتقطعة يتم انجاز تقييم النبات من خلال تكرار ملامسة سطح النبات بالأرجل وقرون الاستشعار وأجزاء الفم أو الة وضع البيض، وقد تم ملاحظة جميع السلوكيات السابقة في الحشرات. هذه الحركة هي استجابات مباشرة لإشارات لمسية فيزيائية وكيميائية وفرها النبات للحشرة في نفس الوقت فإن مركبات الابخرة أو روائح النبات التي توجد بتراكيز عالية نسبياً في طبقات الورقة السطحية يمكن ان تؤثر في سلوك الحشرة جيدا (1 و6 و205)، من الضروري ايضاً ملاحظة ان العديد من الأنواع الحشرية تعتمد في اتخاذ قرارها السلوكي اما بالاستمرار في عملية تقييم النبات أو رفض النبات المفرد أو العضو النباتي بمجرد لمسه بناءاً على الصفات الفيزيائية والكيميائية لسطح النبات (11 و59 و107). أما الخطوة التالية في تعاقب عملية التقييم فهي قيام الحشرة احياناً بإحداث ضرر في النبات ينتج عنه انطلاق بعض المركبات الكيميائية من داخل

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

النبات هي عبارة عن خليط معقد من مركبات ايض أولية وثانوية. ان الجروح التي تحدثها الحشرات تتم في الغالب بواسطة اجزاء فم الحشرة وذلك خلال عملية تذوق النبات بالقرض الفاحص Test biting حيث تكون عادة القضمة اصغر من القضمة الاعتيادية وان المادة النباتية التي تقضم يتم الاحتفاظ بها في تجويف قبل الفم لفترة أطول مقارنة بوجبة الطعام الاعتيادية. بعد جمع المعلومات من أعضاء الحس خلال تقييم عملية اللمس فاذا كانت نتيجتها موجبة من قبل الجهاز العصبي المركزي فإن قبول العائل هو القرار النهائي في عملية اختيار العائل النباتي وتكون النتائج هو تناول الطعام أو بدء عملية وضع البيض. ان كمية المعلومات الحسية التي تم جمعها خلال كل عمليات التعاقب حينذاك تكون قد وصلت إلى أقصاها ان قبول الغذاء عادة يعني تناول اقل كمية منه وان قبول بيئة أو مكان وضع البيض يستدل عليه من وضع بيضة واحدة أو أكثر. من الضروري هنا ملاحظة ان الكمية الحقيقة من الغذاء المتناول وعدد البيض الموضوع يتباين بشكل كبير ولا يعتمد فقط على التقييم الحسي ولكنه يعتمد ايضاً على الحالة الفسلجية للحشرة مثل العمر وكمية البيض الذي تحمله والخبرة... الخ ومن وجهة نظر عملية النشوء فإن قبول العائل يمكن اعتباره قرار نهائي خلال عملية انتخاب العائل.

الصفات الفيزيائية العاملة للنبات خلال الملامسة

Physical plant feature acting during contact

عند ملامسة الحشرة للنبات فإنها تحصل على معلومات عن نوعية النبات، هذه المعلومات لم تكن متوفرة للحشرة في الأطوار السابقة من عملية انتخاب العائل النباتي، حيث يلعب اللمس الميكانيكي Tactile أو الـ Mechanosensory والتحسس الكيميائي بالملامسة (التذوق Gustatory) دوراً مهماً في انتخاب العائل خلال طور الملامسة. ان الصفات الفيزيائية للنبات أو أعضاءه وأنسجته تؤثر بشكل واضح في سلوك انتخاب العائل، وكما سبق شرحه في الفصل الثالث فإن وجود الشعيرات الدقيقة Trichomes وتراكيب البلورات الشمعية على سطح النبات وكذلك سمك الورقة النباتية وخشونتها ودرجة الدبغ Sclerotization ومحتواها العالي من السيليكا جميع هذه

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الصفات قد تسبب أو تؤدي إلى تجنب الحشرة للنبات وبذلك فهي تؤدي وظائف دفاعية للنبات (الجدول 7-1).

الجدول (7-1) أمثلة مختارة لصفات النبات الفيزيائية المؤثرة في سلوك انتخاب العائل النباتي من قبل أنواع تعود لحرشفية ونصفية وغمدية الأجنحة.

Larva or Adult	Insect affected	Plant species		Reference
			Trichomes	
L	African bollworm (*Helicoverpa armigera*) (Lep.)	Pigeonpea	Non-glandular	173
L + A	Western lygus bug (*Lygus hesperis*) (Het.)	Cotton		8
A	Bean leaf beetle (*Cerotoma trifurcata*) (Col.)	Soybean		108
A	Potato tuber moth (*Phthorimaea operculella*) (Lep.)	Wild potato	Glandular	106
L + A	Potato leaf-hopper (*Empoasca fabae*) (Hom.)	Alfalfa		160
A	Tobacco flea beetle (*Epitrix hirtipennis*) (Col.)	Datura wrightii		78

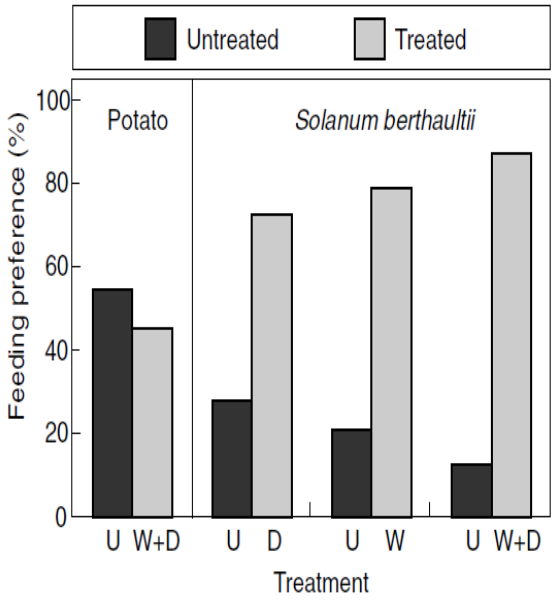
إن الشعيرات تكون مجهزة بعدد من أعضاء الحس الميكانيكية المنتشرة على جميع أجزاء جسمها [120] وإن هذه الأعضاء تساهم في اعطاء الحشرة المعلومات الخاصة بتركيب سطح النبات وبنيته Texture. هناك اليوم العديد من الأمثلة التي توضح كيف ان الصفات الفيزيائية أو الطبيعية للنبات يمكن ان تؤثر في انتخاب العائل النباتي. ان الواجهة الأولى في طور الملامسة في عملية التداخل بين الحشرة والنبات هو سطح النبات، وان النبات لا يعاني من أي ضرر حتى يتم ثقب أو خدش سطح النبات. وعلينا في البداية فحص هذه الصفات وكما يأتي:-

أولاً) الشعيرات الدقيقة أو الزغب Trichomes:- عادة ما يغطي سطح النبات بالشعيرات الدقيقة الغدية وغير الغدية، هذه الشعيرات قد تعيق الحركة و سلوك الحشرة في التغذية ووضع البيض خاصة في الحشرات الصغيرة والحلم. ان تباين أفراد النوع النباتي الواحد في نوع وكثافة الشعيرات الدقيقة قد تم دراسة دورها بشكل جيد وناجح في

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

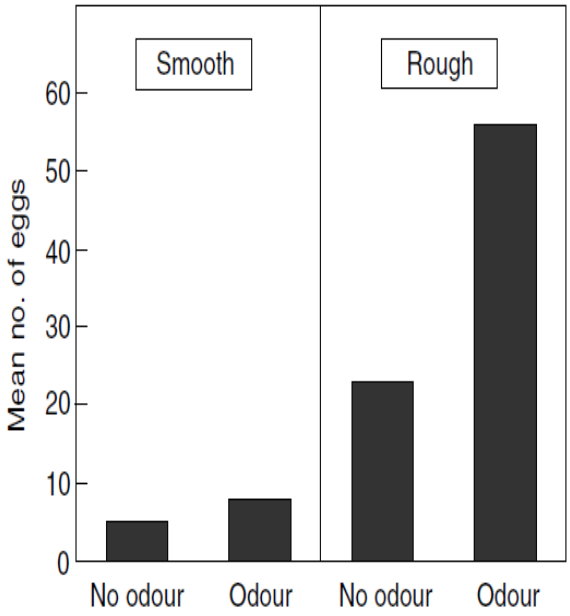
تربية الأصناف النباتية المقاومة للآفات الحشرية. ان مدى وجود الزغب أو الشعيرات الدقيقة يحدده جين واحد أو اثنين والذي يجعل من عملية انتخاب صفة وجود الزغب عملية سهلة (152 و200). ففي الشعيرات الغدية (الشعيرات اللاصقة) نجد ان هناك مزيج من المقاومة المظهرية والكيميائية ضد اجتياح الحشرات للنبات. ان محتويات الغدد المرتبطة بالشعيرات يتم اطلاقها بفعل الضرر الميكانيكي الذي يحدثه مشي الحشرات أو انها تفتح باستمرار. ان إفرازات هذه الغدد اما ان تكون طاردة أو معيقة Deterrent أو سامة أو قد تلصق الحشرات الصغيرة بقوة إلى سطح الورقة النباتية مما يؤدي بالحشرات إلى الموت جوعاً (72) في الأنواع الحشرية الكبيرة يكون تجنبها للأنواع النباتية و الأصناف الحاملة للشعيرات الغدية من خلال إطلاق الأخيرة الكيميائيات الحليلة، ومن الحالات المدروسة جيداً في هذا المجال هي خنفساء كولورادو البطاطا حيث تتجنب هذه الخنفساء نبات البطاطا البري المسمى *Solanum berthaulti* حيث فضلت الخنافس البالغة التغذية على نباتات البطاطا المزروعة *S. tuberosum* عند تقديمها مع البطاطا البرية للخنافس في الاختيار الحر، مما يدل على وجد كيميائيات معيقة تنضح من الشعيرات الغدية لنباتات البطاطا البرية و دليل ذلك ان إزالة الشعيرات الغدية من أوراق البطاطا ادى بالخنافس إلى قبول الأوراق والتغذية عليها كما في البطاطا المزروعة (71 و 137) (الشكل 7-1). اما عند معاملة أقراص ورقية من البطاطا *S. tubersum* بمنقوع أوراق البطاطا البرية بالاسيتون، فإن بقايا الروائح غير المتطايرة الموجودة في المنقوع عملت كمادة معيقة لتغذية خنفساء كولورادو البطاطا مما يشير إلى وجود مواد مختلفة فعالة في المنقوع هذه المواد لا تعرف هويتها لحد ألان. في خنفساء الـ *Gratiana spadicea* من عائلة Chrysomelidae من الحشرات وحيدة العائل النباتي المتخصصة بالتغذية على نبات *Solanum sisymbriifolium* وجد أنها تمتلك مخالب على رسغ الأرجل تساعدها في التعلق والحركة فوق الشعيرات الموجودة على عائلها النباتي وهو نوه من التكيف (123).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



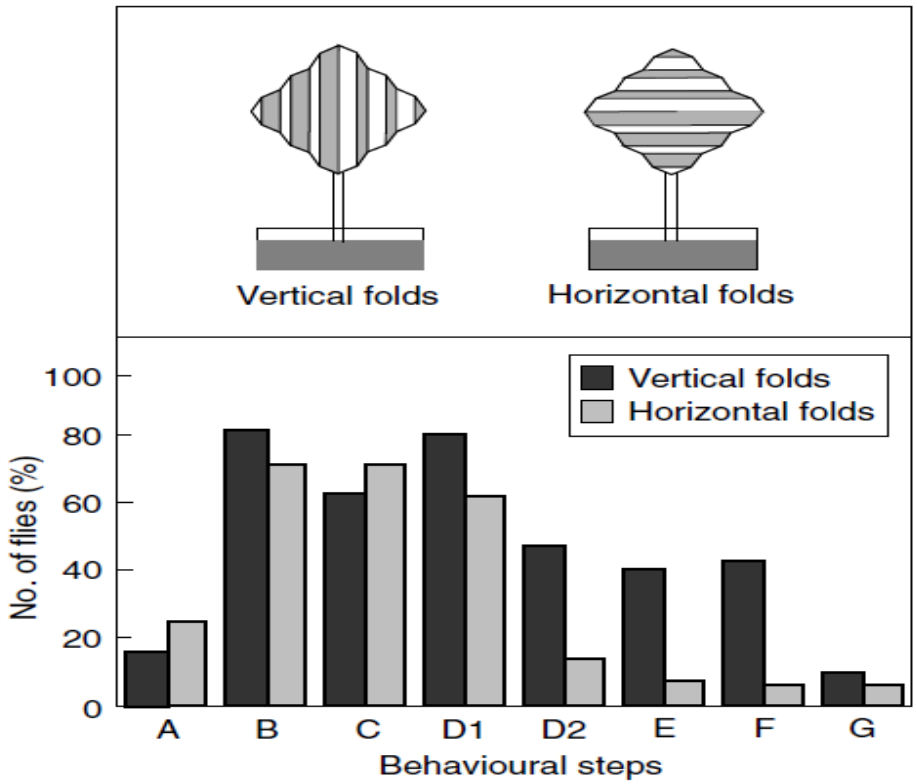
الشكل (7-1): تأثير إزالة الشعيرات الغدية في البطاطا الحساسة والمقاومة *Solanum berthaultii* عن طريق غمرها بالايثانول 95 % (D) أو بفرش الورقة (.W) بواسطة فرشاة ناعمة أو استخدام الغمر والفرش معاً (W+D) لملاحظة تفضيل الحشرة للأوراق المعاملة وغير المعاملة (.U) (عن Yancho و Tinyey، 994) [137].

ثانياً) نسجه السطح أو بنيته Surface texture:- إن مورفولوجية أو مظهر سطح النبات قد يكون مهم جداً لإناث الحشرات الباحثة عن مكان مناسب أو مقبول لوضع البيض. فمثلاً أنثى العثة ذات الظهر الماسي *Plutella xylostella* تفضل السطوح الخشنة على الملساء (الشكل 7-2) وان الأنثى تفضل وضع البيض على طول عروق الورقة وعلى الأوراق الصغيرة وتجاويف الساق. أما ذبابة جذور اللهانة *Delia radicum*. فوضعت عدد من البيض يزيد بـ25 مرة على الأوراق الاصطناعية ذات الثنيات أو الطيات العمودية مقارنة بالأوراق ذات الطيات الأفقية (الشكل 7-3).



الشكل (7-2) تأثيرات خليط الإشارات الحسية الميكانيكية والشمية في وضع البيض في العثة *Plutella xylostella* على سطح اصطناعي خشن أو ناعم مضاف اليها 10 جزء بالمليون Allylisothiocyanate كرائحة رئيسة منبعثة من النبات اما معاملة المقارنة فكانت خالية من الرائحة التي تطلقها نباتات العائلة الصليبية، حيث يلاحظ ان السطح حفز الأنثى على وضع البيض سواء كان بالرائحة أو بدون رائحة. (عن Gupta و Thorsteison، 1960) [75].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل (7-3): تأثير نوعية التحسس اللمسي (الطيات العمودية والأفقية لنماذج ورقية على سلوك وضع البيض لذبابة جذور اللهانة. وان الأحرف (G-A) تمثل نسبة الذباب التي أدت تلك الخطوة، إذ أن (A) زيارة قصيرة للورقة دون استكشاف (B) راحة للاستدارة (C) الركض على سطح الورقة لاستكشافها (D1) الركض المستقيم على حافة أو عروق الورقة (D2) الركض المستقيم على الساق (E) الركض الدائري الأفقي حول الساق باتجاه الأرض (F) المشي من الساق إلى الأرض (G) محاولة وضع البيض (عن Roessingh و Stadler، 1990) [165].ذبابة أخرى من عائلة Anthomyiidae هي الـ*Delia antique* المتعددة العوائل الغذائية على البصل pp *Alliums* أظهرت انها تأخذ في حسابها حجم و شكل واتجاه النبات الاصطناعي. إن تكامل معلومات الحس اللمسية Mechanosensory حول الصفات الفيزيائية للنبات النموذج تمكن الذبابة من انتخاب الوسط المشابه جداً للنبات الطبيعي إذ ان عدد البيض الذي تضعه الأنثى عند قاعدة النبات النموذج يتم زيادته عن طريق مؤازرته برائحة العائل الحقيقية [80].

كيمياء النبات: تقييم التحسس الكيميائي بالملامسة

Plant chemistry: contact chemosensory evaluation

في الفقرة السابقة لاحظنا كيف ان الصفات الفيزيائية للنبات تؤثر في سلوك اختيار العائل النباتي إلى درجة كبيرة من الأهمية، وإذا ما عدنا إلى الوراء إلى موضوع تخصص الحشرات العاشبة على عوائلها النباتية (الفصل الثاني) فإن من الواضح ان

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الاستجابات السلوكية لصفات النبات الفيزيائية قد لا توفر لنا التوضيح المقنع لهذا التخصص التصنيفي، وسبب ذلك يرجع إلى غياب الأشكال التصنيفية للصفات الفيزيائية والمظهرية [93] والتي تتناقض بشكل واضح مع الأشكال التصنيفية الملاحظة في كيمياء النبات، وبالتأكيد فإن العديد من العائلات النباتية تمتاز بمركباتها الايضية التي لا توجد في العائلات الأخرى (انظر الفصل الرابع). كذلك فإن الأجناس ضمن العائلات النباتية تحتوي على مركبات متخصصة من الناحية الكمية والنوعية وهي مواد نشطه تعود ايضاً لمركبات الايض الثانوية وتكون مميزة للعائلة النباتية التي ينتمي لها الجنس، إن وجود قاعدة لتخصص الحشرات العاشبة على عوائلها النباتية وسيتم فيما تبقى من هذا الفصل التركيز على هذا الموضوع [11 و180 و203].

أهمية كيمياء النبات في انتخاب العائل النباتي: عرض تاريخي

The Importance of plant chemistry for host selection: a historical intermezzo

إن الية ووظيفة التخصص النباتي الذي تظهره معظم الحشرات العاشبة، يعد تاريخياً ظاهرة تحدي لعلماء الحياة فمنذ قرنين من الزمان أشار عالم النبات السويسري Candolle [41] إلى أن كيمياء النبات هو عامل فاصل أو قاطع في انتخاب العائل النباتي فيما استخدم عالم النبات Fabre [60] المصطلح حاسة النبات (Botanical sense) للإشارة إلى قواعد التحسس لسلوك التخصص [184]. اما عالم النبات الهولندي Verschaffelt [231] فقد أوضح آليات انتخاب الحشرة لعائلها النباتي من خلال عرضه لدور كلوكسيدات زيت الخردل من مجموعة Glucosinolate وهي صفة تصنيفية مهمة لنباتات العائلة الصليبية وهي عامل حاسم ليرقات فراشة اللهانة البيضاء *Pieris brassicae* و*P. rapae* لقبول نبات اللهانة. إن أسس التحسس الكيميائي لهذا السلوك تم اكتشافه لاحقاً من خلال وجود خلايا تذوق على فكوك اليرقات وهي متخصصة لتحسس تلك الكلوكسيدات [176]. أما الباحث Dethier [47] فأوضح دور التربينات الموجودة في الزيوت الأساسية لنباتات عائلة Apiaceae في قبول نباتات هذه العائلة من قبل يرقات فراشة ذنب السنونو السوداء *Papilio*

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

polyxenes المتخصصة في التغذية على نباتات هذه العائلة. فيما (ذكر الباحث Fraenkel [63] ان التخصص الغذائي للحشرات) يعتمد على وجود أو عدم وجود مركبات الايض الثانوية، إن العديد من الأنواع الحشرية متعددة العوائل الغذائية تستخدم نوع من التخصص على مجاميع نباتية معينة اعتماداً على مركبات الايض الثانوية كمنبهات للتعرف على تلك النباتات، فيما تعمل هذه المركبات ايضاً كحواجز دفاعية مؤثرة ضد الأنواع غير المتكيفة على مهاجمة تلك الأنواع النباتية. الباحث Dethier استخدم المصطلح (Token Stimuli) المنبه النموذجي على مركبات النبات الثانوية المستخدمة كإشارات لتمييز العائل النباتي من قبل العاشبات المتخصصة [48] اما الباحث Jermy فوجه الاهتمام إلى دور المعيقات او المانعات Deterrents من مركبات النبات الثانوية في تثبيط عملية التغذية أو عملية وضع البيض، وهذا يعني ايضاً ان عملية انتخاب العائل النباتي يمكن ان تتم عن طريق تجنب المواد المعيقة الموجودة في العوائل النباتية [94 و95 و98] وقد اشار الباحثان Kennedy و Booth إلى الأهمية المشتركة لكل من مركبات النبات الأولية والثانوية في نظرية التمييز الثنائي (Dual discrimination) للعائل النباتي خلال عملية الانتخاب [103] إن النظريات السابقة ساهمت بشكل معنوي في فهمنا لسلوك العاشبات في انتخاب العائل النباتي. إن الالية الأقرب المستخدمة من قبل الحشرات نباتية التغذية في انتخاب العائل النباتي هو الاعتماد على كيمياء تلك النباتات لذلك سنسعى في هذا الفصل الى تسليط الضوء بشكل رئيس على المركبات غير المتطايرة (ذات النكهة أو الطعم) التي يتم تحسسها بواسطة المستقبلات الذوقية وذلك على الرغم من وجود أدلة عديدة عن دور المركبات المتطايرة في طور التماس أو الملامسة Contact Phase ان المركبات الكيميائية الموجودة في سطح النبات أو كيوتكل النبات قد تؤثر في سلوك الانتخاب وذلك قبل حدوث أي جرح في النبات قد يؤدي إلى خروج محتويات الخلية [36 و106]. إن العديد من مركبات الكيوتكل غير القطبية مثل الالكانات طويلة السلسلة والاسترات والتي من المحتمل وجودها فقط على سطح النبات [59 و93]. أما السكريات والأحماض الامينية ومركبات الايض الثانوية القطبية وغير القطبية المتخصصة بمرتبة تقسيمية أو العامة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

غير المتخصصة توجد على أسطح النبات ايضاً (الجدول 7-2)، وفيما يأتي من شرح سنحاول إيضاح الاستجابات السلوكية الناتجة عن المركبات السطحية.

الجدول (7-2): مقارنة المنبهات المؤثرة لسكريات مختلفة لبعض الحشرات العاشبة (عن Bernays و Simpson، 1982) [14].

Caterpillars		Beetles		Locusts		
Spodoptera spp.	*Pieris brassicae*	*Leptinotarsa decemlineata*	*Hypera Postica*	*Schistocerca gregaria*	*Locusta migratoria*	
						Pentoses
-	-	-	*	*	+	L-arabinose
-	*	*	*	-	-	L-rhamnose
*	-	-	*	-	-	D-ribose
-	-	-	*	-	-	D-xylose
						Hexoses
+++++	-	+	++++	+++++	+++++	D-fructose
++	*	+	*	+	++	D-galactose
++	++	+	+	++++	+++	D-glucose
+	-	-	++	+	-	D-mannose
-	-	-	*	+	+	L-sorbose
						Disaccharides
-	-	-	*	-	-	D-cellobiose
+	-	-	*	+	+	D-lactose
+++	-	-	++	++++	+++++	D-maltose
++	-	-	*	+++	+++	D-melibiose
+++++	+++++	+++++	+++++	+++++	+++++	D-sucrose
-	-	+	+	++	+	D-trehalose
						Trisaccharides
++	-	++	+++	+	++++	D-melizitose

+++++,highly stimulating,+, weakly stimulating ,- , no effect, * not tested.

تنبيه التغذية ووضع البيض

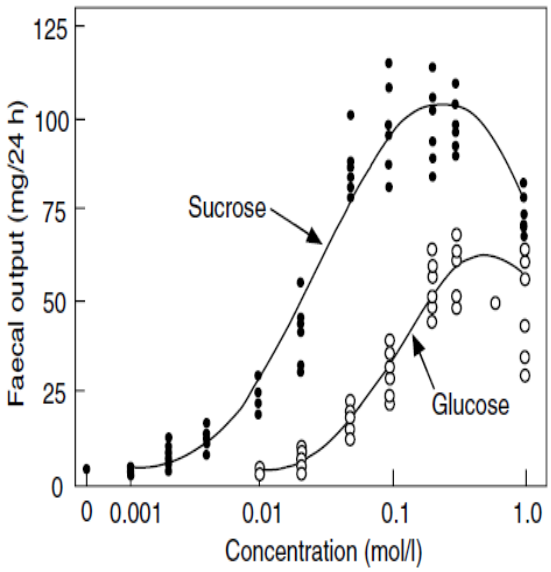
Stimulation of feeding and ovipostion

ان عملية تنبيه عملية تغذية الحشرات ووضعها للبيض يمكن ان تتم بواسطة ما يأتي:-

أولاً) مركبات الايض الأولية Primary plant metabolites:- تحتوي جميع النباتات على الكاربوهيدرات والأحماض الامينية كمواد ايض أولية ناتجة عن نشاط النبات في عمليات التركيب الضوئي وهناك كم كبير من الأدلة على ان معظم ان لم

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

يكن جميع الحشرات تستخدم الكاربوهيدرات خاصة كمنبهات غذائية (الجدول 7–2). في معظم الأنواع التي درست فإن السكريات الثنائية مثل السكروز ومكونات من السكريات الأحادية الفركتوز والكلوكوز يعتبران من اقوى المنبهات. هذه السكريات الأحادية توجد بتراكيز عالية تتراوح بين 1–15% من الوزن الجاف للنبات وهذا يناظر (10 – 50 مل مول / لتر) في الأوراق الخضراء وتكون الكمية أعلى في الثمار ورحيق الأزهار حيث يصل إلى 0.15 مول / لتر (الشكل 7–4) وطبيعياً فإن السكريات هي مركبات غذائية تحتاجها الحشرة لبناء أنسجة الجسم وكمصدر للطاقة (انظر الفصل الخامس).



الشكل (7-4): سلوك استجابة يرقات فراشة اللهانة *Pieris brassicae* للسكريات والكلوكوز المضافين إلى بيئة الاكار (خليط الاكارو الماء والسليلوز) وقد تم اعتماد وزن البراز الجاف لست يرقات خلال 24 ساعة كمؤشر لكمية الغذاء المتناول ولوحظ ان المستويات المنخفضة من السكروز كانت أكثر قوة في تنبيه اليرقات للتغذية مقارنة بالكولكوز (عن Ma، 1972) [114].

بالرغم من أن محتوى النباتات من البروتين يعتبر بشكل عام عامل محدد للنمو المثالي في الحيوانات، فإنه لم يلاحظ ان لجزيئات البروتين تأثير منبه للتغذية في الحشرات العاشبة، ومع ذلك فإن من الملاحظ ان هناك عدة محاولات لتوضيح ذلك. في هذه الفقرة نجد ان من الممتع ملاحظة ان الاستقبال التذوقي للبروتين الذي ينتجه العائل مثل الكايرومون Kairomone قد تم توضيحه حديثاً باستخدام الزنبور المتطفل [7]. إن البروتينات لا تنبه سلوك التغذية في الحشرات الا أن الأحماض الامينية المكونة للبروتينات تعمل كمنبهات تغذية في العديد من الأنواع الحشرية [14]. أن الفعل المنبه

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

لـ 20 نوع من الأحماض الامينية الموجودة في الطبيعة، هذه الأحماض قد تتباين ايضاً على المستوى الحسي معنوياً حتى بين الأنواع الحشرية القريبة من بعض [190، 227]. بشكل عام هناك عشرة أحماض امينية تعد ضرورية في تغذية الحشرات ولكنها ليس بالضرورة أن تكون هي المنبهات الأقوى للتغذية مقارنة بالأحماض الامينية غير الضرورية، وكذلك فإنها ليست الأكثر في تنبيه أنواع أكثر.

إن خلايا حاسة التذوق الخاصة بالسكريات والأحماض الامينية وجدت في العديد من الأنواع الحشرية. وأن شدة استجابة عضو الحس الكيميائي المثار بالسكريات والأحماض الامينية تناظر أو تشابه بشكل جيد تأثيراتها السلوكية [114 و130 و153]. هناك مواد أخرى لم تدرس جيداً تلعب دوراً في عمليات الايض الأولية مثل اينوسيتول Inositol والفوسفوليبيد Phospholipids والـ Nucleotides وكذلك المعادن والفيتامينات (كلاهما ضروريان في التغذية) هذه المواد عرف عنها انها تؤثر في قبول الطعام من قبل عدة أنواع حشرية [14 و87]. إن تراكيز السكريات والأحماض الامينية في اجزاء النبات المختلفة تتباين تماماً تبعاً للمكان والوقت، هذا التباين قد يستخدم من قبل الحشرة كدليل أو اشارة عند انتخاب الحشرة لموقع التغذية على النبات (انظر الفصل الرابع). أن أهمية السكريات والأحماض الامينية كمنبهات للتغذية يمكن قياسها كمياً وذلك من خلال إضافتها إلى البيئات الغذائية الصناعية للحشرات (الشكل 7-4) حيث قد تحفز أولاً عملية التغذية، هذه الطريقة استخدمت مع عدد من الأنواع الحشرية [87]. إن السكروز Sucrose وبالتراكيز التي يوجد فيها في النبات قد يتسبب في أعلى نسبة تغذية عند إضافته بتلك التراكيز إلى البيئة الصناعية دون إضافة أي مواد أخرى. مشاكل عديدة ظهرت عند محاولة المقارنة بين عملية تنبيه التغذية في الحشرة من قبل النبات السليم وبين المكونات الكيميائية النباتية المقدمة للحشرة مع البيئة الصناعية إذ أن أولى هذه المشاكل هو انها غير ممكنة من الناحية التقنية للتحكم في اختلافات التفضيل الناتجة عن الاختلاف في التحسس الميكانيكي بين الاثنين. ثانياً في مثل هذه الدراسات فإن البيئات الصناعية تحتوي مادة السكر مع واحد أو اثنين من المركبات الصناعية وعليه فإن هذه البيئات تعاني نقصاً في الغذاء. ويتم قياس نسبة التغذية

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

بشكل غير مباشر من خلال قياس مثل وزن كتل البراز أو وزن المادة أو البيئة الغذائية المستهلكة لعدة ساعات، وأن كل مقارنة مع نسب التغذية على أنسجة النبات هي موضع تساؤل، وذلك لان نسبة التغذية على بيئة صناعية فيها نقص لعناصر غذائية قد تتأثر بالتغذية الفسلجية الراجعة Physiologycal Feedback الناتجة عن مستويات العناصر الغذائية الموجودة في الهيموليمف. تعمل السكريات ايضاً على تشجيع عملية وضع البيض مثال ذلك حفار الذرة الأوربي *Ostrinia nutbialis* [44 و46] المتعدد العوائل الغذائية، هذا الحفار وكبقية الحشرات الواضعة للبيض، فإن أنثى الحفار الواضعة للبيض لا تقوم بجرح النبات وان استجابتها لوضع البيض تعتمد على تحسسها للسكريات الموجودة على سطح الورقة. إن المكونات الدائمية المحبة للدهون الموجودة على سطح الورقة مثل (الالكانات والاسترات والأحماض الدهنية) والتي تعد من مواد الايض الأولية معروفة ايضاً بتشجيعها للحشرات القارضة والحشرات الماصة على التغذية ووضع البيض في العديد من الأنواع الحشرية ابتداً من المنْ وحتى الجراد [11 و58 و59]. بالرغم من ان مركبات النبات الأولية وبالأخص السكريات والأحماض الامينية لها الأثر الكبير في قبول العائل النباتي، وأنها توجد على سطح النبات وبداخله وان تراكيزها تختلف بشكل كبير مع مراحل نمو النبات والعمر والحالة الفسيولوجية وعوامل البيئة المختلفة.

ثانياً) مركبات ايض النبات الثانوية Plant secondary metabolites:-

لاحظنا في الفصل الرابع أن النباتات توفر مجموعة كبيرة ومتنوعة من مركبات الايض الثانوية للعاشبات ومنها الحشرات. وان هناك مجاميع من المركبات الكيميائية تكون مميزة لمجموعة تصنيفية معينة من النباتات مثل العائلة أو قد تكون مميزة لعدة عائلات قريبة من بعضها، فيما مجاميع اخرى من مركبات النبات الثانوية تكون ذات مدى واسع حيث تنتشر بشكل واسع بين العائلات النباتية التي لا توجد بينها صلة قرابة الجدول (7-3).

الجدول (7-3): الكيميائيات المستخلصة من أسطح الأوراق والتي وجد أنها تؤثر في سلوك الحشرات.

Plant species	Chemical(s)	Reference
Corn, sunflower	Fructose, glucose, sucrose	45
Vicia faba, Beta vulgaris	Amino acids	99
Corn, sunflower	Amino acids	45
Cabbage and other species	Lipids	59
Euonymus europaeus	Dulcitol (sugar alcohol) [20]	100
Sorghum	p-Hydroxybenzaldehyde	236
Cabbage	Glucobrassicin (glucosinolate) [27]	73, 228
Oilseed rape	Various glucosinolates	118
Apple	Phloridzin (phenolic) [45]	115
Lolium perenne	Anthraquinone (phenolic)	2

إن عدد الأمثلة عن دور مركبات النبات الثانوية المرتبطة بمرتبة تقسيمية معينة التي تعمل كمواد محفزة أو منبهة للتغذية ووضع البيض في الأنواع الحشرية وحيدة أو قليلة العوائل الغذائية هي في زيادة مستمرة منذ أيام Verschaffelts [231] الجدول (7-4) يحوي قائمة أمثلة لأنشطة غذائية ووضع البيض محكومة بمركبات النبات الثانوية في العديد من الحشرات متخصصة التغذية تنتمي لرتب حشرية مختلفة خاصة تلك المحفزة لوضع البيض، إذ أن درجة التحفيز أو التنبيه بواسطة مركب أو عدة مركبات مشخصة تكون مشابهة أو قريبة إلى الاستجابة التي تظهرها الحشرة لمستخلصات العائل النباتي مجتمعه أو حتى للنبات العائل السليم نفسه. هذه المواد هي مثال جيد لما يعرف بالـ Token Stimuli أو المنبه النموذجي، إن وجود مثل هذه المواد يكون مرتبطاً بمرتبة نباتية معينة، وأن الاستقبال الكيميائي لمثل هذه المركبات يمكننا من التشخيص الصحيح للنوع النباتي العائل. ان من أفضل الأمثلة التي درست حول التداخلات بين حشرات حرشفية الأجنحة وغمدية الأجنحة وذات الجناحين العاشبة والنباتات التابعة للعائلات Braicaeceae و Apiaceae و Alliaceae [203]. أن تعقد الإشارات الكيميائية المنبهة من مركبات الايض الثانوية قد تختلف بشكل واضح. ففي نوعين من

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

فراشات اللهانة البيضاء *Pieris* spp فإن مركب مفرد من الـ Glucosinolate المعزول من سطح أوراق اللهانة ولد استجابة قوية لوضع البيض عندما تم رشه على أوراق صناعية أو على أوراق نباتات من غير عوائل الحشرة من نبات الفاصوليا *Phaseolus lunatus*.

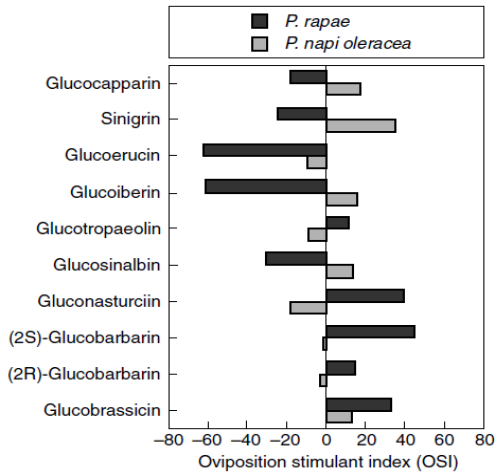
الجدول (7-4): حشرات عاشبة وحيدة وقليلة العوائل الغذائية من رتب مختلفة تستخدم مركبات النبات الثانوية المتخصصة كمنبه لقبول عائلها النباتي مع بيان إشارة التنبيه ومجموعته الكيميائية فضلاً عن ان كان مستقبل الإشارة قد تم تمييزه.

Receptor identified	Reference	Chemical class	Sign stimulus	Host plant	Insect species	Reference
					Lepidoptera—feeding	
Yes	231	Glucosinolates	Sinigrin	*Brassica* spp.	*Pieris* spp.	176
	178	Flavonoid	Morin	*Morus* spp.	*Bombyx mori*	
	32	Sesquiterpene	Catalpol	*Plantago*	*Euphydryas chalcedona*	
Yes	230	Glucosinolate, Flavonoid	Sinigrin flavonol	*Brassica* spp.	*Plutella xylostella*	230
Yes	20	Pyrrolizidine alkaloid	Seneciphylline N-oxide	*Senecio jacobaea*	*Tyria jacobaeae*	20
Yes	43	Steroid glycoside	Indioside D	*Solanum* spp.	Manduca sexta	43
					Lepidoptera—oviposition	
Yes	164, 227	Glucosinolate	Glucobrassicin	*Brassica* spp.	*Pieris* spp.	57, 209
Yes	61	Flavonoid	Luteolin-glycoside	*Daucus carota*	*Papilio polyxenes*	166
	175	Iridoid glycoside	Aristolochic acid	*Aristolochia*	*Battus philenor*	
	154	Iridoid glycoside, Sesquiterpene	Aucubincatalpol	*Plantago*	*Junonia coenia*	
	79	Phenolic acid derivative	3-Caffeoyl-muco quinic acid	*Asimina triloba*	*Eurytides marcellus*	
					Coleoptera—feeding	
	144	Glucosinolate, Flavonoid	Sinigrinflavonoid glycos.	*Brassica* spp.	*Phyllotreta armoraciae*	
	122	Phenolic	Salicin	*Salix* spp.	*Plagioderma versicolora*	
Yes	161	Quinone	Hypericin	Hypericum	*Chrysolina brunsvicensis*	161
Yes	128	Steroids (saponins)	Cucurbitacins	*Cucurbita* spp.	*Diabrotica* spp.	141
					Hymenoptera—oviposition	

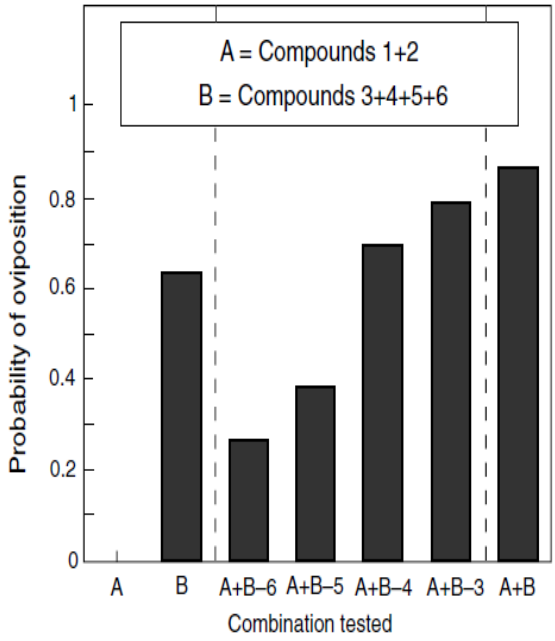
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

	171	Phenolic glycoside	Tremulacin	*Salix* spp.	Euura lasiolepis	
					Diptera—oviposition	
Yes	142	Glucosinolate	Glucobrassicin‘CIF’	*Brassica* spp	*Delia radicum*	201
Yes	168	Indole derivative				168
Yes	202	Polyacetylene Furanocoumarins	Falcarindiolþ bergapten, etc.	*Daucus* spp.	*Psila rosae*	207
Yes	121	Disulphide	n-Propyl disulphide	*Allium* spp.	*Delia antiqua*	207
	139	Hydroxamic acid Leaf wax aldehyde	Benzoxazolinone (MBOA) 1-Octacosanal	*Triticum aestivum*	*Mayetiola destructor*	
					Homoptera—feeding	
	234	Glucosinolate	Sinigrin	*Brassica* spp	*Brevicoryne brassicae*	
	137	Chalcone	Phloridzin	*Malus*	*Aphis pomi*	
	199	Alkaloid	Sparteine	*Cytisus*	*Acyrthosiphon spartii*	
	213	Flavonoid	Acylated flavonol glycos.	*Vicia* spp.	*Megoura crassicauda*	

إن بعض مركبات الـ Glucosinolates الأخرى تختلف بشكل واضح في تأثيرها المنبه أو المحفز (الشكل 7–5) مثال اخر أكثر تعقيداً نجده في فراشات ذنب السنونو *Papilio* spp حيث استخدم لجذبها خليط من عدة مركبات، الا ان بعض المركبات المتخصصة لمرتبة النبات العائل هي التي تسببت في الاستجابة السلوكية الكاملة للفراشة (الشكل 7–6) ([61 و68 و146]).



الشكل (7-5): تنبيه وضع البيض في الفراشات *Pieris rapae* و*P. napi* بواسطة Glucosinolates نقية تم ترشها على نبات الفاصوليا بتركيز (1مل من 0.1 ملي مول / لترماء) حيث يلاحظ ان نوعي الحشرة اظهرا استجابة متباينة لوضع البيض مع كل نوع من الـــ Glucosinolates (عـــن Huang وRenwick، 1993) ([89]).

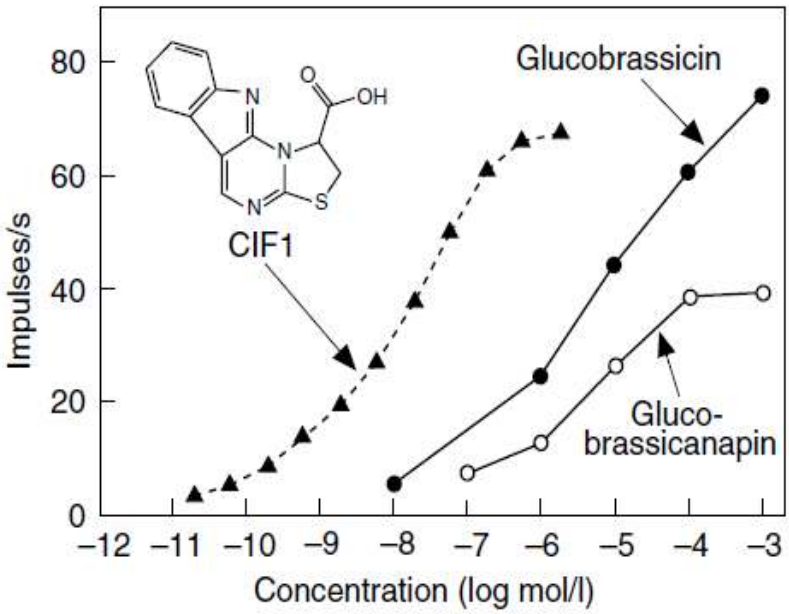


الشكل (7-6): احتمالية وضع البيض من قبل الأنثى المفردة لـ *Papilio protenor* على قرص ورقة ترشيح معاملة بمخاليط مختلفة من المركبات عزلت من النبات العائل *Citrus unshui* المركبات المختبرة هي: (1) Niaringin 0.1 % (2) Hesperidin 0.05% و (3) Proline 0.2 % (4) Synephrine 1.0% Stachydrine (5) و (6) quinic acid 0.2%. إن خليط المركبين 1 +2 (A) غير فعال وان خليط (A) + (B) عمل تأزرياً. ان حذف المركبات 4(مثل A+B-4) و 5 أو 6 أدت إلى حدوث انخفاض في نشاطها المنبه لوضع البيض (عن Honda، 1990) [84].

ان الجدول (7–4) يوضح ذلك ايضاً، إذ ان العديد من أنواع الحشرات قليلة العوائل الغذائية تشترك مع بعضها في نفس العوائل النباتية، وان المنبه النموذجي Token Stmuli قد يختلف من الناحية النوعية، وكمثال لذلك نجد ان ذبابة جذور الجزر *Psila rosae* وفراشة ذنب السنونو السوداء *Papilio polyxenes* تعيشان على الجزر، وكذلك فإن الخنفساء البرغوثية *Phyllotreta armoraciae* ويرقات الـ *Plutella* والـ *Pieris* تعيش على اللهانة، اما العثة *Acrolepiopsis assectella* وذبابة البصل *Delia antique* تتخصصان على عائلة Alliaceae، هذه الحشرات تنجذب إلى مركبات متخصصة موجودة في عوائلها النباتية وتمتاز بنشاطها المنبه لتلك الحشرات، إن وجود مثل هذه المركبات ادى إلى عدم محاولة البحث عن مركبات أخرى إضافية وذلك على الرغم من حقيقة إننا لم نتمكن من الحصول على الاستجابة السوكية الكاملة كما تحصل في حالة النبات السليم. في مثال عن ذبابة جذور اللهانة *Delia radicum* التي تنجذب فيها الذبابة لوضع البيض على نبات اللهانة استجابة لوجود مركبات الـ Glucosinolates منها وهي مركبات متخصصة للصليبيات [167] حيث تعد من المركبات الكيميائية الأولية لتخصص هذه الحشرة على عائلها النباتي اللهانة. وعند أجراء التقييم الحيوي التقليدي حيث مستخلصات الـ Glucosinolates

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

على سطح أوراق اللهانة، وجد ان مركبات من غير الـ Glucosinolates أظهرت وبشكل غير متوقع قوة تنبيه لوضع البيض تزيد بـ 100 مرة عن قوة التنبيه التي اظهرتها مركبات الـ Glucosinolates (الشكل 7-7) [90 و169]، هذه المادة هي C1F1 وهي رمز المركب Thia-triaza-fluorene، هذا المركب ينبه عصب ذوقي اخر في رسغ الذبابة من غير العصب الذي ينبه بواسطة الـ Glucosinolates وبذلك يكون للمركب C1F1 تأثير خادع [117].



الشكل(7-7): منحنيات الاستجابة – الجرعة لنشاط العصب (عدد جهود الفعل في الثانية الأولى بعد ملامسة الجرعة لقمة العصب الحسي) في شعيرات التذوق الموجودة على عقلة الرسغ الخامسة لذبابة جذور اللهانة لمركبات الـ Glucosinolates: Glucobrassicin و Glucobrassicanapin. هما اقوى منبهات وضع البيض لهذه الذبابة و المركب C1F1، وان المركب الاخير الذي وجد في مستخلصات سطح ورقه اللهانة كان المنبه الاقوى من بين مركبين Glucosinolates وهو لا ينتمي لمجموعة الـ Glucosinolates وان هذا المركب بنبه خلية عصبية اخرى غير تلك التي تنبه بواسطة الـ Glucosinolates (محور عن عن Roessingh و ارخون، 1992 b و Hurter واخرون، 1999) [90 و168].

لأربعة عقود مضت تم دراسة حشرتين تخصصتا على العائلة الباذنجانية بشكل جيد هما حشرتي خنفساء كولورادو البطاطا وعثة التبغ *Manduca sexta* حيث تم تعريف وتشخيص مواصفات مركبات الايض الثانوية الموجودة في العائلة الباذنجانية

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

التي تعمل كمنبهات نموذجية Token stimuli متفق عليها للحشرتين السابقتين [97]. حالياً هناك الية بديلة مقترحة لتميز العائل من قبل النوعين السابقين، هذه الآلية المقترحة تقول ان الحشرات تقبل العائل لأنه يكون خالياً من المركبات المثبطة للتغذية، بينما النبات غير العائل للحشرة يرفض بسبب وجود المواد المعيقة Deterrents [95 و97]، ومنذ بدء هذه الدراسات تم استخدام احدث التقانات المتوفرة في مجال الكروماتوغرافي ومقياس المطياف الكتلي Mass spectroscopy هذه الاجهزة ساعدت في زيادة دقة النتائج وحساسيتها مما ساعد في حل وتحديد المنبه النموذجي لنوعي الحشرة [43 و140] مما يوضح أهمية التمسك بالبحث العلمي. بالنسبة لخنفساء كولورادو البطاطا لم يتم لحد ألان تشخيص القلويدات الستيرويدية الدقيقة Minor Steroidal Alkaloids التي تدخل في قبول العائل، بينما في حالة عثة التبغ وجد ان مركب الـ D indioside glycoside Steroidal يعمل كمنبه نموذجي. إن كلا المركبين السابقين تم تشخيصهما في نباتات البطاطا (الجدول 7-4). في حالة المركبات التي مصدرها سطح النبات (الجدول 7-3) لا يعرف لحد ألان التركيز الحقيقي لهذه المركبات المتوفرة لأعضاء التذوق عندما تلامس سطح النبات السليم. إن قيم التركيز تعتمد على كفاءة عملية الاستخلاص من النبات وكمية المركبات الموجودة في سطح النبات والتي يعبر عنها بالمايكرو مول / وحدة المساحة السطحية الا انه ليس واضحاً أي جزء أو Fraction من هذه الكمية دخل إلى عضو التذوق وما هو التركيز الذي تم استقباله من عضو التذوق. هناك ايضاً عدد من الأنواع الحشرية يتم تنبيهها بواسطة المركبات القطبية الموجودة في الكيوتكل السطحي للنبات Epicuticle [59]. من المحتمل ان تظهر أعضاء التذوق آليات غير معروفة لحد ألان لانطلاق مركبات قطبية من الطبقة الشمعية غير القطبية للكيوتكل السطحي أو من المحتمل انها تخترق الثغر التنفسي لتذوق داخل الورقة [111 و162 و107 و232].

ثالثاً) مركبات النبات الثانوية العامة كمنبهات Generally occurring secondary plant metabolites acting as stimulants:- هناك زيادة في عدد الأنواع الحشرية التي تستخدم مركبات الايض الثانوية التي وجدت في نباتات

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

عائلات نباتية لا علاقة لها بالعائلة النباتية التي تنتمي الها العوائل النباتية لتلك الأنواع الحشرية كمنبهات للتغذية، هذه المعلومة هي حقيقة بالنسبة للأحماض الفينولية والفلافونيدات Flavonoides (الجدول 7-5) مثال ذلك حامض كافيك Caffeic acids وحامض كونيك Quinic acid واستر حامض كلورجينيك Chlorogenic acid تنبه التغذية في دودة الحرير *Bombyx mori*، كما يعمل المركب الأخير على تنبيه التغذية في خنفساء كولرادو البطاطا بالتغذية على بعض نباتات العائلة الباذنجانية [87]. كذلك وجد ان كلا من دودة الحرير وسوسة جوز القطن *Anthonomus grandis* يتم تنبيهها للتغذية بواسطة الـ Flavon-glycoside أو Quercetin-3-glucoside. إن الأنواع الحشرية المتعددة العوائل الغذائية قد تحفز أو تنبه للتغذية عند وجود الـ Flavonoids في غذائها أي وجود مادة Quercetin glycoside rutin قد تم توثيقها على انها مادة منبهة لتغذية كل من الجراد الأمريكي *Schitocera americana* و*Helicoverp virescens* [178].

تثبيط التغذية ووضع البيض

Inhibition of feeding and oviposition

الباحث Fraenkel [63] أشار إلى ان مركبات النبات الثانوية هي مركبات دفاعية ايضاً حيث انها تثبط تناول الطعام في معظم الحشرات نباتية التغذية ماعدا بعض الأنواع الحشرية المتخصصة التي تستخدم تلك المركبات كمنبه نموذجي يحفزها على قبول العائل. الباحث Jermy أوضح ان رفض مختلف الحشرات للنباتات غير العائلة لها هو بسبب وجود مثبطات التغذية فيها (معيقات التغذية Deterrents) [94 و95].

لقد تم استخدام اختبار الساندويتش (Sandwich) وذلك بوضع قرص من ورقة النوع النباتي المختبر بين قرصين من أوراق النبات العائل هذه الطريقة تسمح باستيعاد غياب منبهات التغذية كسبب لرفض النبات المختبر أو قلة تفضيلها للنبات غير العائل.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الجـدول (7-5): الفلافونيـدات Flavonoide مـن مجـاميع مختلفـة والتي تعـد منبهـات تغذيـة للحشـرات (عـن Harborne وGrayer، 1994).

Insect species and (sub)order	Host plant and family	Feeding stimulant flavonoid	Flavonoid class	Reference
Bombyx mori (Lepidoptera)	*Morus alba* (Moraceae)	Isoquercitrin, morin	**Flavonol O-glycosides**	77
Anthonomus grandis (Coleoptera)	*Gossypium hirsutum* (Malvaceae)	Isoquercitrin		81
Phyllotreta armoraciae (Coleoptera)	*Armoracia rusticana* (Brassicaceae)	Kaempferol 3-Oxylosylgalactoside		144
Schistocerca americana (Orthoptera)	Many species	Rutin		16
Helicoverpa zea (Lepidoptera)	Many species	Rutin		74
Galerucella vittaticollis (Coleoptera)	*Fagopyrum esculentum* (Polygonaceae)	Avicularin, hyperoside, rutin, quercitrin, isoquercitrin		151
Agasicles sp. (Coleoptera)	*Alternanthera phylloxeroide* (Amaranthaceae)	7-_-L-rhamnosyl-6-methoxyluteolin	**Flavone O-glycosides**	238
Lochmea capreae (Coleoptera)	*Salix Salicaceae*	Luteolin-7-glucoside		119
Nilaparvata lugens, *Sogatella furcifera*, *Laodelphax striatellus* (Homoptera)	*Oryza sativa* (Poaceae)	Eight C-glycosylflavones	**Flavone C-glycosides**	21
Scolytus mediterraneus (Coleoptera)	*Prunus* spp. (Rosaceae)	Taxifolin, dihydrokaempferol, pinocembrin	**Dihydroflavonols and Flavonone**	109
Aphis pomi, *Rhopalosiphum insertum* (Homoptera)	*Malus* spp. (Rosaceae)	Phloridzin (45)	**Dihydrochalcone O-glycoside**	105
Scolytus multistriatus (Coleoptera)	*Ulmus americanus* (Ulmaceae)	Catechin 7-O-xyloside	**Flavanol O-glycoside**	55
Locusta migratoria, *Schistocerca gregaria* (Orthoptera)	*Hyparrhenia hirta* (Poaceae)	Flavonoids Isoorientin, tricin, tricin 7-O-glucoside	**Flavonoids**	31

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

دراسة مفصلة أخرى نفذت على نوعين من الجراد هما *Locusta migratoria* المتخصص على النجيليات والجراد المتعدد العوائل الغذائية *Schistocerca gregaria* وتوصلت الدراسة إلى نفس النتيجة. إن قبول العائل هو أحد المعايير للتمييز بين النبات العائل وغير العائل. كذلك فان حجم الوجبة الغذائية هو عامل أخر في مجال قبول الغذاء أو العائل فعندما تتناول الحشرة الوجبة الغذائية المقدمة لها بالكامل فان ذلك يؤشر قبول الحشرة للعائل اما عند تناول كمية قليلة من الوجبة الغذائية فهو مؤشر على عدم قبول النبات وهو غير عائل للحشرة. [10] ان عملية تثبيط التغذية ووضع البيض ترتبط بعاملين مهمين هما:-

أولاً) الإعاقة كأساس عام في تحديد المدى العائلي Deterrency as a general principle in host-rang determination:- إن الدراسات المقارنة على العديد من الحشرات العاشبة لم تتمكن من تغطية عدة أسس عامة في مجال الاستجابة لمانعات التغذية Feeding deterrents هذه الأسس هي:-

1-) إن النباتات غير العائلة تحتوي عادة على مانعات تغذية.

2-) إن الأنواع الحشرية وحيدة وقليلة العوائل الغذائية تكون عادة أكثر حساسية لمانعات التغذية الموجودة في الأنواع النباتية من غير عوائلها مقارنة بالأنواع الحشرية متعددة العوائل الغذائية (الجدول 7-6) هذه الحقيقة تم توثيقها في الجراد [10و11] وعدة أنواع من اليرقات [28]

3-) إن وجود مانعات التغذية لا يقتصر على الأنواع النباتية غير العائلة للحشرات ولكنها وجدت ايضاً في العديد من النباتات المقبولة كعوائل لبعض الحشرات، ويبدو إن تأثيرها يصبح متعادلاً مع وجود المنبهات (38 و88 و95). فبالنسبة للعديد من الأنواع وحيدة وقليلة العوائل الغذائية والتي تم تشخيص المنبه النموذجي في عوائلها النباتية تبقى في حاجة إلى تنبيه وذلك بسبب احتواء عوائلها على مانعات تغذية تحجب المنبه النموذجي [115 و156 و231].

يتوفر اليوم كم هائل من المصادر حول تأثير عدة مئات من مركبات الايض الثانوية التي تثبط تغذية الحشرات [138] إن تراكم هذه المعلومات دفع أو حفز الباحثين

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

إلـى محاولـة تشـخيص هـذه المركبـات فـي محاولـة لاسـتخدامها فـي مجـال حمايـة المحاصيل من الآفات الحشرية [65]. كما ان جهدا لا يقل عما سبق تم انجازه حول المركبـات المانعـة لوضـع البـيض [163] كمـا ان المعلومـات المتـوفرة تشـير إلـى ان المانعات في العديد من الأنواع الحشرية هي الية مهمة في انتخاب العائل النباتي.

الجدول (7-6): تأثيرات المركبات المانعة التابعة للمجاميع الرئيسة من امركبات النبات الثانوية في حرشفيات الأجنحة قليلة ومتعددة العوائل الغذائية أو في حشرات متشابهة الأجنحة.

Inhibition (%)	Host-plant Specificity concentration (ppm)	Host-plant specificity	Insect species	Compound	Compound	Reference
66	900	o	*Papilio polyxenes*	Glucosinolate	**Sinigrin**	26
50	3100	p	*Mamestra configurata*			192
40	1235	o	*Heliothis subflexa*	Cyanogenic glycoside	**Linamarin**	18
40	12 350	p	*Heliothis virescens*			18
50	3540	o	*Heliothis subflexa*	Phenolic acid	**Chlorogenic acid**	18
50	35400	o	*Heliothis virescens*			18
50	200	o	*Schizaphis graminum*	Flavonoid	**Phloridzin**	56
100	4360	p	*Myzus persicae*			187
100	30	o	*Pieris brassicae*	Alkaloid	**Strychnine**	114
75	3900	o	*Mamestra brassicae*			30
30	<0.2	o	*Heliothis subflexa*	Alkaloid	**Caffeine**	18
20	1	p	*Heliothis virescens*			18
Thr	100	0	*Spodoptera exempta*	Diterpenoid	**Ajugarin**	107
Thr	300	p	*Spodoptera littoralis*			107
50	7	o	*Pieris brassicae*	Triterpenoid	**Azadirachtin**	112
50	315	p	*Spodoptera frugiperda*			159

O= oligophagous = قليل العوائل P=Polyphagous = متعدد العوائل

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

ثانياً) تأشير العائل لتجنب المنافسة بين العاشبات Host marking as a mechanism to avoid herbivore:- إن عملية سعي الإناث الحامل بالبحث عن المكان المناسب لوضع البيض يعد هبوطها على النبات لا تتأثر فقط بالمكونات الكيميائية لسطح النبات الخارجي ولكنها تتأثر ايضاً بالمركبات التي تتركها الحشرات التي سبق وان زارت النبات. إن إناث العديد من الفراشات والخنافس وأنواع الذباب تفرز مواد عند وضع البيض تثبط وضع البيض من قبل إناث نفس النوع التي تزور نفس النبات لاحقاً لوضع البيض [83 و183]. هذه المواد عرفت فيما بعد بفيرمونات تأشير العائل Host Marking Phermones أو الـ Epideictic Phermones وقد وجد أن التركيب الكيميائي لهذه المركبات يختلف كثيراً. إن تأشير العائل هي ظاهرة معروفة جيداً وعلى سبيل المثال فإن العديد من ذباب الفاكهة ومنها ذباب ثمار الكرز *Rhagoletis cerasi* تجر أو تسحب آلة وضع البيض على سطح ثمرة الكرز بعد ان تكون قد غرزت بيضة تحت غلاف أو جلد الثمرة وخلال عملية سحب آلة وضع البيض على سطح الثمرة فإنها تضع مادة التأشير على سطح الثمرة وعندما تحط أنثى ثانية على نفس الثمرة فإنها تستلم الإشارة التي تقول لها ان الثمرة مشغولة لتطير وتبحث عن ثمرة خالية. إن عملية استلام فيرمون التأشير يتم عن طريق المستقبلات الكيميائية على الرسغ. كما تم البحث عن مركبات مصنعة مشابهة على مستوى أعضاء الحس مما يشير إلى ان فيرمونات التأشير تنبه مستقبلات متخصصة. ففي حالة فراشتي اللهانة *Pieris brassicae* و*P.rapae* وجد أن المحلول المستخدم في غسل البيض ادى إلى منع وضع البيض بقوة، مما يشير إلى مركبات التأشير الكيميائية تتسبب في تجنب الحشرات للنبات [174]. إن بعض القلويدات من الـ Avenanthramide تم عزلها من مغسول البيض اظهر تأثيراً واضحاً وكان مسؤولاً عن نشاط المغسول الخام في منع وضع البيض. هذه المركبات وجدت فقط في مغسول بيض الجنس *Pieris* [22]. إن فراشات الـ *Pieris* لا تظهر سلوك سحب الة وضع البيض بعد وضع البيض على السطح السفلي للورقة. وإن الأوراق الحاملة لكتل البيض يتم تجنبها وعدم وضع البيض عليها بعد ان تهبط الأنثى على السطح

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

العلوي للأوراق [23]. كما وجد ان اخذ اجزاء Fraction من مستخلصات سطح الأوراق الحاملة للبيض، هذه الأجزاء من المستخلصات عملت ايضاً على منع وضع البيض الا أنها لم تكن تحوي على القلويدات التي تفرزها الحشرة أثناء وضع البيض [23]. وعلى النقيض مما لاحظناه في ذبابة الكرز حيث أن مادة التأشير تنتج من قبل الذبابة بمفردها، فإنه في فراشات الـ *Pieris* هناك دور للنبات حيث ان ملامسة بيض الـ *Pieris* للنبات يحدث تغير في كيمياء سطح النبات مما يؤدي إلى إنتاج مركبات تعمل كمبنهات لوضع البيض لإناث الـ *Pieris* هذه المركبات لازالت غير مشخصة لحد الان. دراسات اخرى اوضحت ان عملية وضع البيض من قبل حشرات أخرى أدى إلى استحثاث استجابات كيمونباتية في العوائل النباتية والتي تؤثر في سلوك وضع بيض المتطفلات [82].

هناك العديد من المراجع الحديثة التي تتطرق لموضوع سلوك وكيمياء علم البيئة للفيرمونات المانعة لوضع البيض بشكل عميق.

قبول النبات، الموازنة بين التنبيه والمنع

Plant acceptability: a balance between stimulation and deterrency

أن التأشيرات المنبهة والمثبطة لمركبات النبات الأولية والثانوية في سوك الحشرات العاشبة في انتخاب العائل النباتي ما هي في الحقيقة الا عملية موازنة بين المنبهات والمثبطات وان صنع قرار قبول العائل أو رفضه يعتمد على ناتج تلك الموازنة. ان عملية الرفض أو القبول تتم بدرجات متباينة من خلال عملية التفضيل عن طريق الاختبار [11 و51 و128]. وعند النظر في المجاميع المختلفة من التخصص على العائل النباتي فإن نموذج الموازنة يعتبر فرضية مفيدة في فهم سلوك انتخاب العائل في المجاميع الثلاثة من الحشرات العاشبة وكما يأتي:-

1-) في مجموعة العاشبات متعددة العوائل الغذائية Polyphagous فإن العديد من مركبات الايض الأولية كافية لتنبيه التغذية على العديد من الأنواع النباتية، وأن النباتات المرفوضة من قبل حشرات هذه المجموعة تنتج مواد مانعة للتغذية بنوعيات وكميات كافية لتثبيط عملية التنبيه.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

2-) في الأنواع الحشرية قليلة العوائل الغذائية Oligophagous هذه المجموعة لا تمتلك منبه نموذجي Token Stimuli لمرتبة تقسيمية معينة لتمييز العائل النباتي لحد ألان.

3-) مجوعة الأنواع الحشرية وحيدة وقليلة العوائل الغذائية التي تحتاج إلى منبه نموذجي للوصول إلى العائل وقبوله (الجدول 7-4) وان الإشارة المنبهة لأنواع هذه المجموعة تكون عبارة عن مركب ايض ثانوي متخصص لمرتبة تقسيمية محددة يتم استخلاصها في الغالب بواسطة مستقبلات ذوق متخصصة.

مما سبق يتبين ان آليات انتخاب العائل النباتي المستخدمة في المجاميع الثلاثة السابقة هي مسالة تدرج أكثر منها مسالة محددة ففي المجموعة الثالثة نجد ان ارتباط أنواعها بنباتات مرتبة تقسيمية محددة ناتج عن وجود أعضاء حس متخصصة في حشرات هذه المجموعة وهنا ينبغي ملاحظة ان الموازنة بين الكيميائيات المثبطة والمنبهة تتم من خلال قيام مثبطات التغذية بالعمل ضد منبهات التغذية إلى درجة ما وفوق مستوى معين من التثبيط لن يكون هناك أي فعل أو تأثير لمنبه التغذية كما لاحظنا بطريقة اختبار الـ Sandwitch حيث ان أقراص الورقة لم تعادل تأثير مانعات التغذية.

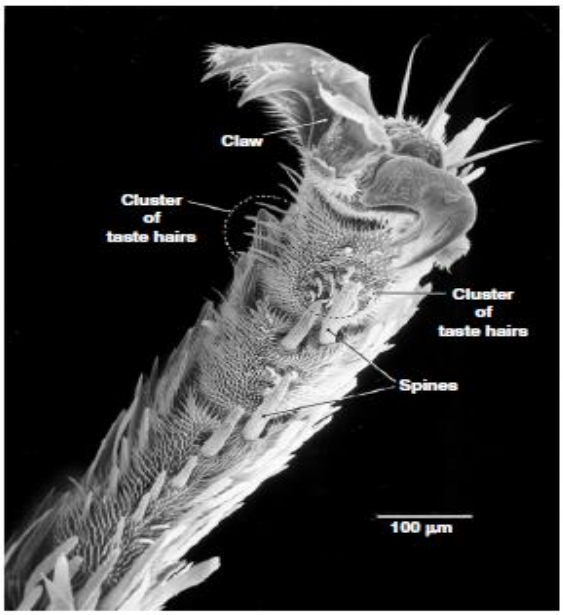
أسس التحسس الكيميائي بالملامسة في سلوك العائل انتخاب النباتي

Contact chemosensory basis of host-plant seletion behavour

أولاً) المستقبلات الكيميائية اللمسية:- إن الاستجابات السلوكية للمركبات النباتية التي تم شرحها سابقاً تعتمد على تعقب هذه المركبات بواسطة أعصاب التذوق، وكما هو الحال في الخلايا الشمية، فإن أجسام خلايا التذوق تقع تماماً أسفل الكيوتكل ثم ترسل تفرعاتها الشجيرية إلى داخل مخروط الشعرة أو عضو الحس الشبيه بالحلمة التي تمتلك ثقب في قمته (الشكل 6-14). إن أعضاء الذوق تقع في تجويف ما قبل الفم عادة (مثال ذلك أعضاء فوق البلعوم) كما تقع على أجزاء الفم والرسغ وآلة وضع البيض وقرون الاستشعار (الشكل 7-8). إن الزوائد المجهزة بأعضاء الحس غالباً ما

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

تتحرك بطريقة ما تمكن أعضاء الحس من ملامسة سطح النبات أو محتويات خلايا النبات أثناء تقييم سلوك الملامسة.



الشكل (7-8): صورة بالمجهر الالكتروني الماسح للجهة البطنية للعقلتين الطرفيتين لرسغ الرجل الأولى لأنثى فراشة اللهانة *Pieris rapae* حيث يلاحظ مجاميع وشعيرات الحس الكيميائية الواقعة بالقرب من أشواك أكبر غير مزودة بالأعصاب (عن Stadler و Wadenswil سويسرا).

إن عدد المستقبلات الكيميائية اللمسية تختلف بشكل واضح بين الأنواع الحشرية وبين أطوار النوع الواحد، ففي الحشرات كاملة التحول خاصة اليرقات تمتلك عدد قليل مقارنة بالحشرات الكاملة[34]. في نطاطات الحشائش لوحظ ان عدد المستقبلات الكيميائية اللمسية يميل للانخفاض في المتغذيات المتخصصة من نطاطات الحشائش [37]. إن النطاطات من عائلة Acrididae وحيدة العائل الغذائي والتي يحوي عائلها صفات مانعة لتغذية العاشبات الأخرى تمتلك عدد قليل جداً من المستقبلات الكيميائية اللمسية [24]. في جميع الحالات وجد ان هناك 3–5 أعصاب تذوق ترتبط بأعضاء الحس فيما تحتوي معظم أعضاء الحس ايضاً على أعصاب مستقبلة للحركة والشد Mechanoreceptor.

ثانياً) التشفير الذوقي Gustatory coding:- إن المستقبلات الذوقية في الحشرات هي كالمستقبلات الشمية (انظر الفصل السادس) حيث تقوم بتشفير المعقد الكيميائي لمركبات النبات عن طريق نقلها في قطار هو عبارة عن مجموعة من جهود الفعل Action Potential تظهر بشكل قمم أو شوكات (Spikes)، حيث تنقل

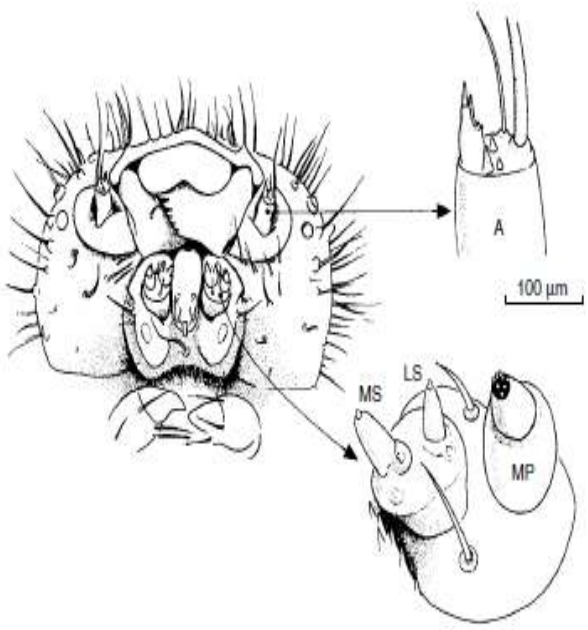
المعلومات بشكل إشارات كهربائية يحملها العصب الناقل. إن عدد جهود الفعل لوحدة الزمن والتفاصيل المؤقتة لقطار أو سلسلة الشوكات Spikes مثل توزيع الفترات بين الشوكات تحوي معلومات بشكل مستمر تنقل من دون قطع أو اعتراض من مناطق الشبك العصبي Synapse إلى محطة التحويل الأولى والواقعة في تحت المريء أو في العقدة العصبية للصدر. وفي حالة المستقبلات الذوقية الموجودة على الرجل [104 و134 و170]. فإن العقدة العصبية تحت المريئية تحتضن الأعصاب المحركة للعضلات الفكية التي تسيطر على نشاط التغذية [25]. إن المنبه المعقد مثل عصارات النبات غالباً ما تثير سلسلة من الإشارات في العديد من الخلايا المبطنة لنفس العضو الحسي أو أعضاء حسية مختلفة في نفس اللحظة وان محاور هذه الخلايا تكون مغطاة أو منغمدة في العقدة العصبية للعقلة التي يوجد فيها العضو الحسي. هنا يحدث التكامل عن طريق الدمج مع المعلومات الأخرى الواردة من المستقبلات المحيطية مثل المستقبلات الميكانيكية أو عن طريق المستقبلات الداخلية وايضاً مع ما يرد من معلومات من الأجزاء الأخرى للمخ. بعد حدوث التكامل فإن التغذية الحشرية قد تحدث أو لا تحدث. ان عامل التعقيد هنا إن الرسالة الحسية المنقولة إلى المخ ليس لها معنى ثابت حيث انها تختلف تبعاً لعمر الحشرة والوقت من اليوم والحالة الفسلجية ومعايير أخرى حيوية أو غير حيوية [27] مقارنة بالعملية المركزية للمعلومات الشمية (انظر الفصل السادس) ان المعلومات المتوفرة حول التكامل المركزي للمعلومات الخاصة بالتحسس الكيميائي بالملامسة هي اقل مما توفر في مجال أعضاء الشم وذلك بغض النظر عن دور التحسس الكيميائي اللمسي في انتخاب العائل النباتي [170]. بينما المعلومات الشمية تنقل بواسطة المستقبلات الموجودة على قرون الاستشعار وأجزاء القم ثم تلتقي أو تتجمع في الكبيبة العصبية (كتلة عصبية توجد في المخ الثاني). بينما المعلومات القادمة من المستقبلات الذوقية المنتشرة بشكل واسع لا تلتقي أو تتجمع في موقع محدد في الجهاز العصبي المركزي. إن الطريقة الوحيدة للتوصل إلى الشفرة الحسية يمكن ان تتم عن طريق تحليل العلاقات بين المدخلات والمخرجات Input –Output. إن المدخلات Input (قطار أو سلسلة جهود الفعل).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

يمكن قياسها عن طريق الفسلجة الكهربائية Elctrophysiologcally وذلك بتنبيه عضو الذوق مشخص ثم قياس سلوكه (المخرجات، Output) كمياً على أساس الكميات الحقيقية المستهلكة من الغذاء أو درجة تفضيل أنواع مختلفة من الغذاء أو درجة تفضيل بيئات وضع البيض. وعلى أساس الارتباطات بين المدخلات والمخرجات فإنه يمكن الاستدلال على أسس التشفير. في مثل هذه الدراسات فإن عضو الحس Sensillum وليس الخلايا الحسية المشخصة هي التي تأخذ أو تعتبر كوحدة عصب فسلجية (Neurophysiologcal unite) للاستجابة [50 و57]. إن معظم المعلومات المتوفرة في هذا المجال جاءت من اليرقات التي أظهرت اختلافاً واضحاً في تخصصها الذوقي والموجودة حتى بين يرقات الأنواع المتقاربة [150]. نظرياً ليس هناك حاجة لمعرفة هذه التخصصات بالتفصيل لاشتقاق الشفرات الذوقية [53].

ثالثاً) اليرقات كنماذج لأسس التشفير Caterpillars as models for coding principles:- إن يرقات العديد من الأنواع الحشرية هي متغذيات متخصصة وهي نماذج مفضلة في الدراسات السلوكية وتشفير أعضاء الحس وذلك لان العديد من الأنواع وجد في دراسات الحذف الغذائي إنها تحتاج فقط إلى شعرتين من شعرات الفكوك السفلية وكل شعرة مزودة بأربعة خلايا ذوقية وذلك لتحقيق التكامل في سلوكها لتمييز العائل النباتي (الشكل 7-9). إن أعصاب التذوق الثمانية تمثل بحدود 10% من مجموع أعضاء الحس الكيميائية [190]. إن واحد من الأسئلة الرئيسة حول تشفير أعضاء الحس الكيميائية هو فيما إذا كانت الاختلافات الموجودة بين الشفرات أو الرموز للقرارات التي تم اتخاذها خلال سلوك قبول أو رفض العائل هي رموز متضررة ام لا. في دراسة لـ Dethiers حول سبعة أنواع يرقية متخصصة، أدت بالباحث إلى القول بأنه ليس هناك اختلاف على العموم بين أشكال أعضاء الحس الخاصة بقبول العائل وتلك الخاصة برفضه [48] هذا الاستنتاج جعل الباحث يقترح ان الجهاز العصبي يستند في قراراته الخاصة بمخرجات سلوكه على مزج مدخلاته القادمة من عدد من أعصاب الذوق وذلك بقراءة ما يرده عبر جميع المحاور العصبية الواردة،

هذه الفكرة أو المقترح تم وضعها في نظرية طبقت على الفقريات في مجال تشفير حاسة الذوق وسميت بفرضية عبر – الليفة Across Fibre.



الشكل (7-9): مخطط لرأس يرقة (منظر من الأسفل) مع تكبير لقرن الاستشعار (A) والفكوك السفلية (MP) والملمس الفكي LS وMS عضو الحس Styloconica الجانبية والوسطية.

في دراسة مبكرة حول مدى حساسية أعصاب التذوق في الفكوك السفلية ليرقات سبعة أنواع حشرية تم تحديد صفاتها لدرجة محدودة وكذلك الحال بالنسبة لأعصاب الذوق المتخصصة [54] ففي يرقات الأنواع القليلة العوائل الغذائية مثل *Manduca sexta* والأنواع متعددة العوائل الغذائية مثل الأنواع التابعة لجنس *Spodoptera* و*Helicoverpa* وجد ان نسبة الانفعال أو التهيج بين عضو الحس Styloconica الموجود على جانب ووسط الفكوك السفلية ارتبطت مع قبول العائل الغذائي [188 و194] ففي يرقات الـ *Manduca sexcta* أن نموذج الرسالة أو الشفرة التي تمر عبر المحور العصبي Across–Fiber هو الأسلوب المقترح لألية عمل التشفير [53 و158]. وعند عدم توفر المعرفة التفصيلية الدقيقة حول تخصص خلايا التذوق. فان دمج المدخلات القادمة من عضوي الـ Styoconica اللذان يحددان بدقة سلوك تشفير التفضيل في يرقات الـ *Manduca sexcta* لثلاثة أنواع نباتية من العائلة الباذنجانية أظهرت ان اليرقات اعتمدت الأسلوب أو الشكل المؤقت في التشفير Temporal

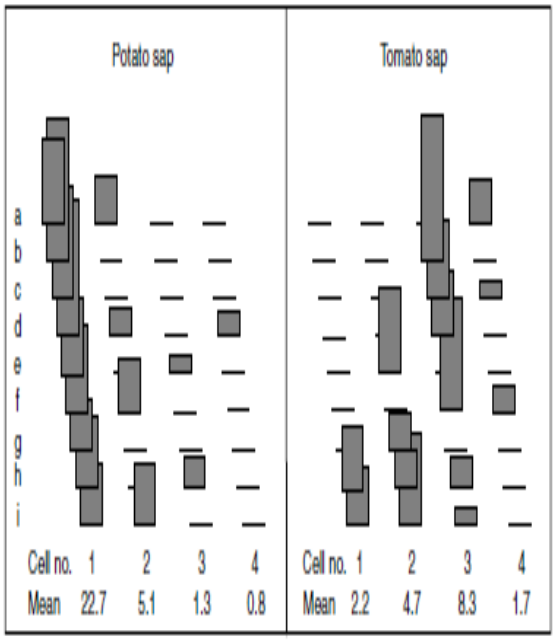
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

pattering كأساس ثاني في التشفير والذي يتراكب مع شكل عبر الليفة – Across fiber Pattering. مما سبق يتبين ان عملية التشفير تتم وفق نموذجين هما نموذج عبر الليفة أو المحور العصبي والنموذج الثاني هو النموذج المؤقت. ان نتيجة الاختلاف في نسب تكيف الخلايا الذوقية فإن نسب التهيج أو الانفعال Firing عبر الخلايا الذوقية المختلفة تتغير مع الوقت، لذلك فإن من المهم بين الاستجابات السلوكية في وقت حدوثها في العضو الحسي المستجيب [151]. إن معرفة نسبة الإشارة في معظم الأبحاث التي أنجزت في مجال فسلجة أعضاء الحس الكيميائية وسلوك اليرقات في تمييز عوائلها النباتية أجريت على أعصاب التذوق الثمانية الواقعة على جاليا الفك السفلي Maxillary Galea. علماً ان هناك أعضاء تذوق إضافية توجد في تجويف ما قبل الفم. إن العديد من أنواع اليرقات تمتلك زوج من اللوحات الحسية Placoid Senslla على سطح فوق البلعوم للشفة العليا. ولهذه اللوحات الحسية ثلاثة أعصاب مستقبلة كيميائية قد تشترك في عملية الاستجابات الخاصة بالبلع Swallwing [182]. إن البالغات ويرقات خنفساء كولورادو البطاطا تمتلك هي الأخرى لوحات حسية فوق بلعومية [127 و131] فيما تمتلك حشرات الـ Acridids عدة مجاميع من أعضاء الحس الكيميائية فوق البلعومية لجهة الشفة العليا وأخرى تحت بلعومية [34].

دراسات حديثة اقترحت ان المدخلات القادمة من أعضاء الحس الكيميائية الموجودة على البلعوم وقرون الاستشعار والملامس الفكية تشترك في عملية تمييز العائل الغذائي [40 و69 و130]. إن الحشرات الكاملة تمتلك أعضاء حس وأعصاب تذوق على زوائدها أكثر من اليرقات [34] وأكثر ما يتضح ذلك في الحشرات الكاملة من حرشفية وغمدية الأجنحة حيث يبلغ التباين فيما بين اليرقات والكاملات عشرة أضعاف من حيث عدد أعضاء الحس. هذه الزيادة في المستقبلات في البالغات يرجع إلى المهمات السلوكية المعقدة للحشرات الكاملة، وذلك لان الحشرة الكاملة تمثل الطور الذي يقوم بعملية الانتشار وعملية البحث عن الغذاء وشريكه في التزاوج، فضلاً عن قيام الإناث بالبحث عن أماكن وضع البيض فيما تبحث اليرقات فقط عن الغذاء

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الضروري والمناسب لها. من الناحية التقنية فإن التعامل مع عدد كبير من المستقبلات ادى إلى زيادة المحاولات الناجحة التي أنجزت في مجال تحليل عملية تشفير التفضيل الغذائي في كاملات الخنافس (76 و136) والعث (16) وذلك عن طريق تسجيل الاستجابات من عينة محددة من أعضاء الحس الموجودة على جاليا Galea خنافس كولورادو البطاطا، وقد تبين ان عصارات الأنواع النباتية الثلاثة أظهرت استجابات أكثر في أعصاب التذوق مقارنة بعصارة النباتات غير العائلة لخنفساء كولورادو البطاطا أن تفضيل الحشرة بين العوائل النباتية من العائلة الباذنجانية من المحتمل أنها تتم عبر رسائل عصبية مشفرة وفق نموذج ما يعرف عبر الليفة العصبية Across – Fiber، ومع ذلك فان هناك اشارات ايضاً عن استخدام الحشرات لما يعرف بـ تشفير الخط المؤشر Labelled – Line Coding (الشكل 7-10).



الشكل (7-10): نموذج عبر–الليفة Across-Fiber لتسعة أفراد من خنافس كولورادو البطاطا (i-a) بالاستجابة لعصارات أوراق نبات البطاطا والطماطة. ان مستويات الأنشطة في أربعة خلايا لعضو التذوق على جاليا Galea الكاملات ممثلة بالشكل على شكل أعمدة (ان متوسط القيم التسعة موضحة أسفل الشكل) ان الاختلافات الرئيسة بين الاستجابات للبطاطا والطماطة. إذ أن الخلية الأولى أظهرت نشاط منخفض أولا نشاط، فيما أظهرت الخلية 2 و3 نشاط عالي استجابة لعصارة نبات الطماطة، والتي وفرت الأساس لسلوك التمييز بين النباتين (عن Haley و Mitchell، 1991) (76).

مستقبلات المنبهات النموذجية Token stimulus recepters

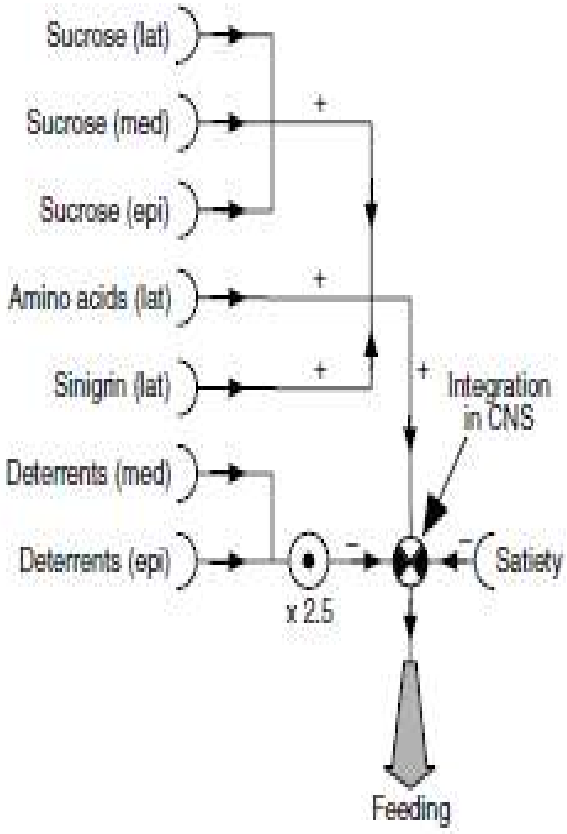
إن من الإحداث المهمة في دراسة أسس التحسس الكيميائي في التخصص على العائل النباتي هو اكتشاف أعصاب التذوق الحساسة جداً لمركبات النبات الثانوية في يرقات الفراشة البيضاء الكبيرة *Pieris brassicae* المتخصصة على نباتات العائلة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الصليبية [176] إن خلايا التذوق العصبية هذه وجدت في عضو الحس من نوع الـ Styloconica الموجودة على جاليا كل فك سفلي ويستجيب هذا العضو لعدد من مركبات الـ Glucosinolates المميزة لنباتات العائلة الصليبية. إن اقل مستوى من النشاط في عضوي الـ Stylocnia مطلوب لتأشير قبول المادة النباتية وان أي خلية استقبال كيميائية يمكن ان تسمى على انها خط مؤشر Labelled line أي انه المحور العصبي الذي تنتقل خلاله المعلومات إلى المخ والتي ترتبط كمياً مع شدة الاستجابة السلوكية. ان تأثير هذه المستقبلات الخطية Labelled Line Type receptors للمنبه النموذجي يمكن معادلتها بواسطة المركبات المانعة مثل القلويدات والأحماض الفينولية والتي يتم استقبالها بواسطة مستقبلات المانعات Deterrent receptor [186 و224] ان نموذجا لمنبه بسيط يظهر في الشكل (7-11) ولكننا لا نعرف ان كان هذا النموذج يصمد امام منبه معقد في الطبيعية مثل عصارات النبات [120]، مع ذلك فان هناك المزيد من الأمثلة التي وجدت فيها أعصاب التذوق ذات الحساسية المتخصصة لمجموعة من مركبات النبات وجدت فيها أعصاب التذوق ذات الحساسية المتخصصة لمجموعة من مركبات النبات الثانوية. ان مثل هذه الخلايا الحسية الكيميائية تكون مثالية للحشرات العاشبة المتخصصة ولم يوثق وجودها في المجاميع الحيوانية الأخرى مثل الفقريات، وان جهاز التذوق تم دراسته بشكل جيد. إن درجة التخصص على العائل النباتي التي وجدت في الحشرات العاشبة لا تعادلها تلك الموجودة في المجاميع الحيوانية الأخرى ومنها الفقريات. في العديد من الأنواع الحشرية وحيدة وقليلة العوائل الغذائية وجد انها تتمكن من تمييز المنبه النموذجي Token Stimuli من خلال العمل المشترك بين مركبات النبات الكيميائية وسلوك الحشرة في البحث عن العائل، وان التحليل الفسلجي الكهربائي اظهر وجود عصب مستقل مناظر للمنبه النموذجي. ان تنبيه هذه الأعصاب يعطي إشارة للمخ لقبول الغذاء أو قبول مكان وضع البيض. في جميع الحالات السابقة الموثقة لوحظ ان الخلايا المتخصصة تتعقب الكيميائيات المنبهة. هذه الحالة وجدت ايضاً في أعصاب التذوق الموجودة على الفكوك السفلية الموجودة في اليرقات متعددة العوائل الغذائية

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

للحشرة *acrea Estimene* والتي أظهرت استجابة شديدة للـ Pyrrolizidine القلويدية والتي تستخدمها اليرقات بعد عزلها أو حجزها للأغراض الدفاعية وفي إنتاج الفيرمونات [19].



الشكل(7-11): مخطط يمثل كيف ان المدخلات (Input) القادمة من المستقبلات الكيميائية المختلفة لأجزاء الفم يجب ان تتكامل في الجهاز العصبي المركزي (CNS) لتنظيم عملية التغذية في يرقات الـ*Pieris brassicae*.إن النبضات القادمة من السكروزوالأحماض الامينية ومركبات الـ Glucosinolate من الخلايا الجانبية (.Lat) والوسطية (.Med) لعضو الحس Styloconica الموجود على الجاليا وتك الموجودة فوق البلعوم (.Epi) يكون لها تأثير ايجابي (+) وتميل إلى تنبيه التغذية فيما تعمل المدخلات القادمة من الخلايا المانعة إلى التأثيرسلبياً (-) وتميل إلى تثبيط التغذية، وعند الشبع التام فإنه يتم ايضاً تثبيط التغذية عندما تمتلئ المعدة بالطعام. إن التغذية أو عدم التغذية يعتمد على النسبة الحسابية بين سلبية وايجابية المدخلات (مثال ذلك تكرار النبضات العصبية) (عن Schoonhoven، 1987) [182].

من الضروري ملاحظة ان كلا من نموذج عبر – الليفة Across – fiber ونموذج الخط المؤشر Labelled–Line لم يعملا بشكل متبادل مع بعض، وان بالإمكان دمج النموذجين أو النظريتين في نموذج واحد وذلك لان نموذج عبر – الليفة (هو عبارة عن عدة خلايا عصبية متداخلة وذات مدى حساسية مختلفة) يشتركان في تشفير منبه معقد مثل العصارات النباتية، بينما نجد ان نموذج الخط المؤشر Labelled – Line يمتاز بان خلاياه العصبية يكون فيها مدى الحساسية قليل أو ضيق وبذلك يكون تأثيرها أكثر تفوقاً وبذلك فهي تلعب دوراً حاسماً في القرارات السلوكية، كذلك فان خلايا المستقبلات المانعة قد تلعب هي الأخرى دوراً في عملية اتخاذ قرار قبول العائل أو رفضه.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

خامساً) مستقبلات السكر والحامض الاميني، متعقبات للغذاء Sugar and amino acid receptors: detectors of nutrients:- سبق وان أوضحنا الأهمية العامة لمركبات الايض الأولية كمنبهات للتغذية في اليرقات، وان بعض أعصاب التذوق تكون حساسة لمركبات ايض النبات الأولية (السكريات مثلاً) حيث تعمل على تنبيه عملية التغذية والتي تكون متخصصة. حيث قد تثار أو تنبه فقط بواسطة مدى ضيق من السكريات ولكنها لا تثار أو تنبه بواسطة الأحماض الامينية أو بواسطة مركبات لنبات الثانوية [190] في يرقات الجنس *Piries* التي تمتلك ثمانية أعصاب للتذوق في أعضاء الحس Styloconica الموجودة على الفكوك السفلية إذ ان خليتين فيها محبة للسكر Sugar-Best وتكون متداخلة ولها مدى مختلف من الحساسية [114]. إن تنبيه هذه الخلايا يكون ضرورياً لحث نسب التغذية الكافية. ان أعصاب التذوق الحساسة للحامض الاميني وجدت في العديد من الأنواع الحشرية (الجدول 7-7). في بعض الأحيان وجد ان استقبال السكريات والأحماض الامينية يحدث عبر نفس الخلية ففي الحشرة الكاملة لخنفساء كولرودو البطاطا وجد ان أعصاب التذوق في الفكوك السفلية كانت حساسة للسكريات فضلاً عن استجابتها لنوعين من الأحماض الامينية هما Gama –amino Butyric Acid (GABA) وحامض Alanine والذي يعرف عنهما انهما ينبهان التغذية [133]. والأكثر من ذلك فإنه وجد في يرقات خنفساء السلجم *Entomoscelis americana* ان الخلية المحبة للسكروز تستجيب لبعض السكريات مثال ذلك السكروز والمالتوز كما تستجيب كذلك لبعض الأحماض الامينية [132] بينما في الحشرة البالغة يبدو ان هذه الخلية لا تستجيب للأحماض الامينية[212] إن من الواضح ان مدى حساسية أعصاب التذوق تختلف بين الأنواع الحشرية المختلفة وكذلك بين اطوار نفس النوع الحشري و إن من أكثر الخلايا المحبة للسكر والتي درست بشكل واسع هي تلك الموجودة على خرطوم العديد من الحشرات الكاملة لرتبة ذات الجناحين من عائلة Sarcophagidae. هذه الخلايا حساسة بشكل عام للسكريات والأحماض الامينية وذلك بالرغم من وجود مواقع استقبال منفصلة معروفة [141] وبالمقابل فإن العديد وليس جميع حرشفية الأجنحة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

تستخدم خلايا عصبية منفصلة للتوسط حول المعلومات الخاصة بوجود السكريات والأحماض الامينية [190 و227].

الجدول (7-7): مدى حساسية مستقبلات الحامض الاميني ليرقات 12 نوع من حرشفية الأجنحة ويرقة وكاملة واحدة من غمدية الأجنحة.

Beetles		Caterpillars												
E.a	**L.d**	**G.g. L/M**	**C.f. yL**	**A.o. L**	**C.e. L**	**L.d. L**	**P.p. L**	**D.p. L**	**E.a. M**	**E.a. M**	**H.z. L**	**P. Lr.**	**P.b. L**	
132	135	13	153	179	54	54	54	54	54	54	54	54, 227	177, 227	**Reference**
++	++	++	O		++	-	-	-	+	O	O	O	O	**Arginine***
+		+++	+	+		O	O		O	O	O	+	+++	**Histidine***
+	+	O		++		+	O	O	O	O	O	++	++	**Isoleucine***
+	+	++	+	+++		O	O	O	O	+	++	+++	++	**Leucine***
		++												**Lysine***
++		+	++	++	-	+	O	++	o	+	++	+++	++	**Methionine***
+	+	+	+	o		o	O	o	o	++	o	+	+++	**Phenylalanine***
+	+	+	+		o		++	++	o	+	o	o	+	**Threonine***
+		o		+		o	+	o	o	+	o	+	++	**Tryptophan***
	+	+	+	++		o	o	++	++	+	-	++	++	**Valine***
++ +	+++	+	+		-	o	o	++	+++	+++	o	++	++	**Alanine**
		+++										++	++	**Asparagine**
++		+	+		++	o	o	o	+	o	o	o	o	**Aspartic acid**
		+	+		++	o	-		o	++		o	+	**Cysteine**
		+	+		+	o	o	+	+	o	++			**Cystine**
+	+++	+										++	++	**GABA**
++		++	+		o	o	-	o	++	++	o	o	o	**GABA**
++	+	+	+			o	-	o	-	++	o	o	+	**Glycine**
++	++	+	o		++	o	o	+++	++	++	o	++	++	**Proline**
++	++	+++	+			o	++	+++	o	+++	o	++	++	**Serine**
		o	+			o	o	o	o	+	+	o	o	**Tyrosine**

+++, Strong reaction;**++** , medium reaction ;**+** , mild reaction; **o**, no reaction; –, inhibition compared with control; **L/M**, Lateral/medial sensillum styloconicum; **GABA**, gamma-aminobutyric acid. **P.b**., *Pieris brassicae*; **P.r**., *Pieris rapae*; **H.z.**, *Helicoverpa zea*; **E.a**., *Ecrisia acrea*; **M.a**., *Malacosoma americana*; **D.p**., *Danaus plexippus*; **P.p**., *Papilio polyxenes*; **L.d**., *Lymantria dispar*; **C.e**., *Calpodes ethlius*, **A.o**., *Adoxophyes orana*; **C.f.,** *Choristoneura fumiferana*; **G.g**., *Grammia geneura*; **L.d**., *Leptinotarsa decemlineata*; **E.a**., *Entomoscelis americana.*

***** Essential amino acids.

y

Different compounds were tested at different concentrations

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

مجموعة أخرى من الخلايا العصبية التي تستجيب للمركبات العامة هي الخلايا المحبة للـ Inositol. هذه الخلايا وجدت في يرقات العديد من الأنواع الحشرية وهي حساسة للسكريات الكحولية مثل الـ Inositol وتعمل على تنبيه التغذية [190].إن من المحير هو لماذا معظم اليرقات التي تم فحصها كانت تحوي على واحد أو اثنين من الأعصاب الثمانية المستقبلة للمركبات الكيميائية على الفكوك السفلية قد تخصصت لاستقبال الـ Inositol، هذه الخلايا الحساسة للـ Inositol تكون نسبتها عالية بالنسبة لعدد أعصاب الحس الكيميائية مما يشير إلى ان الـ Inositol قد يعمل كدليل عام على نوعية النبات مثل العمر والمحتوى البروتيني للنبات [143]. في الأنواع التابعة للجنس *Yponomeuta* من حرشفية الأجنحة وجدت أعصاب تذوق مختلفة حساسة لكل من الـ Dulcitol و Sorbitol واللذان يشكلان منبهات غذائية قوية لليرقات وقد وجد ان معاملة نبات غير عائل من العائلة الوردية ليرقات الـ *Yponomeuta cagnagellus* المتخصصة بمادة الـ Dulcitol أدى باليرقة إلى قبول النبات والتغذية عليه كعائل [155].

سادساً) مستقبلات المانعات: أعصاب التذوق العامة Deterrent receptors generalist taste neurons:- تم في العديد من أنواع اليرقات تشخيص واحد أو أكثر من أعصاب التذوق والتي تستجيب لمركبات النبات الثانوية الموجودة في النباتات غير العائلة للحشرات. هذه الخلايا العصبية تسمى بمستقبلات المانعات، إذ ان معاملة النبات العائل بالمركبات المانعة عملت على اثارة هذه الخلايا ورفض النبات من قبل الحشرة [191] هذه المستقبلات للمركبات المانعة تعد من أعصاب التذوق العامة الحساسة لمدى واسع من المركبات الكيميائية التي تعود لمجاميع كيميائية متباينة. وان كلمة عامة Generalist لا تعني انها تستجيب لكل شيء مثل السكريات ولكنها تستجيب لكل مركبات النبات الثانوية. ان يرقات الانواع المختلفة التي تمتلك مستقبلات المانعات تظهر حساسية مختلفة لمركبات النبات الثانوية [181 و190]. إن السؤال ألان هو كيف يمكن لمستقبلات أو خلايا المانعات من ان تظهر هذا المدى الواسع من الحساسية؟ ان المعلومات في هذا المجال لازالت قليلة ولكن

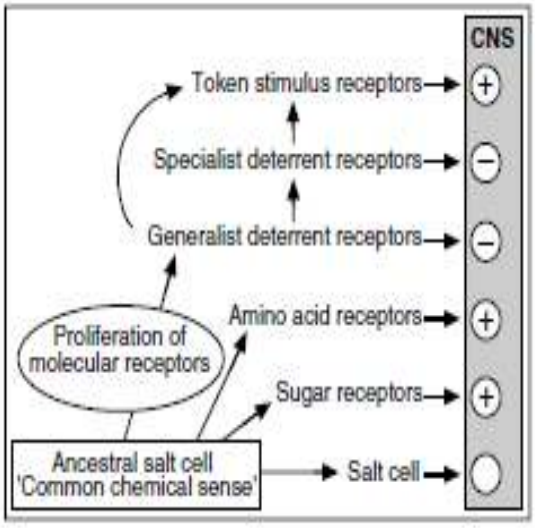
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

على أساس المعلومات المستنبطة من الفسلجة الكهربائية Electrophysiological والوراثية Genetics فإن هناك دليل يشير إلى ان هذه المستقبلات قد ضبطت لتحسس Tuned مركبات معينة مثال ذلك المركبات الفينولية أو القلويدية. إن يرقات فراشاتي اللهانة *Pieris brassicae* و*Pieris rapae* تمتلك مستقبلات مانعات عامة ومتخصصة في شعيرات التذوق الموجودة على الفكوك السفلية [224]. إن مستقبلات المانعات المتخصصة توجد على أعضاء الحس الجانبية (الشكل 7–9) وهي محبة للكاردينولات Cardenolide حيث تستقبل هذه المركبات بحساسية جيدة وان حساسية هذه المستقبلات لتلك المركبات يصل إلى الحد الحرج للاستجابة لمركبات الكاردينولات (10 –8 مول / ل). هذه المركبات تعمل كمركبات مانعة قوية من الستيرويدات Steriods. إن وجود هذه المركبات في بعض نباتات عائلة Brassicae تجعل منها نباتات غير مقبولة للحشرات. كذلك فإن نفس المستقبلات تستجيب للأحماض الفينولية والفلافونيدات Flavonoids عند التراكيز العالية. أما مستقبلات المانعات العامة الموجودة في الشعيرات الحسية الأخرى الموجودة في وسط الفكوك السفلية لليرقات فإنه يتم تنبيهها بواسطة الكاردينولات Cardenolides ولكن بتراكيز تزيد بـ1000 مرة عن التركيز الذي تستجيب له مستقبلات المانعات المتخصصة [116]. في الوقت الحاضر فإن مستقبلات المانعات الحساسة للكاردينولات المعروفة هي فقط تلك المستقبلات المتخصصة (الشكل 7–12). لقد أظهرت العديد من الدراسات الحديثة ان أعصاب أو مستقبلات المانعات في اليرقات تعمل وفق نموذج الخط المؤشر Labelled– Line. ان تغطية أو معاملة أوراق العائل المقبولة للتغذية من قبل الحشرة بالمركبات المانعة يؤدي بالحشرة إلى رفضها مقارنة بأوراق العائل غير المعاملة بالمركبات المانعة، لاحظ الشكل (7–13).

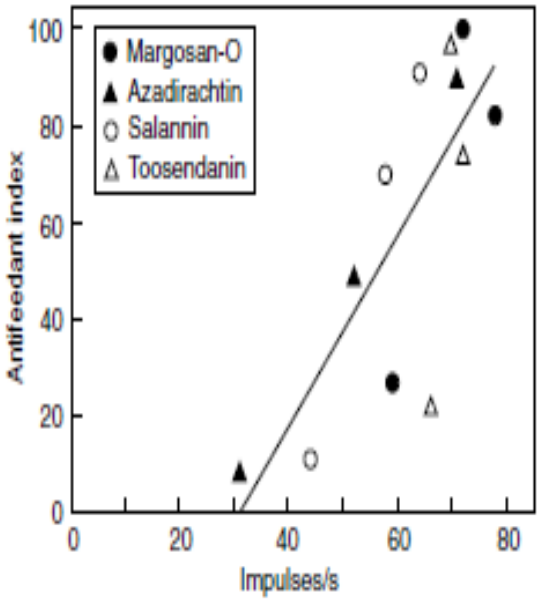
فيما سبق حاولنا شرح سلوك انتخاب الغذاء على أساس المعرفة حول مدى التنبيه الذي تظهره أعصاب الحس الكيميائية المشتركة في هذه العملية، ومما لاشك فيه فإن هذه العملية عمقت وعززت نظرتنا إلى الإشارات النباتية المسؤولة عن اتخاذ الحشرة لقرار التغذية من عدمه على نبات معين. كما ان هذه المعرفة دفعتنا إلى القول

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

بضرورة تقسيم أعصاب التذوق استناداً إلى تأثيرها في النشاط السلوكي للحشرة بدلاً من تقسيمها على أساس نوع المركبات الكيميائية المسببة لأنشطة الحشرة [13]. وعلى اساس النظرة اخيراً فإنه تم اعتبار الأعصاب الخاصة ومانعاتها من نوع الخط المؤشر Labelled – Line في جهاز التذوق.



الشكل(7-12): المسارات المفترضة لأنواع مستقبلات التذوق في العاشبات المتخصصة. الدوائر الحاوية على الإشارات الموجبة و السالبة تعبر عن استجابة الجهاز العصبي المركزي ويمثل الإثارة و التثبيط في مناطق التشابك العصبي (عن Schoonhoven و VanLoon، 2002) [190].

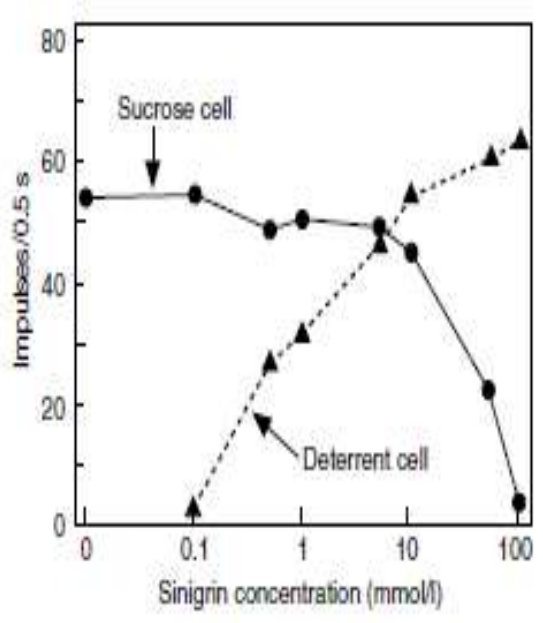


الشكل (7-13): العلاقة بين دليل مانعات التغذية (كما تم تحديدها باختيار الاختيار الثنائي) وعدد النبضات في الثانية في مستقبلات المانعات في الـ Styloconicum الوسطية ليرقات الـ *P.brassica* استجابة لثلاثة تراكيز مختلفة من الـ Margosan-O و Azadirachtin و Salanin و Toosendanin تم رسمها بمقابل دليل مانعات التغذية وقد وجد ان هناك ارتباط معنوي بين شدة استجابة مستقبلات المانعات ودليل المانعات (عن Luo، آخرون) [112].

سابعاً) التداخلات المحيطية Peripheral interaction:- من الشروحات السابقة حول مستقبلات المنبهات والمانعات برزت لدينا نماذج حول النقل المنفصل للمعلومات الخاصة بمنبهات أو محفزات التغذية ومانعاتها إلى المخ بواسطة أعصاب مستقبلة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

كيميائية مستقلة. ان الوزن اللاحق للمدخلات على مستوى الجهاز العصبي المركزي من المحتمل حدوثه تبعاً للقواعد الحسابية. هناك قواعد أو قوانين حسابية بسيطة من المحتمل اشتقاقها من تغذية يرقات حشرتي الجنس *Pieris* و*Mamestra* على بيئات صناعية [186]. كما أظهرت الدراسات الكهروفسيولوجية على يرقات أخرى وخنافس ونطاطات الحشائش وجود تداخلات في أعضاء الحس الكيميائية المحيطية والتي لا تتطابق مع الحسابات الخطية، إذ ان تقديم المخاليط الكيميائية إلى عضو الحس الكيميائي ينتج عنه استجابات في عصب واحد إلى عدة أعصاب تذوق والتي قد لا تكون متوقعة من إضافة استجابات بسيطة إلى مكون مفرد. (الشكل 7-14). إن تأثير المركبات المانعة على أعصاب التذوق الحساسة للسكر تم توثيقها بشكل جيد [35 و64 و191] الا أن الأنواع الحشرية تختلف في درجة تداخل نفس المركبات محيطياً [195]. مثال ذلك تأثير الـ Anthocyanin على الخلية العصبية المحبة للسكر في يرقات الجنس *Pieris*.



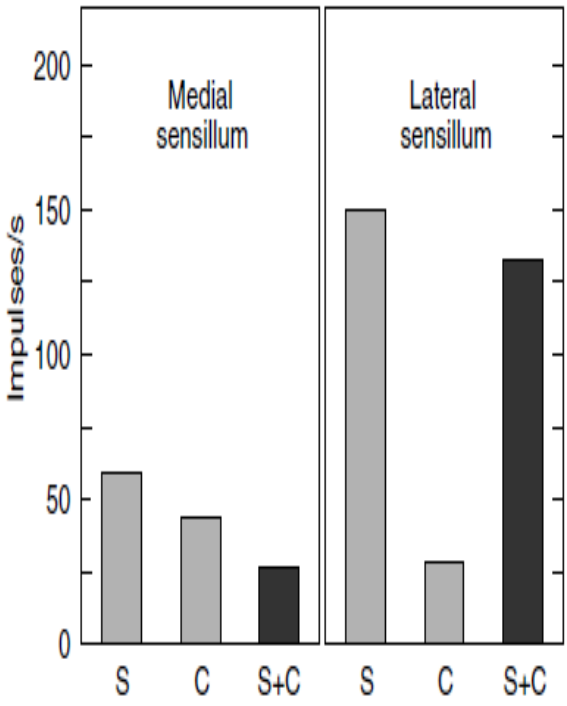
الشكل (7-14): تكرار نبضات الخلايا العصبية الحساسة للسكروز والمواد المانعة في العضو الحسي الجانبي Styloconicum ليرقة *Heliothis subflexa* عند اثارتها بـ 5 ملي / لتر من السكروز المخلوط مع تراكيز مختلفة من Singrin (عن Bernays و Chapman، 2001) [12].

إن هذا المركب الفلافونيدي Flavonoid لا يثير فقط كلا الخلايا العصبية المانعة الجانبية والوسطية الموجودة في شعيرات التذوق الموجودة على الجاليا Galea ولكنها تثبط ايضاً الخلايا العصبية الحساسة للسكروز الموجودة في خلايا الحس الكيميائية

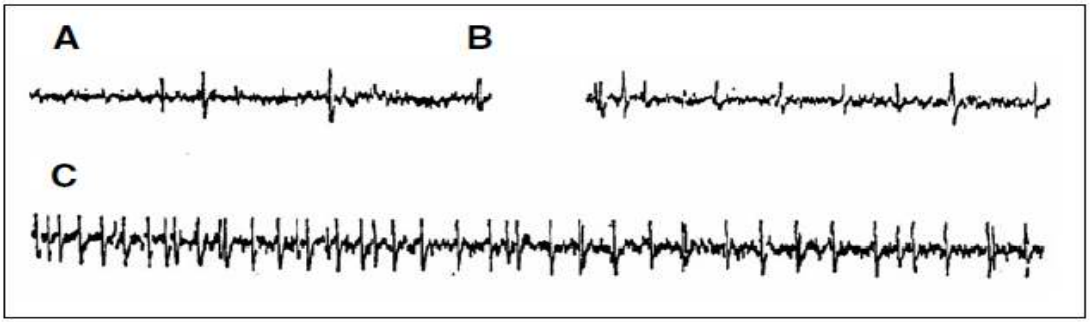
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الجانبية والوسطية (الشكل 7-15). كما يمكن التأثير عكسياً وذلك عندما يؤدي تنبيه الخلايا العصبية الحساسة للسكروز إلى تثبيط استجابة مستقبلات المانعات [193]. إن التداخلات التي تحدث على مستوى العضو الحسي ليس بالضرورة ان تكون تثبيطية كما سبق الإشارة اليه في الأمثلة السابقة، بل قد تكون هذه التداخلات من النوع المؤازر Synergistic مثال ذلك في الخلايا العصبية الحساسة للسنكرين Singrin ليرقة حشرة *Isia Isabella* متعددة العوائل الغذائية هذه الخلايا تم مؤازرتها بواسطة السكروز، حيث أدت هذه العملية إلى تنبيه الخلية العصبية المحبة للسكر فقط (الشكل 7-16) [54]. إن هذه الحالة تختلف عن الحالة التي يعمل فيها كلا المركبين على تنبيه نفس الخلية العصبية حيث يعمل مخلوطها على زيادة التفاعل مقارنة بالاستجابة أو التفاعل الذي يحدثه كل مركب لوحده، حيث تسمى هذه الحالة بالتقوية Potentiation بينما في حالة التأزر لا يكون للمادة المؤازرة تأثير عند استخدامها لوحدها، وكمثال لحالة التقوية وجد أن أعصاب التذوق في الفكوك السفلية ليرقات حشرة *Dendrolimus pini* تستجيب للعديد من الكاربوهيدرات حيث لوحظ ان تنبيه عصب التذوق بخليط من الكلوكوز و Inositol اظهر تفاعل أو استجابة قوية جداً مقارنة بالاستجابة التي أظهرها العصب عند استخدام كل مركب لوحده [152]. إن التداخلات في الأعصاب المحيطية ظهرت في أعداد متزايدة من الحالات وذلك منذ ان بدأ الاهتمام بالتأثير التنبيهي لمخاليط المركبات الثنائية أو للعصائر النباتية التي تمثل مركبات كيميائية طبيعية غير محددة ومعقدة. من الواضح ان معرفة الاستجابات للعصارات النباتية هي مسألة مهمة لمعرفة وفهم الأسس المعتمدة من قبل أعضاء الحس الكيميائية لاختيار العائل المناسب من بين عدة أنواع نباتية. ان دراسة التداخلات بين الاستجابات للمخاليط ثنائية المركبات أعطت نتائج قد لا تكون ممثلة كحالة المنبه المعتمد لعصارة الورقة النباتية.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل (7-15): التأثيرات التثبيطية للـ Cyanin Chloride الـ Anthocyanin على الاستجابات للسكر في عضوي الحس على الفك السفلي الـ Styloconica ليرقة الـ Pieris brassicae لقد تم تمثيل الاستجابات بمجموع تكرار النبضات عند تنبيهها بـ 15 ملي مول / لتر سكروز (S) و2.5 ملي مول / لتر سيانين كلورايد (C) وخليط من كلا المنبهين (S+C). ان نشاط العصب في استجابته للمخاليط كانت في عضوي الحس الجانبي والوسطي اقل معنوياً من المتوقع من اضافة المركبات المفردة (عن Van loon، 1990) [224].



الشكل (7-16): الاستجابات المؤزرة لمستقبل عضو الحس الوسطي في الفك السفلي ليرقة *Isia isabella* (A) الاستجابة لـ 0.001 مول / لتر Singrin (B) الاستجابة لـ 0.1 مول / لتر Sucrose (C) الاستجابة لخليط من Singrin و السكروز، حيث يظهر التأثير التآزري للخليط من خلال زيادة الاستجابة للخليط (عن Dethier و Kuch، 1971) [54].

ان التربين الثلاثي Toosendanin هو مادة مانعة قوية ليرقات فراشة اللهانة *Pieris brassicae* حيث تعلمت على تنبيه وإثارة العصب الوسطي المستقبل للمانعات وتثبيط الأعصاب المستقبلة للسكروز والـ Glucosinolate وكلاهما يتوسطان عملية تنبيه التغذية [189]. كذلك فإن التربين الثلاثي الـ Azadirachtin يعمل هو الأخر على تنبيه وإثارة العصب الوسطي المستقبل للمانعات إلى حد ما، ولكنه لا يؤثر على استجابات الخلايا العصبية المستقبلة للمنبهات [112] وذلك عند مقارنة التأثيرات المانعة للـ Toosendanin والـ Azadirachtin في التقييم الحيوي باستخدام

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الأقراص الورقية من النبات العائل. ان استجابة الخلية العصبية المستقبلة للمانعات عن دوره المفترض في خفض مستقبلات المنبهات بواسطة الـ Toosendanin الذي يبدو ان تأثيره قليل. ان حدوث التداخلات في الاعصاب المحيطية ينبغي دراستها بشكل جيد مع بيان أهميتها للوصول إلى فهم وضع المنبه خلال عملية التغذية ووضع البيض [225]. لا يعرف لحد ألان كيفية حدوث أو نشؤ الأنواع المختلفة من التداخلات في الأعصاب المحيطية، ومن المحتمل أنها تحدث من خلال المنافسة التي تحدث على موقع غشاء المستقبل receptor [64 و141] الا انه لا يوجد لحد ألان دليل مباشر على ذلك. هناك ايضاً الية إضافية للتداخلات الحاصلة في الأعصاب المحيطية هي عملية الاقتران الالكتروني Electronic Coupling بين أعصاب التذوق هذه الالية تدعمها بعض الأدلة التي تم الحصول عليها من الدراسات الخاصة بالفسلجة الكهربائية ودراسات التراكيب الدقيقة لأعضاء الحس [91 و235]. عندما تؤثر المركبات المانعة في مستقبلات المنبهات بشكل سلبي، وهذه بالطبع تساهم في عملية تشفير العصب الخاص بالمانعات. إن اليات تشفير أخرى لهذه الاعصاب قد عرفت ايضاً، مثال ذلك المركبات المانعة المنتجة أو المسببة لعملية إثارة أو إشعال Firing الأعصاب الحساسة للسكروز. يمكن الحصول على المزيد من المعلومات حول مختلف الأسس المعتمدة في تشفير الأعصاب التذوقية بالرجوع الى Frazier [64]، Schoonhoven و VanLoon [190]، Rogers و Nuoland [170].

ثامناً) انتخاب العائل النباتي في الحشرات الثاقبة الماصة Host-plant selection by piercing –sucking insects:- من الضروري هنا الإشارة إلى الطريقتين الرئيسيتين التي تستخدمها الحشرات العاشبة في التغذية وهما: التغذية عن طريق قرض ومضغ الأنسجة النباتية وثقب وامتصاص العصارة النباتية. إن الحشرات ذات أجزاء الفم الثاقبة الماصة هي حشرات متخصصة في تغذيتها على الأنسجة والخلايا النباتية ولذلك فإن هناك حاجة إلى تحليل محتويات تلك الأنسجة أو الحجرات، وهي مسالة صعبة من الناحية التقنية كما سبق الاشارة إلى ذلك في الفصل الثالث. في حشرات نصفية الأجنحة التي تضم معظم الحشرات ذات أجزاء الفم الثاقبة

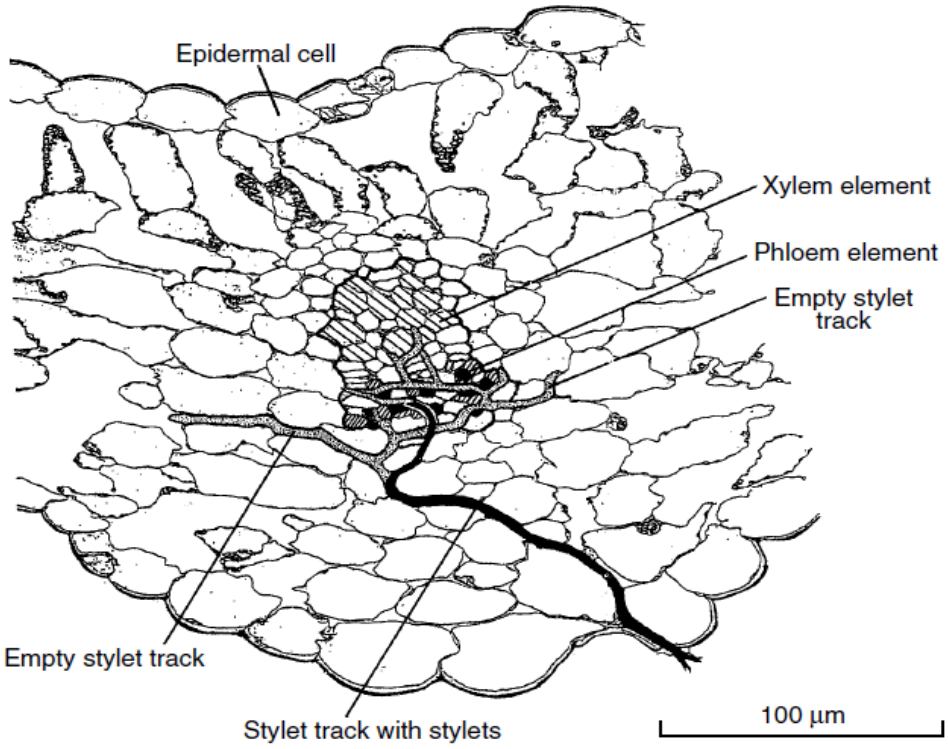
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الماصة. حيث تقوم رماح الفكوك العليا والسفلى باختراق الأنسجة الموجودة تحت بشرة النبات، وفي حشرات المنْ والذباب الأبيض وغيرها من الحشرات المتغذية على عصارة اللحاء تقوم رماحها باختراق النسيج النباتي دون إلحاق ضرر بالخلايا النباتية لحين الوصول إلى أنسجة اللحاء حيث تبدأ بامتصاص عصارة اللحاء بعد ضخ اللعاب خلال أجزاء الفم (الشكل 3-2). إن رماح أجزاء الفم تخترق كيوتكل النبات ثم تتبع المسار بين الخلوي لخلايا طبقة الميزوفيل باتجاه أو نحو الأوعية الناقلة للعصارة النباتية، ويمكن للحشرة ان توجه الرماح باتجاهات مختلفة باحثة عن مكان تغذية مناسب أو مقبول من قبل الحشرة (الشكل 7-17).

ان درجة السيطرة على الرماح تمكنها من الحركة باتجاه حزمة الأوعية واحياناً قد تستدير بـ 180 درجة ان تحديد موقع خلايا اللحاء يتم من خلال تحسس الحشرة لتدرج تركيز السكروز أو درجة الـ ph حيث يكون تركيز السكروز والـ ph اعلى داخل اللحاء من الأنسجة المحيطة بها وهي فرضية أكثر منها حقيقة. لقد تم دراسة سلوك رمح المنْ في اختراق النسيج النباتي بالتفاصيل وذلك باستخدام تقنية الـ Electrical Penetration Graph تخطيط الاختراق الكهربائي [218] وعليه فإن الرماح تعمل كقطب اختراق ذاتي يعمل باستمرار على رصد الفولتية في قمة الرمح داخل النبات. ان تقييم أعضاء الحس الكيميائية التي تقوم بها حشرة المنْ للمحتويات الداخلية للورقة النباتية تحدث فقط في المستقبلات الكيميائية الداخلية أي في عضو التذوق الموجود تحت وفوق البلعوم والذي يحتوي على ما يقرب من 100 عصب تذوق. ان تخصص وحساسية عضو الحس الكيميائي تم تحديدها بطرائق الفسلجة الكهربائية وذلك لصغر حجمها وموقعها التشريحي. إن اختراق الرمح يتم بين الخلايا خلال جدار الخلية الثانوي حيث يحدث بشكل دوري كما ان الفعل الميكيانيكي لعملية الاختراق هو إفراز اللعاب الجلاتيني الذي يغلف الرمح حيث يسمى حينذاك يغمد الرمحStylet Sheath أو الغمد اللعابي Salivary Sheath. هذا الغمد اللعابي يتم تركه في النسيج النباتي ويدلل في نفس الوقت على مسار الرمح في النسيج النباتي (الشكل 7-17). إن عملية ثقب الخلية يتم خلال 5-10 ثواني مما يمكن حشرة المنْ من اخذ عينة من

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

محتويات الخلية حيث تنقل هذه العينة إلى عضو التذوق البلعومي خلال ثانية واحدة ومع ذلك فإن مسار الرمح من الكيوتكل وحتى الوصول للحاء يبقى بشكل كبير خارج خلوي [219 و220].



الشكل (7-17): مسار رمح حشرة المنْ *Aphis fabae* المتغذية على عناصر الصفيحة الغربالية في عروق ورقة الفاصوليا. ان مسار الرمح يظهر العديد من التفرعات التي تمثل مسارات حركات البحث المبكرة خلال محاولة الحشرة تحديد موقع أوعية اللحاء. ان التفرعات الفارغة تحتوي على مواد غمد اللعاب والذي يبقى واضحاً بعد سحب الرمح (عن Tjallingii و Hogen، 1993) [219].

هناك اختلاف بين المنْ والحشرات الأخرى ذات أجزاء الفم الثاقبة الماصة من جهة وبين الحشرات ذات أجزاء الفم القارضة – الماضغة من جهة أخرى خلال عملية اختراق النسيج النباتي ان الخلايا الموجودة على طول مسار الرمح لا تتضرر وان محتوياتها من السايتوبلازم والفجوات لا يختلطان. كما ان العديد من مركبات النبات الثانوية الموجودة في خلايا طبقة البشرة والميزوفيل تبقى مخزونة على شكل Glycosylate التي يتم تحويها أولا إلى Aglycon فيما بعد والتي تعد مادة دفاعية وعلى كل حال فإن التغذية ينتج عنها حدوث تغيير كبير في النبات، إذ أن تغذية المنْ نوع *Myzus pesicae* أدى إلى حدوث زيادة في عملية تنظيم ما يقرب من 830

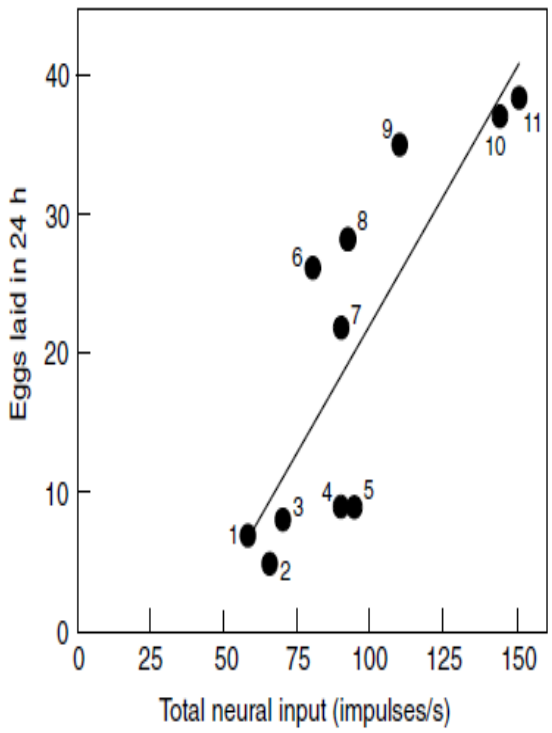
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

جين، كما ان أكثر من 130 جين تم إعادة تنظيمها في حالة تغذية يرقات الـ *Pieris rapae* و 170 جين تم اعادة تنظيمها في حالة الثربس *Frankliniella occidentalis*. (42 و67 و68).

تاسعاً) تفضيل وضع البيض Oviposition preference:- إن قبول الإناث البالغة للنبات لكي تضع بيضها عليه هي مسألة مهمة، إذ أن هذا الاختيار يجب ان يضمن بقاء ذريتها حية على النبات الذي يوفر لها احتياجاتها الغذائية، وذلك لان الأعمار اليرقية الأولى تكون فرصتها محدودة في إيجاد العائل المناسب المحدودية حركتها وقلة مخزونها من الطاقة. ففي نوعين من ذباب الجنس *Delia* المتعددة العوائل الغذائية على نباتات العائلة الصليبية. وجد ان إناث النوعين تبدأن بوضع البيض عندما تلامس مركبات الـ Glucosinolates الموجودة في نباتات هذه العائلة، وان الإناث أظهرت مستويات من التفضيل في وضع البيض تبعاً لنوع المركب الموجود من مركبات الـ Gluosinolates وهذا يشير إلى وجود أعصاب متخصصة للاستجابة لمركبات معينة من الـ Glucosinolates موجودة في الشعيرات الحسية على الرسغ تثار أو تحفز بواسطة مركبات الـ Glucosinolates والتي يرتبط وجودها بالاستجابات السلوكية لهذه المركبات (الشكل 7-18) من النتائج السابقة يتضح أن شعيرات الحس الرسغية تلعب دوراً مهما في تمييز العائل النباتي لوضع البيض (204). إن فراشتي الـ *Pieris rapae* و *P. napi* تظهران تدرج في تفضيلها لمركبات الـ Glucosinolates المختلفة (الشكل 7-5). إن دراسات الفسلجة الكهربائية الخاصة بأعضاء التذوق الخاصة بالرسغ في الحشرتين السابقتين أظهرت ان مركبات الـ Glucosinolates المفضلة من قبل الحشرة أعطت أعلى إثارة ونشاط في مستقبلات الخلايا الحساسة لمركبات Glucosinolates (209). مما سبق يتضح أن صفات أو مميزات أعضاء الحس تتباين بين أنواع الجنس الواحد وان الجهاز الحسي في كل نوع قد تكيف لنمط معين من انتخاب العائل النباتي. في النويع الواحد (تحت النوع) ايضاً وجد أن هناك اختلاف معنوي في الاستجابات التي تظهرها أعضاء الحس مما يدلل على المرونة التي رافقت عملية نشؤ هذه الأجهزة الحسية،

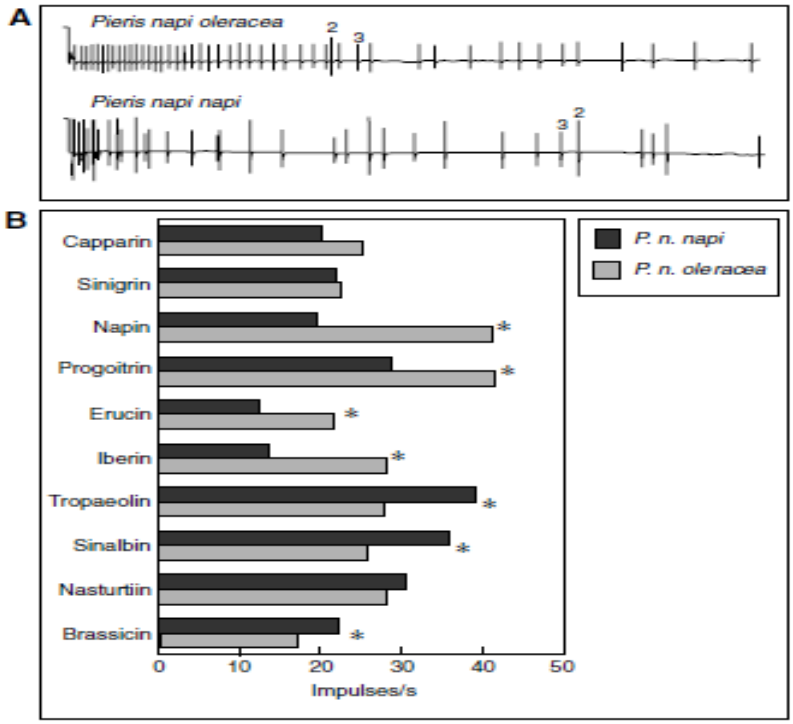
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

هذه الحقيقة وجدت في المثال المذكور حول فراشة *Pieris napi* التي أظهرت اختلافات واضحة في استجابتها لمركبات الـ Glucosinolates (الشكل 7-19) (57). كذلك فإن الكاردينولات Cardenolides المانعة ليرقات الحشرة السابقة كانت مانعة لوضع البيض من قبل الإناث البالغة [38]. إن الكاردينولات تنبه خلية عصبية واحدة ولكنها لا تؤثر في الخلية المحبة للـ Glucosinolates. إن تدرج التفضيل لمركبات Glucosinolates يتم تحديده بواسطة مجموعة أو منظومة الإشعال Firing للعصب المحب للـ Glucosinolates هذا العصب يرتبط بشكل موجب مع أعلى تفضيل، فيما وجد ان الخلية العصبية المحبة للكاردينولات Cardinolides ترتبط سلبياً مع التفضيل، إن ما سبق يوضح الاستمرارية الموجودة بين نموذجي الخط المؤشر Labelled – Line ونموذج عبر الليفة Across –Fibre فعندما تهبط أنثى فراشة اللهانة على احد نباتات العائلة الصليبية الحأوي على خليط من مركبات الـ Glucosinolates والـ Cardeinolides على سطح النبات فإن كلا العصبين يثاران وان الموازنة بين نشاط العصبين هي التي تحدد قبول النبات أو رفضه.



الشكل (7-18): العلاقة بين مجموع المدخلات للعصب (عدد النبضات في الثانية الأولى من التنبيه) في اثنين من المستقبلات المختلفة الموجودة على الرجل وعضو الحس الشفوي في ذبابة *Delia floralis* وسلوك وضع البيض (عدد البيض الموضوع خلال 24 ساعة في حالة عدم الاختيار) عند رش الورقة الاصطناعية بـ 11 نوع من الـ Glucosinolates بتركيز (10^{-2} مول /لتر) ووجد ان هناك ارتباط معنوي بين مدخلات الخلية العصبية والمخرجات السلوكية (عن Simmonds وآخرون، 1994) [196].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



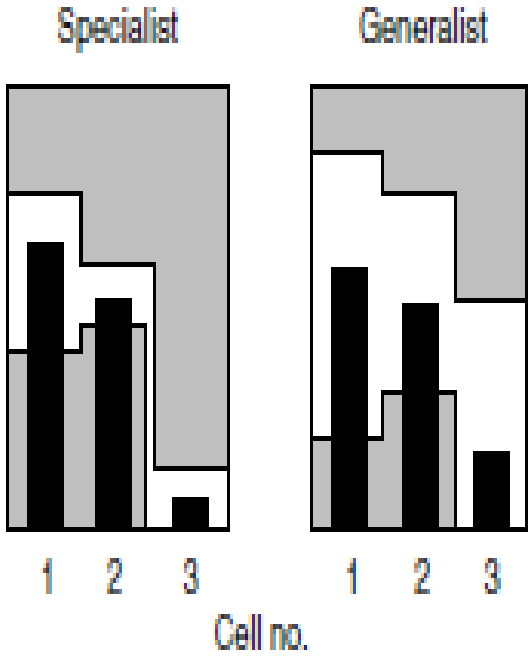
الشكل (7-19): تسجيلات نشاط الكهربة الفسلجية لشعيرات التذوق على رسغ أنثى حشرة الـ *Pieris napi oleracea* و الـ *P. napi napi* لمركب Glucosinolates glucoapin عند تركيز 10 مايلكروليتر /مل وفي الحشرة *P. napi napi* الخلية العصبية ذات الرمز (1) اطلقت شرارة اعلى من *P.napi oleracea* (B) مقاطع الاستجابة لـ 10 مركبات مختلفة من الـ Glucosinolates حيث يلاحظ وجود تباين معنوي بين تحت النوعين لسبعة من المركبات المستخدمة (عن Du واخرون، 1995) [57].

عاشراً) انتخاب العائل النباتي: نظام الاطارات الثلاثية Host-plant selection: a three –tier system:- إن عملية انتخاب العائل تضم ثلاثة عناصر عامة هي:-

1-) جهاز الاستقبال الكيميائي المحيطي حساس للمنبهات الكيميائية المتعددة والمكونة من المنبهات الغذائية والمنبهات المانعة.

2-) الجهاز العصبي المركزي الذي يتم ضبطه بطريقة تمكنه من التمييز أو التعرف على النماذج أو الأشكال الحسية، وان هناك نماذج أو أشكال حسية يتم التعرف عليها وقبولها وبذلك يطلق سلوك التغذية أو سلوك وضع البيض (انظر Kennedy) [102] فيما أشكال حسية أخرى تحفز عملية رفض العائل. ان القرار النهائي المتعلق بقبول أو رفض العائل يتم اتخاذه في العقدة العصبية تحت المريئية ومن المحتمل ايضاً أن

تتم هذه العملية في أكثر من موقع [170] أن نظرية القفل والمفتاح يمكن أن تكون مفيدة كنموذج بسيط لتمثيل هذه العملية. ان نموذج العضو الحسي للحشرة متخصصة التغذية في نموذج القفل والمفتاح يجب ان يتطابق مع مقاييس الجهاز العصبي المركزي وذلك لكي يقوم الأخير بإطلاق نشاط أو عملية التغذية. أما في الحشرات العاشبة العامة أي التغذية على مدى واسع من العوائل الغذائية. فإن من الضروري ان تكون هناك عدة مقاطع Proflles أو مفاتيح تناسب القالب أو القفل الخاص بالجهاز العصبي المركزي لإطلاق عملية التغذية في الحشرات متعددة العوائل الغذائية (الشكل 7-20).



الشكل (7-20): نموذج معالجة الجهاز العصبي المركزي لمدخلات حسية في حشرات متخصصة وعامة التغذية، الأعمدة السوداء تشير إلى تكرار جهود الفعل Action Potential في ثلاث مستقبلات كيميائية (1-3) عندما تنبه بعائل غذائي مقبول، اما المساحة البيضاء من القفل فتعكس التباين المسموح به للمدخلات الحسية والتي تم مقاطعتها أو اعتراضها على انها مقبولة، اما الخلية (3) فهي مستقبل للمانعات (عن Schoonhoven، 1987) [181].

3-) جهاز التحسس الكيميائي الداخلي Internal chemosensitive system وهو المكون الثالث في عملية انتخاب العائل حيث يعمل هذا الجهاز على تحديد قبول أو رفض العائل النباتي حيث يقوم جهاز التحسس هذا بتحذير الجهاز العصبي المركزي عندما تكون تركيبه الغذاء غير كافية أو غير مناسبة لتلبية الاحتياجات الغذائية للحشرة. إن نظام العجلات الثلاثة في انتخاب العائل الغذائي هو نظام مفتوح وهو متداخل مع العديد من الأحداث البيئية [184].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

نشوء جهاز التحسس الكيميائي التفضيل العوائل الغذائية

Evolution of the chemosensory system and host-plant preferences:

فيما سبق تمكلمنا بشكل واسع عن أهمية جهاز التحسس الكيميائي في عملية سلوك قبول أو رفض العائل النباتي، إضافة إلى التطرق إلى الملاحظات الأساسية (انظر الفصل الثاني) حول تغذية الحشرات العاشبة العامة والمتخصصة وان عدد الأنواع المتخصصة يفوق كثيراً عدد الأنواع عامة التغذية. إن العديد من المؤلفين أثاروا فرضية ان نشوء العلاقات بين الحشرات والنبات تعتمد على التغيرات الحاصلة خلال عملية نشوء الجهاز العصبي المركزي في الحشرات على المستوى المحيطي والمركزي [9 و96]. ضمن هذا السيناريو فان من المفترض حدوث تغير في جهاز الحس الكيميائي أولاً قبل حصول تحول من عائل نباتي إلى أخر (حصول تفضيل) والذي من المحتمل أن يؤدي إلى نشوء علاقات حشرية–نباتية جديدة. إن عملية الانتخاب هي عملية لاحقة للتغيرات الوراثية الحاصلة في نظام تمييز النبات من قبل الحشرات وذلك لان نشوء مجين Genome وراثي جديد يشفر تفضيل نبات جديد يكون ناجح فقط إذا كان بإمكان الحشرة تحمل عوامل الانتخاب الفسلجية مثل السموم النباتية والعوامل البيئية مثل الأعداء الطبيعية التي قد تتعرض لها [9]. إن استمرار الضغط على عملية نشوء الجهاز العصبي في الحشرات قد يؤدي إلى ظهور أنواع حشرية متخصصة جديدة من الأنواع المتخصصة. إن انخفاض عدد الجينات المساهمة في تحديد تخصص الحشرة على العائل النباتي وتحديد درجة التفضيل للنبات العائل كان حدوث عملية التخصص أسرع، وبناء على تجارب التضريب التي تمت بين فراشات الجنس *Papilio* وجد حدوث بضع تغيرات جينية كان لها تأثيرات كبيرة على تدرج عملية التفضيل في هذه الفراشات بالنسبة لعوائلها الغذائية النباتية [215]. ان الدراسات الخاصة بوظائف ووراثة المستقبلات الكيميائية أظهرت أن طفرة مفردة قد تغير الحشرة من نوع وحيد العائل إلى متعددة العوائل الغذائية وبالعكس. أن دراسة هجين نوعين من الجنس *Yponomeuta* أعطت الدليل على وراثة الحساسية لمركب الـChalcone glycoside المانع للتغذية

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

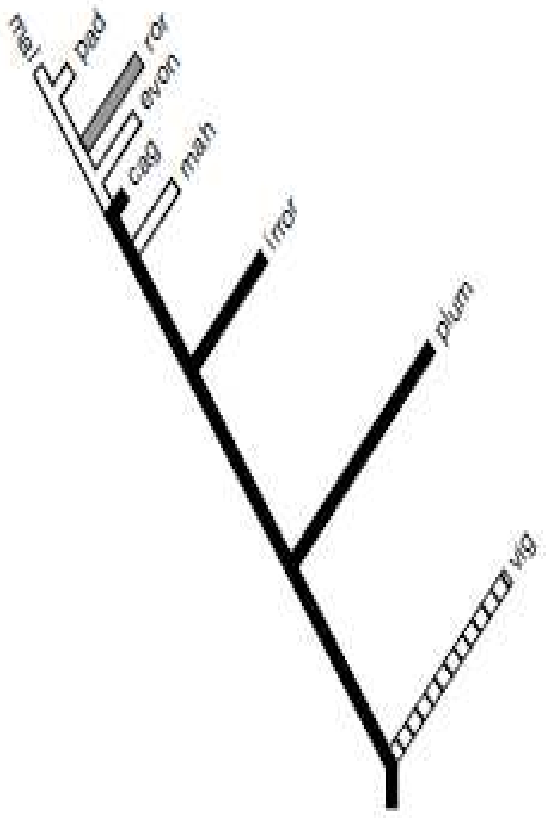
عبر جين مفرد سائد [222]. ان تغيير العائل النباتي من قبل الحشرة يعتمد على انخفاض حساسية الحشرة للمواد المانعة الموجودة في ذلك النبات وبذلك تعد المركبات المانعة عامل مهم في عملية نشوء وتطور الجنس *Yponomeuta* (الجدول 7-8) [124].

الجدول (7-8): حساسية أعضاء الحس الكيميائية المتمثلة بمستقبلات التذوق من نوع الـ Stylocnic الموجودة في جاليا أربعة أنواع من *Yponometa* من المتغذيات المتخصصة المرتبطة بالعوائل النباتية غير المرتبطة تقسيمياً (عن Van Drongelen، 1979) [221].

Host plant (family)	Species	Taste receptor specificities in lateral/medial *sensilla styloconica*			
		Salicin	Phloridzin	Sorbitol	Dulcitol
Euonymus europaeus (Celastraceae	*Yponomeuta cagnagellus*	n.t./+	-/+	-/-	+/+*
Prunus/Crataegus spp. (Rosaceae)	*Yponomeuta padellus*	+/+	-/+	+/-	±/-
Malus spp. (Rosaceae)	*Yponomeuta malinellus*	+/+	-/-	+/-	-/-
Salix spp. (Salicaceae)	*Yponomeuta rorellus*	-/+	-/+	-/-	-/-

ان بناء الشجرة الوراثية لهذا الجنس يجعلنا نقترح ان العائل التابع لعائلة Celastraceae تمثل العائلة السلف للعائل النباتي وان تحول الحشرة إلى العائلة الوردية Rosaceae (الشكل 7-21) أو عائلة اخرى حيث إن نوعاً واحداً *Y. malinellus* تتغذى على الجنس *Malus* من العائلة الوردية، اما النوع *Y.rorellus* فقد تحول للتغذية، على نبات تابع لعائلة Salicaceae، ويرجع الى ان النوعين يفترقان إلى الحساسية على مستوى المستقبلات الكيميائية للمركبات الموجودة بالأخص في نباتات الجنسين *Malus* و *Salix* حيث تعمل تلك المركبات كمواد مانعة لأنواع أخرى من الحشرات (الجدول 7-8).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل (7-21): الشجرة الوراثية لتسعة أنواع للجنس *Yponomeuta* رسمت على أساس المعلومات الخاصة بالـ Allozyme والحالة النباتية لعوائلها النباتية. ان الأنواع التسعة هي:- *Envonyellus* :Evon و *Cagnagellus* :Cag. و *Irrorellus* :Irror و *Mahalebellus* :Mah و *Mallinellus* :Mal و *Padellus* :Pad و *Plumbellus* :Plum و *Rorellus* :Ror و *Vigitigunctatus* :Vig ، أما العائلة النباتي الأسود Celastraceae الأبيض عائلة Rosaceae المظلل عائلة Saliceceae والأسود و الأبيض النوع *Y.vigitipunctatus* تتغذى على Crassulaceae اما أختها النوع *Y. yamaawnus* فيتغذى على Euonymus من عائلة Celastraceae (عن Maenken واخرون، 1992) [125].

إن عملية معاكسة لما سبق يمكن ان تحدث ايضاً ويؤدي إلى تقليل المدى العائلي للنوع الحشري، كما قد تعمل ايضاً على زيادة المدى العائلي للأنواع وحيدة العائل الغذائي وذلك عند افتقار الأعصاب المستقبلة للمركبات المانعة إلى الحساسية لمجاميع معينة من المركبات المانعة، ويبدو ان ذلك قد يفسر حالة الطفرات الحاصلة في دودة الحرير *Bombyx mori* التي تتغذى على بعض النباتات التي كانت ترفضها سابقاً [5]. إذا كان الجين المشفر الخاص باستقبال جزيء المادة المانعة قد تم التعبير عنه في عصب التذوق الحساس للمنبهات مثل السكريات، فإن ذلك يفسر كيفية نشوء مستقبلات المنبه النموذجي Token Stimulus (الشكل 7-12) [4 و39] كما وجد ان المواقع المختلفة على المستقبل العصبي يسمح بالتمييز الحسي بين مجاميع المركبات المانعة المختلفة فحشرة *Manduca sexta* تستطيع التمييز بين الـ Salicin وحامض Aristolochic وذلك لامتلاك العصب المستقبل للمانعات أكثر من مسار يعمل على نقل المنبهات ضمن نفس العصب المستقبل للمانعات [71].

الخلاصات Conclusions

بمجرد أن تلامس الحشرة عائلها النباتي، تبدأ بممارسة سلوك تقييم ذلك العائل باستخدام أعضاء الحس اللمسية Mechanosensory والكيميائية Chemosensory وبالأخص التذوق لتحسس المنبهات التي يوفرها النبات. إن عملية انتخاب العائل النباتي تكون محكومة بشكل كبير بعملية تقييم من قبل عصب مركزي لمقاطع أنشطة أعضاء الحس الكيميائية الناتجة عن المنبهات التذوقية المتعددة التي يوفرها النبات للحشرة. إن معرفتنا الحالية لهذه الاستجابات تعاني من التحيز تجاه المركبات الذائبة بالماء، ولا نعرف الكثير عن تذوق الرواسب اللاقطبية للمركبات النباتية الموجودة على سطح الورقة النباتية. إن نوعية المركب النباتي الذي تستقبله الحشرة قد تم تشفيره ضمن الأنشطة مختلطة التذوق التي تمتلك درجات مختلفة من التخصص والتي تتراوح ما بين درجات عالية من التخصص (مثال ذلك مستقبلات المنبهات النموذجية) إلى عدم التخصص أو العامة (مثل مستقبلات المانعات).

أما على مستوى سلوك البحث عن العائل فقد تم توثيق ان عملية قبول العائل يتم تحديدها عن طريق الموازنة بين المركبات المنبهة والمثبطة. حديثاً تم إيضاح انه يمكن تعقب الموازنة جزيئاً على مستوى أعضاء الحس الكيميائية كنسبة المدخلات من المركبات المنبهة والمثبطة المشخصة. هذه النسبة تبدو في الغالب لتحديد ترتيب درجة التفضيل بين العوائل النباتية. لاشك ان معرفتنا المحدودة بمستقبلات التذوق الحشرية تسمح بالقول ان الحشرات العاشبة تمتلك جهاز حساس جداً يجعلها قادرة على تحسس الاختلافات الطفيفة بين المركبات الكيميائية الموجودة بين الأنواع النباتية وكذلك بين مركبات الأجزاء المختلفة للنبات الواحدة كذلك يمكن القول على أساس تلك المعرفة المحدد أن كل نوع حشري لابل ان كل نمط حيوي Biotype مزود بجهاز حس متخصص بذلك النوع وانه قادر على التمييز بين العوائل النباتية وبين النباتات غير العائلة له كتمييز بين عوائله المختلفة.

إن وجود مستقبلات التذوق العالية التخصص في العديد من الحشرات العاشبة المتخصصة، سوية مع العديد من مواقع المستقبل العصبي الوحيد الجين على ان

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الأعصاب المستقبلة للمانعات العامة والذي قد يساعد على فهم عملية نشوء التخصص ومدى احتمالية الانتقال للتغذية على عائل جديد. إن نشاط المستقبلات هو الأساس في قرارات قبول أو رفض العائل، وان التغييرات المتبادلة على مستوى المستقبل العصبي تؤثر في سلوك الحشرات. مثال ذلك ان الحساسية لمجموعة من المركبات المانعة قد تفقد نتيجة حدوث تطفير في موقع المستقبل العصبي (الشكل 7-12) هذه العملية تعمل على تغيير الحشرة لعائلها النباتي سابقاً، أن النباتات غير المقبولة لاحتوائها على مركبات مانعة قد تصبح مقبولة من قبل الحشرة وبذلك يتسع المدى العائلي للحشرة عندما تصبح المركبات المانعة غير سامة.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

References المصادر

1. Ahmad, S. (1982). Host location by the Japanese beetle: evidence for a key role for olfaction in a highly polyphagous insect. Journal of Experimental Zoology, 220, 117–20.
2. Allebone, J.E., Hamilton, R.J., Bryce, T.A., and Kelly, W. (1971). Anthraquinone in plant surface waxes. Experientia, 27, 13–14.
3. Anderson, P. (2002). Oviposition pheromones in herbivorous and carnivorous insects. In Chemoecology of insect eggs and egg deposition (ed. M. Hilker and T. Meiners), pp. 235–63. Blackwell, Berlin.
4. Arora, K., Rodrigues, V., Joshi, S., Shanbhag, S., and Siddiqi, O. (1987). A gene affecting the specificity of the chemosensory neurons of Drosophila. Nature, 330, 62–3.
5. Asaoka, K. (2000). Deficiency of gustatory sensitivity to some deterrent compounds in 'polyphagous' mutant strains of the silkworm, *Bombyx mori*. Journal of Comparative Physiology A, 186, 1011–18.
6. Baur, R., Feeny, P., and Sta¨dler, E. (1993). Oviposition stimulants for the black swallowtail butterfly: identification of electrophysiologically active compounds in carrot volatiles. Journal of Chemical Ecology, 19, 919–37.
7. Benedet, F., Leroy, T., Gauthier, N., Thibaudeau, C., Thibout, E., and Renault, S. (2002). Gustatory sensilla sensitive to protein kairomones trigger host acceptance by an endoparasitoid. Proceedings of the Royal Society, Biological Sciences, Series B, 269, 1879–86.
8. Benedict, J.H., Leigh, T.F., and Hyer, A.H. (1983). *Lygus hesperus* (Heteroptera: Miridae) oviposition behavior, growth and survival in relation to cotton trichome density. Environmental Entomology, 12, 331–5.
9. Bernays, E.A. (2001). Neural limitations in phytophagous insects: implications for diet breadth and evolution of host affiliation. Annual Review of Entomology, 46, 703–27.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

10. Bernays, E.A. and Chapman, R.F. (1978). Plant chemistry and acridoid feeding behaviour. In Biochemical aspects of plant and animal coevolution (ed. J.B. Harborne), pp. 91–141. Academic Press, London.
11. Bernays, E.A. and Chapman, R.F. (1994). Host-plant selection behaviour of phytophagous insects. Chapman & Hall, New York.
12. Bernays, E.A. and Chapman, R.F. (2000). A neurophysiological study of sensitivity to a feeding deterrent in two sister species of Heliothis with different diet breadths. Journal of Insect Physiology, 46, 905–12.
13. Bernays, E.A. and Chapman, R.F. (2001). Taste cell responses in the polyphagous arctiid, *Grammia geneura*: towards a general pattern for caterpillars. Journal of Insect Physiology, 47, 1029–43.
14. Bernays, E.A. and Simpson, S.J. (1982). Control of food intake. Advances in Insect Physiology, 16, 59–118.
15. Bernays, E.A., Howard, J.J., Champagne, D., and Estesen, B.J. (1991). Rutin: a phagostimulant for the polyphagous acridid *Schistocerca americana*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 60, 19–28.
16. Bernays, E.A., Howard, J.J., Champagne, D., and Estesen, B.J. (1991). Rutin: a phagostimulant for the polyphagous acridid *Schistocerca americana*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 60, 19–28.
17. Bernays, E.A., Chapman, R.F., and Singer, M.S. (2000). Sensitivity to chemically diverse phagostimulants in a single gustatory neuron of a polyphagous caterpillar. Journal of Comparative Physiology A, 186, 13–19.
18. Bernays, E.A., Oppenheim, S., Chapman, R.F., Kwon, H., and Gould, F. (2000). Taste sensitivity of insect herbivores to deterrents is greater in specialists than in generalists: a behavioral test of the hypothesis with two closely related caterpillars. Journal of Chemical Ecology, 26, 547–63.
19. Bernays, E.A., Chapman, R.F., and Hartmann, T. (2002). A highly sensitive taste receptor cell for pyrrolizidine

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

alkaloids in the lateral galeal sensillum of a polyphagous caterpillar, *Estigmene acraea*. Journal of Comparative Physiology A, 188, 715–23.

20. Bernays, E.A., Hartmann, T., and Chapman, R.F. (2004). Gustatory responsiveness to pyrrolizidine alkaloids in the Senecio specialist, *Tyria jacobaeae* (Lepidoptera, Arctiidae). Physiological Entomology, 29, 67–72.
21. Besson, E., Dellamonica, G., Chopin, J., Markham K.R., Kim, M. Koh, H.S., et al. (1985). C-Glycosylflavones from Oryza sativa. Phytochemistry, 24, 1061–4.
22. Blaakmeer, A., Stork, A., Van Veldhuizen, A., Van Beek, T.A., De Groot, Æ., van Loon, J.J.A., et al. (1994a). Isolation, identification, and synthesis of miriamides, new hostmarkers from eggs of *Pieris brassicae*. Journal of Natural Products, 57, 90–9.
23. Blaakmeer, A., Hagenbeek, D., Van Beek, T.A., De Groot, Æ., Schoonhoven, L.M., and van Loon, J.J.A. (1994b). Plant response to eggs vs. host marking pheromone as factors inhibiting oviposition by *Pieris brassicae*. Journal of Chemical Ecology, 20, 1657–65.
24. Bland, R.G. (1989). Antennal sensilla of Acrididae (Orthoptera) in relation to subfamily and food preference. Annals of the Entomological Society of America, 82, 368–84.
25. Blaney, W.M. and Simmonds, M.S.J. (1987). Control of mouthparts by the subesophageal ganglion. In Arthropod brain (ed. A.P. Gupta), pp. 303–22. Wiley, New York.
26. Blaney, W.M. and Simmonds, M.S.J. (1990). A behavioural and electrophysiological study of the role of tarsal chemoreceptors in feeding by adults of Spodoptera, *Heliothis virescens* and *Helicoverpa armigera*. Journal of Insect Physiology, 36, 743–56.
27. Blaney, W.M., Schoonhoven, L.M., and Simmonds, M.S.J. (1986). Sensitivity variations in insect chemoreceptors; a review. Experientia, 42, 13–19.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

28. Blaney, W.M., Simmonds, M.S.J., Ley, S.V., and Katz, R.B. (1987). An electrophysiological and behavioural study of insect antifeedant properties of natural and synthetic drimane-related compounds. Physiological Entomology, 12, 281–91.
29. Blau, P.A., Feeny, P., and Contardo, L. (1978). Allylglucosinolate and herbivorous caterpillars: a contrast in toxicity and tolerance. Science, 200, 1296–8.
30. Blom, F. (1978). Sensory activity and food intake: a study of input–output relationships in two phytophagous insects. Netherlands Journal of Zoology, 28, 277–340.
31. Bouaziz, M., Simmonds, M.S.J., Grayer, R.J., Kite, G.C., and Damak, M. (2001). Flavonoids from *Hyparrhenia hirta* Stapf (Poaceae) growing in Tunisia. Biochemical Systematics and Ecology, 29, 849–51.
32. Bowers, M.D. (1983). The role of iridoid glycosides in host-plant specificity of checkerspot butterflies. Journal of Chemical Ecology, 9, 475–94.
33. Carter, M., Sachdev-Gupta, K., and Feeny, P. (1994). Tyramine, an oviposition stimulant for the black swallowtail butterfly from the leaves of wild parsnip. Abstracts of the 11th Annual Meeting of the International Society of Chemical Ecology, Syracuse, 55.
34. Chapman, R.F. (1982). Chemoreception: the significance of receptor numbers. Advances in Insect Physiology, 16, 247–356.
35. Chapman, R.F. (2003). Contact chemoreception in feeding by phytophagous insects. Annual Review of Entomology, 48, 455–84.
36. Chapman, R.F. and Bernays, E.A. (1989). Insect behavior at the leaf surface and learning as aspects of host plant selection. Experientia, 45, 215–22.
37. Chapman, R.F. and Fraser, J. (1989). The chemosensory system of the monophagous grasshopper, *Bootettix argentatus* Bruner (Orthoptera: Acrididae). International

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

Journal of Insect Morphology and Embryology, 18, 111–18.
38. Chew, F.S. and Renwick, J.A.A. (1995). Chemical ecology of hostplant choice in Pieris butterflies. In Chemical ecology of insects (2nd edn) (ed. R.T. Carde´ and W.J. Bell), pp. 214–38. Chapman & Hall, New York.
39. Clyne, P. J., Warr, C.G., and Carlson J.R. (2000). Candidate taste receptors in Drosophila. Science, 287, 1830–4.
40. De Boer, G. (1993). Plasticity in food preference and diet-induced differential weighting of chemosensory information in larval *Manduca sexta*. Journal of Insect Physiology, 39, 17–24.
41. De Candolle, A.P. (1804). Essai sur les proprie´te´s me´dicinales des plantes, compare´es avec leurs formes exte´rieures et leur classification naturelle. Didot Jeune, Paris.
42. De Vos, M., Van Oosten, V.R., Van Pelt, J.A., van Loon, L.C., Dicke, M., and Pieterse, C.M.J. (2004). Herbivore-induced resistance: differential effectiveness against a set of microbial pathogens in *Arabidopsis thaliana*. In Biology of plant–microbe interactions, Vol. 4 (ed. I. Tikhonovich, B. Lugtenberg, and N. Provorov), pp. 40–3. International Society for Molecular Plant–Microbe Interactions, St Paul, MN.
43. Del Campo, M.L., Miles, C.I., Schroeder, F.C., Mu¨ ller, C., Booker, R., and Renwick, J.A.A. (2001). Host recognition by the tobacco hornworm is mediated by a host plant compound. Nature, 411, 186–9.
44. Derridj, S., Gregoire, V., Boutin, J.P., and Fiala, V. (1989). Plant growth stages in the interspecific oviposition preference of the European corn borer and relations with chemicals present on the leaf surfaces. Entomologia Experimentalis et Applicata, 53, 267–76.
45. Derridj, S., Fiala, V., and Boutin, J.P. (1991). Host plant oviposition preference of the European corn borer (*Ostrinia*

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

nubilalis Hbn.). A biochemical explanation. Symposia Biologica Hungarica, 39, 455–6.
46. Derridj, S., Wu, B.R., Stammitti, L., Garrec, J.P., and Derrien, A. (1996). Chemicals on the leaf surface, information about the plant available to insects. Entomologia Experimentalis et Applicata, 80, 197–201.
47. Dethier, V.G. (1941). Chemical factors determining the choice of food by Papilio larvae. American Naturalist, 75, 61–73.
48. Dethier, V.G. (1947). Chemical insect attractants and repellents. Blakiston, Philadelphia.
49. Dethier, V.G. (1973). Electrophysiological studies of gustation in lepidopterous larvae. II. Taste spectra in relation to food-plant discrimination. Journal of Comparative Physiology, 82, 103–33.
50. Dethier, V.G. (1976). The hungry fly. Harvard University Press, Cambridge, MA.
51. Dethier, V.G. (1982). Mechanisms of host plant recognition. Entomologia Experimentalis et Applicata, 31, 49–56.
52. Dethier, V.G. (1987). Analyzing proximate causes of behavior. In Evolutionary genetics of invertebrate behavior (ed. M.D. Huettel), pp. 319–28. Plenum Press, New York.
53. Dethier, V.G. and Crnjar, R.M. (1982). Candidate codes in the gustatory system of caterpillars. Journal of General Physiology, 79, 549–69.
54. Dethier, V.G. and Kuch, J.H. (1971). Electrophysiological studies of gustation in lepidopterous larvae. I. Comparative sensitivity to sugars, amino acids, and glycosides. Zeitschrift fu¨ r Vergleichende Physiologie, 72, 343–63.
55. Doskotch, R.W., Mikhail, A.A., and Chatterjee, S.K. (1973). Structure of the water-soluble feeding stimulant for *Scolytus multistriatus*: a revision. Phytochemistry, 12, 1153–5.
56. Dreyer, D.L. and Jones, K.C. (1981). Feeding deterrency of flavonoids and related phenolics towards *Schizaphis*

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

graminum and *Myzus persicae*: aphid feeding deterrents in wheat. Phytochemistry, 20, 2489–93.
57. Du, Y.-J., Van Loon, J.J.A., and Renwick, J.A.A. (1995). Contact chemoreception of oviposition stimulating glucosinolates and an oviposition deterrent cardenolide in two subspecies of *Pieris napi*. Physiological Entomology, 20, 164–74.
58. Eigenbrode, S.D. (1996). Plant surface waxes and insect behaviour. In Plant cuticles (ed. G. Kerstiens), pp. 201–21. Bios Scientific Publishers, Oxford.
59. Eigenbrode, S.D. and Espelie, K.E. (1995). Effects of plant epicuticular lipids on insect herbivores. Annual Review of Entomology, 40, 171–94.
60. Fabre, J.H. (1886). Souvenirs entomologiques, Vol. 3. Delagrave, Paris.
61. Feeny, P., Sachdev-Gupta, K., Rosenberry, L., and Carter, M. (1988). Luteolin 7-O-(600-O-malonyl)-b-dglucoside and trans-chlorogenic acid: oviposition stimulants for the black swallowtail butterfly. Phytochemistry, 27, 3439–48.
62. Fraenkel, G.S. (1959). The raison d0eˆtre of secondary plant substances. Science, 129, 1466–70.
63. Frazier, J.L. (1992). How animals perceive secondary plant compounds. In Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites, Vol. 2 (2nd edn) (ed.G.A. Rosenthal and M.R. Berenbaum), pp. 89–133. Academic Press, New York.
64. Frazier, J.L. and Chyb, S. (1995). Use of feeding inhibitors in insect control. In Regulatory mechanisms in insect feeding (ed. R.F. Chapman and G. de Boer), pp. 364–81. Chapman & Hall, New York.
65. Gabrys, B., Tjallingii, W.F., and Van Beek, T.A. (1997). Analysis of EPG recorded probing by cabbage aphid on host plant parts with different glucosinolate contents. Journal of Chemical Ecology, 23, 1661–73.
66. Garzo, E., Soria, C., Gomez-Guillamon, M.L., and Fereres, A. (2002). Feeding behavior of Aphis gossypii resistant

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

accessions on different melon genotypes (*Cucumis melo*). Phytoparasitica, 30, 129–40.
67. Givovich, A. and Niemeyer, H.M. (1991). Hydroxamic acids affecting barley yellow dwarf virus transmission by the aphid *Rhopalosiphum padi*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 59, 79–85.
68. Glendinning, J.I., Valcic, S., and Timmermann, B.N. (1998). Maxillary palps can mediate taste rejection of plant allelochemicals by caterpillars. Journal of Comparative Physiology A, 183, 35–43.
69. Glendinning, J.I., Nelson, N.M., and Bernays, E.A. (2000). How do inositol and glucose modulate feeding in *Manduca sexta* caterpillars? Journal of Experimental Biology, 203, 1299–315.
70. Glendinning J.I., Davis, A., and Ramaswamy, S. (2002). Contribution of different taste cells and signaling pathways to the discrimination of 'bitter' taste stimuli by an insect. Journal of Neuroscience, 22, 7281–7.
71. Gregory, P., Ave´, D.A., Bouthyette, P.J., and Tingey, W.M. (1986). Insect-defensive chemistry of potato glandular trichomes. In Insects and the plant surface (ed. B. Juniper and T.R.E. Southwood), pp. 173–83. Edward Arnold, London.
72. Griffiths, D.W., Deighton, N., Birch, A.N.E., Patrian, B., Baur, R., and Sta¨dler, E. (2001). Identification of glucosinolates on the leaf surface of plants from the Cruciferae and other closely related species. Phytochemistry, 57, 693–700.
73. Guerra, A.A. and Shaver, T.N. (1969). Feeding stimulants from plants for larvae of the tobacco budworm and bolworm. Journal of Economic Entomology, 62, 98–100.
74. Gupta, P.D. and Thorsteinson, A.J. (1960). Food plant relationships of the diamond-back moth (*Plutella maculipennis*). II. Sensory regulation of oviposition of the adult female. Entomologia Experimentalis et Applicata, 3, 241–50.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

75. Haley Sperling, J.L. and Mitchell, B.K. (1990). A comparative study of host recognition and the sense of taste in Leptinotarsa. Journal of Experimental Biology, 157, 439–59.
76. Hamamura, Y., Hayashiya, K., Naito, K., Matsuura, K., and Nishida, J. (1962). Food selection by silkworm larvae. Nature, 194, 754–5.
77. Harborne, J.B. and Grayer, R.J. (1994). Flavonoids and insects. In The flavonoids: advances in research since 1986 (ed. J.B. Harborne), pp. 589–618. Chapman & Hall, London.
78. Hare, J.D. and Elle, E. (2002). Variable impact of diverse insect herbivores on dimorphic *Datura wrightii*. Ecology, 83, 2711–20.
79. Haribal, M. and Feeny, P. (1998). Oviposition stimulant for the zebra swallowtail butterfly, *Eurytides marcellus*, from the foliage of pawpaw, *Asimina triloba*. Chemoecology, 8, 99–110.
80. Harris, M.O. and Miller, J.R. (1984). Foliar form influences ovipositional behaviour of the onion fly. Physiological Entomology, 9, 145–55.
81. Hedin, P.A., Thompson, A.C., and Minyard, J.P. (1966). Constituents of the cotton bud. III. Factors that stimulate feeding by the cotton weevil. Journal of Economic Entomology, 59, 181–5.
82. Hilker, M., Rohfritsch, O., and Meiners, T. (2002). The plant's response towards insect egg deposition. In Chemoecology of insect eggs and egg deposition (ed. M. Hilker and T. Meiners), pp. 205–33. Blackwell, Berlin.
83. Hoffmeister, T.S. and Roitberg, B.D. (2002). Evolutionary ecology of oviposition marking pheromones. In Chemoecology of insect eggs and egg deposition (ed. M.Hilker and T.Meiners),pp. 319–47. Blackwell, Berlin.
84. Honda, K. (1990). Identification of host-plant chemicals stimulating oviposition by swallowtail butterfly, *Papilio protenor*. Journal of Chemical Ecology, 16, 325–37.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

85. Honda, K. (1995). Chemical basis of differential oviposition by lepidopterous insects. Archives of Insect Biochemistry and Physiology, 30, 1–23.
86. Honda, K., Tada, A., Hayashi, N., Abe, F., and Yamauchi, T. (1995). Alkaloidal oviposition stimulants for a danaid butterfly, *Ideopsis similis* L., from a host plant, *Tylophora tanakae* (Asclepiadaceae). Experientia, 51, 753–6.
87. Hsiao, T.H. (1985). Feeding behavior. In Comprehensive insect physiology, biochemistry & pharmacology, Vol. 9 (ed. G.A. Kerkut and L.I. Gilbert), pp. 497–512. Pergamon Press, New York.
88. Hsiao, T.H. (1988). Host specificity, seasonality and bionomics of Leptinotarsa beetles. In Biology of Chrysomelidae (ed. P. Jolivet, E. Petitpierre, and T.H. Hsiao), pp. 581–99. Kluwer Academic, Dordrecht.
89. Huang, X. and Renwick, J.A.A. (1993). Differential selection of host plants by two Pieris species: the role of oviposition stimulants and deterrents. Entomologia Experimentalis et Applicata, 68, 59–69.
90. Hurter, J., Ramp, T., Patrian, B., Sta¨dler, E., Roessingh, P., Baur, R., et al. (1999). Oviposition stimulants for the cabbage root fly: isolation from cabbage leaves. Phytochemistry, 51, 377–82.
91. Isidoro, N., Solinas, M., Baur, R., Roessingh, P., and Sta¨dler, E. (1994). Ultrastructure of a tarsal sensillum of *Delia radicum* L. (Diptera: Anthomyiidae) sensitive to important host-plant compounds. International Journal of Insect Morphology and Embryology, 23, 115–25.
92. Jackson, D.M., Severson, R.F., Johnson, A.W., Chaplin, J.F., and Stephenson, M.G. (1984). Ovipositional response of tobacco budworm moths (Lepidoptera: Noctuidae) to cuticular chemical isolates from tobacco leaves. Environmental Entomology, 13, 1023–30.
93. Jeffree, C.E. (1986). The cuticle, epicuticular waxes and trichomes of plants, with reference to their structure, functions and evolution. In Insects and the plant surface

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

(ed. B. Juniper and T.R.E. Southwood), pp. 23–64. Edward Arnold, London.
94. Jermy, T. (1958). Untersuchungen u¨ ber Auffinden und Wahl der Nahrung beim Kartoffelka¨fer (*Leptinotarsa decemlineata* Say). Entomologia Experimentalis et Applicata, 1, 179–208.
95. Jermy, T. (1966). Feeding inhibitors and food preference in chewing phytophagous insects. Entomologia Experimentalis et Applicata, 9, 1–12.
96. Jermy, T. (1993). Evolution of insect–plant relationships—a devil's advocate approach. Entomologia Experimentalis et Applicata, 66, 3–12.
97. Jermy, T. (1994). Hypotheses on oligophagy: how far the case of the Colorado potato beetle supports them. In Novel aspects of the biology of Chrysomelidae (ed. P.H. Jolivet, M.L. Cox, and E. Petitpierre), pp. 127–39. Kluwer Academic, Dordrecht.
98. Jermy, T. and Szentesi, A ´ . (1978). The role of inhibitory stimuli in the choice of oviposition site by phytophagous insects. Entomologia Experimentalis et Applicata, 24, 458–71.
99. Jo¨rdens-Ro¨ ttger, D. (1979). Das Verhalten der schwarzen Bohnenblattlaus *Aphis fabae* Scop. Gegenu ¨ ber chemische Reizen von Pflanzenoberfla¨chen. Zeitschrift fu¨ r Angewandte Entomologie, 88, 158–66.
100. Juniper, B.E. and Jeffree, C.E. (1983). Plant surfaces. Edward Arnold, London.
101. Juvik, J.A., Babka, B.A., and Timmermann, E.A. (1988). Influence of trichome exudates from species of Lycopersicon on oviposition behavior of *Heliothis zea* (Boddie). Journal of Chemical Ecology, 14, 1261–78.
102. Kennedy, J.S. (1987). Animal motivation: the beginning of the end? In Advances in chemoreception and behaviour (ed. R.F. Chapman, E.A. Bernays, and J.G. Stoffolano), pp. 17–31. Springer, New York.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

103. Kennedy, J.S. and Booth, C.O. (1951). Host alternation in Aphis fabae Scop. I. Feeding preferences and fecundity in relation to the age and kind of leaves. Annals of Applied Biology, 38, 25–65.
104. Kent, K.S. and Hildebrand, J.G. (1987). Cephalic sensory pathways in the central nervous system of *Manduca sexta* (Lepidoptera: Sphingidae). Philosophical Transactions of the Royal Society, London, B315, 3–33.
105. Klingauf, F. (1971). Die Wirkung des Glucosids Phlorizin auf das Wirtswahlverhalten von Rhopalosiphum insertum (Walk.) und *Aphis pomi* de Geer (Homoptera: Aphididae). Zeitschrift fu¨ r Angewandte Entomologie, 68, 41–55.
106. Klingauf, F., No¨cker-Wenzel, K., and Ro¨ ttger, U. (1978). Die Rolle peripherer Pflanzenwachse fu¨ r den Befall durch phytophage Insekten. Zeitschrift fu¨ r Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz, 85, 228–37.
107. Kubo, I., Lee, Y.-W., Balogh-Nair, V., Nakanishi, K., and Chapya, A. (1976). Structure of ajugarins. Journal of the Chemical Society—Chemical Communications, 1976, 949–50.
108. Lam, W.-K.F. and Pedigo, L.P. (2001). Effect of trichome density on soybean pod feeding by adult bean leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae). Journal of Economic Entomology, 94, 1459–63.
109. Levy, E.C., Ishaaya, I., Gurevitz, E., Cooper, R., and Lavie, D. (1974). Isolation and identification of host compounds eliciting attraction and bite stimuli in the fruit bark beetle, *Scolytus mediterraneus* (Col., Scolytidae). Journal of Agricultural and Food Chemistry, 22, 376–9.
110. Lin, S., Binder, B.F., and Hart, E.R. (1998). Insect feeding stimulants from the surface of Populus. Journal of Chemical Ecology, 24, 1781–90.
111. Lombarkia, N. and Derridj, S. (2002). Incidence of apple fruit and leaf surface metabolites on *Cydia pomonella* oviposition. Entomologia Experimentalis et Applicata, 104, 79–86.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

112. Luo, L.-E., van Loon, J.J.A., and Schoonhoven, L.M. (1995). Behavioural and sensory responses to some neem compounds by *Pieris brassicae* larvae. Physiological Entomology, 20, 134–40.
113. Lupton, F.G.H. (1967). The use of resistant varieties in crop protection. World Review of Pest Control, 6, 47–58.
114. Ma, W.-C. (1972). Dynamics of feeding responses in *Pieris brassicae* Linn as a function of chemosensory input: a behavioural, ultrastructural and electrophysiological study. Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen, 72-11, 1–162.
115. Ma, W.-C. and Schoonhoven, L.M. (1973). Tarsal chemosensory hairs of the large white butterfly *Pieris brassicae* and their possible role in oviposition behaviour. Entomologia Experimentalis et Applicata, 16, 343–57.
116. Malakar, R. and Tingey, W.M. (2000). Glandular trichomes of *Solanum berthaultii* and its hybrids with potato deter oviposition and impair growth of potato tuber moth. Entomologia Experimentalis et Applicata, 94, 249–57.
117. Marazzi, C. and Sta¨dler, E. (2004a). *Arabidopsis thaliana* leaf-surface extracts are detected by the cabbage root fly (Delia radicum) and stimulate oviposition. Physiological Entomology, 29, 192–8.
118. Marazzi, C., Patrian, B., and Sta¨dler, E. (2004b). Secondary metabolites of the leaf surface affected by sulphur fertilisation and perceived by the diamondback moth. Chemoecology, 14, 81–6.
119. Matsuda, K. and Matsuo, H. (1985). A flavonoid, luteolin-7-glucoside, as well as salicin and populin, stimulating the feeding of leaf beetles attacking salicaceous plants. Applied Entomology and Zoology, 20, 305–13.
120. McIver, S.B. (1985). Mechanoreception. In Comprehensive insect physiology, biochemistry & pharmacology, Vol. 6 (ed. G.A. Kerkut & L.I. Gilbert), pp. 71–132. Pergamon Press, New York.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

121. Matsumoto, Y. and Thorsteinson, A.J. (1968). Effect of organic sulfur comounds on oviposition in onion maggot *Hylemya antiqua* Meigen (Diptera, Anthomyiidae). Applied Entomology and Zoology, 3, 5–12.
122. Matsumoto, Y. (1969). Some plant chemicals influencing the insect behaviors. Proceedings of the 11th International Congress of Botany, Seattle, p. 143.
123. Medeiros, L. and Moreira Gilson, R.P. (2002). Moving on hairy surfaces: modifications of *Gratiana spadicea* larval legs to attach on its host plant Solanum sisymbriifolium. Entomologia Experimentalis et Applicata, 102, 295–305.
124. Menken, S.B.J. (1996). Pattern and process in the evolution of insect–plant associations: Yponomeuta as an example. Entomologia Experimentalis et Applicata, 80, 297–305.
125. Menken, S.B.J., Herrebout, W.M., and Wiebes, J.T. (1992). Small ermine moths (Yponomeuta): their host relations and evolution. Annual Review of Entomology, 37, 41–66.
126. Messchendorp, L., Van Loon, J.J.A., and Gols, G.J.Z. (1996). Behavioural and sensory responses to drimane antifeedants in *Pieris brassicae* larvae. Entomologia Experimentalis et Applicata, 79, 195–202.
127. Messchendorp, L., Smid, H., and Van Loon, J.J.A. (1998). Role of an epipharyngeal sensillum in the perception of deterrents by Colorado potato beetle larvae. Journal of Comparative PhysiologyA, 183, 255–64.
128. Metcalf, R.L., Metcalf, R.A., and Rhodes, A.M. (1980). Cucurbitacins as kairomones for diabroticite beetles. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 77, 3769–72.
129. Miller, J.R. and Strickler, K.L. (1984). Finding and accepting host plants. In Chemical ecology of insects (ed. W.J. Bell and R.T. Carde´), pp. 127–57. Chapman & Hall, London.
130. Mitchell, B.K. (1974). Behavioural and electrophysiological investigations on the responses of larvae of the Colorado potato beetle (*Leptinotarsa*

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

decemlineata) to amino acids. Entomologia Experimentalis et Applicata, 17, 255–64.
131. Mitchell, B.K. (1988). Adult leaf beetles as models for exploring the chemical basis of host-plant recognition. Journal of Insect Phsyiology, 34, 213–25.
132. Mitchell, B.K. and Gregory, P. (1979). Physiology of the maxillary sugar sensitive cell in the red turnip beetle, *Entomoscelis americana*. Journal of Comparative Physiology, 132, 167–78.
133. Mitchell, B.K. and Harrison, G.D. (1984). Characterization of galeal chemosensilla in the adult Colorado beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. Physiological Entomology, 9, 49–56.
134. Mitchell, B.K. and Itagaki, H. (1992). Interneurons of the subesophageal ganglion of *Sarcophaga bullata* responding to gustatory and mechanosensory stimuli. Journal of Comparative Physiology A, 171, 213–30.
135. Mitchell, B.K. and Schoonhoven, L.M. (1974). Taste receptors in Colorado beetle larvae. Journal of Insect Physiology, 20, 1787–93.
136. Mitchell, B.K., Rolseth, B.M., and McCashin, B.G. (1990). Differential responses of galeal gustatory sensilla of the adult Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Say), to leaf saps from host and non-host plants. Physiological Entomology, 15, 61–72.
137. Montgomery, M.E. and Arn, H. (1974). Feeding response of Aphis pomi, *Myzus persicae* and *Amphorophora agathonica* to phlorizin. Journal of Insect Physiology, 20, 413–21.
138. Morgan, E.D. and Mandava, N.B. (1990). CRC Handbook of natural pesticides, Vol. 6, Insect attractants and repellents. CRC Press, Boca Raton.
139. Morris, B.D., Foster, S.P., and Harris, M.O. (2000). Identification of 1-octacosanal and 6-methoxy-2-benzoxazolinone from wheat as ovipositional stimulants for

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

Hessian fly, *Mayetiola destructor*. Journal of Chemical Ecology, 26, 859–73.
140. Mu¨ ller, C., and Renwick, J.A.A. (2001). Different phagostimulants in potato foliage for *Manduca sexta* and *Leptinotarsa decemlineata*. Chemoecology, 11, 37–41.
141. Mullin, C.A., Chyb, S., Eichenseer, H., Hollister, B., and Frazier, J.L. (1994). Neuroreceptor mechanisms in insect gustation: a pharmacological approach. Journal of Insect Physiology, 40, 913–31.
142. Nair, K.S.S. and McEwen, F.L. (1976). Host selection by the adult cabbage maggot, *Hylemya brassicae* (Diptera: Anthomyiidae): effect of glucosinolates and common nutrients on oviposition. Canadian Entomologist, 108, 1021–30.
143. Nelson, N. and Bernays, E.A. (1998). Inositol in two host plants of *Manduca sexta*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 88, 189–93.
144. Nielsen, J.K., Larsen, L.M., and Sørensen, H. (1979). Host plant selection of the horseradish flea beetle, *Phyllotreta armoraciae* (Coleoptera: Chrysomelidae): identification of two flavonol glycosides stimulating feeding in combination with glucosinolates. Entomologia Experimentalis et Applicata, 26, 40–8.
145. Nishida, R. (1995). Oviposition stimulants of swallowtail butterflies. In Swallowtail butterflies: their ecology and evolutionary biology (ed. J.M. Scriber, Y. Tsubaki, and R.C. Lederhouse), pp. 17–26. Scientific Publishers, Gainesville, FL.
146. Nishida, R. and Fukami, H. (1989). Oviposition stimulants of an Aristolochiceae-feeding swallowtail butterfly, *Atrophaneura alcinous*. Journal of Chemical Ecology, 15, 2565–75.
147. Nishijima, Y. (1960). Host plant preference of the soybean pod borer, *Grapholita glicinivorella* (Matsumura) (Lep., Encosmidae). Entomologia Experimentalis et Applicata, 3, 38–47.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

148. Nottingham, S.F., Son, K.C., Wilson, D.D., Severson, R.F., and Kays, S.J. (1989). Feeding and oviposition preferences of sweet potato weevils, *Cyclas formicarius* elegantulus (Summers), on storage roots of sweet potato cultivars with differing surface chemistries. Journal of Chemical Ecology, 15, 895–903.
149. Nufio, C.R. and Papaj, D.R. (2001). Host marking behavior in phytophagous insects and parasitoids. Entomologia Experimentalis et Applicata, 99, 273–93.
150. Ohta, K.C., Matsuda, K., and Matsumoto, Y. (1998). Feeding stimulation of strawberry leaf beetle, *Galerucella vittaticollis* Baly (Coleoptera: Chrysomelidae) by quercetin glycosides in polygonaceous plants. Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology, 42, 45–9.
151. Panda, N. and Khush, G.S. (1995). Host plant resistance to insects. CAB International, London.
152. Panzuto, M. and Albert, P.J. (1998). Chemoreception of amino acids by female fourth- and sixth-instar larvae of the spruce budworm. Entomologia Experimentalis et Applicata, 86, 89–96.
153. Pereyra, P.C. and Bowers, M.D. (1988). Iridoid glycosides as oviposition stimulants for the buckeye butterfly, *Junonia coenia* (Nympalidae). Journal of Chemical Ecology, 14, 917–28.
154. Peterson, S.C., Herrebout, W.M., and Kooi, R.E. (1990). Chemosensory basis of host colonization by small ermine moth larvae. Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, 93, 287–94.
155. Peterson, S.C., Hanson, F.E., and Warthen, J.D. (1993). Deterrence coding by a larval Manduca chemosensory neurone mediating rejection of a nonhost plant, *Canna generalis* L. Physiological Entomology, 18, 285–95.
156. Quiras, C.F., Stevens, M.A., Rick, C.M., and Kok–Yokomi, M.K. (1977). Resistance in tomato to the pink form of the potato aphid, *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas): the role of anatomy, epidermal hairs and foliage

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

composition. Journal of the American Society of Horticultural Science, 102, 166–71.
157. Raffa, K. (1987). Influence of host plant on deterrence by azadirachtin of feeding by fall armyworm larvae (Lepidoptera: Noctuidae). Journal of Economic Entomology, 80, 384–7.
158. Ranger, C.M., Backus, E.A., Winter, R.E.K., Rottinghaus, G.E., Ellersieck, M.R., and Johnson, D.W. (2004). Glandular trichome extracts from *Medicago sativa* deter settling by the potato leafhopper Empoasca fabae. Journal of Chemical Ecology, 30, 927–43.
159. Rees, C.J.C. (1969). Chemoreceptor specificity associated with choice of feeding site by the beetle, *Chrysolina brunsvicensis* on its foodplant, *Hypericum hirsutum*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 12, 565–83.
160. Reifenrath, K., Riederer, M., and Mu¨ ller, C. (2005). Leaf surfaces of Brassicaceae lack feeding stimulants for *Phaedon cochleariae*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 115, 41–50.
161. Renwick, J.A.A. (1990). Oviposition stimulants and deterrents. In Handbook of natural pesticides, Vol. 6, Insect attractants and repellents (ed. E.D. Morgan and N.B. Mandava), pp. 151–60. CRC Press, Boca Raton, FL.
162. Renwick, J.A.A., Radke, C.D., Sachdev-Gupta, K., and Sta¨dler, E. (1992). Leaf surface chemicals stimulating oviposition by *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae). Chemoecology, 3, 33–8.
163. Roessingh, P. and Sta¨dler, E. (1990). Foliar form, colour and surface characteristics influence oviposition behaviour in the cabbage root fly, *Delia radicum*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 57, 93–100.
164. Roessingh, P., Sta¨dler, E., Scho¨ ni, R., and Feeny, P. (1991). Tarsal contact chemoreceptors of the black swallowtail butterfly *Papilio polyxenes*: responses to phytochemicals from host- and non-host plants. Physiological Entomology, 16, 485–95.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

165. Roessingh, P., Sta¨dler, E., Fenwick, G.R., Lewis, J.A., Nielsen, J.K., Hurter, J., et al. (1992a). Oviposition and tarsal chemoreceptors of the cabbage root fly are stimulated by glucosinolates and host plant extracts. Entomologia Experimentalis et Applicata, 65, 267–82.
166. Roessingh, P., Sta¨dler, E., Hurter, J., and Ramp, T. (1992b). Oviposition stimulant for the cabbage root fly: important new cabbage leaf surface compound and specific tarsal receptors. In Proceedings of the 8th International Symposium on Insect–Plant Relationships (ed. S.B.J. Menken, J.H. Visser, and P. Harrewijn), pp. 141–2. Kluwer Academic, Dordecht.
167. Roessingh, P., Sta¨dler, E., Baur, R., Hurter, J., and Ramp, T. (1997). Tarsal chemoreceptors and oviposition behaviour of the cabbage root fly (*Delia radicum*) sensitive to fractions and new compounds of host-leaf surface extracts. Physiological Entomology, 22, 140–8.
168. Rogers, S.M. and Newland, P.L. (2003). The neurobiology of taste in insects. Advances in Insect Physiology, 31, 141–204.
169. Roininen, H., Price, P.W., Julkunen-Tiitto, R., Tahvanainen, J., and Ikonen, A. (1999). Oviposition stimulant for a gall-inducing sawfly, *Euura lasiolepis*, on willow is a phenolic glucoside. Journal of Chemical Ecology, 25, 943–53.
170. Roitberg, B.D. and Prokopy, R.J. (1987). Insects that mark host plants. BioScience, 37, 400–6.
171. Romeis, J., Shanower, T.G., and Peter, A.J. (1999). Trichomes on pigeonpea (*Cajanus cajan* (L.) Millsp.) and two wild *Cajanus* spp. Crop Science, 39, 564–9.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

172. Rothschild, M. and Schoonhoven, L.M. (1977). Assessment of egg load by *Pieris brassicae* (Lepidoptera: Pieridae). Nature, 266, 352–5.
173. Sachdev-Gupta, K., Feeny, P., and Carter, M. (1993). Oviposition stimulants for the pipevine swallowtail, *Battus philenor*, from an Aristolochia host plant: synergism between inositols, aristolochic acids and a monogalactosyl diglyceride. Chemoecology, 4, 19–28.
174. Schoonhoven, L.M. (1967). Chemoreception of mustard oil glucosides in larvae of *Pieris brassicae*. Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, C70, 556–68.
175. Schoonhoven, L.M. (1969). Amino-acid receptor in larvae of *Pieris brassicae*. Nature, 221, 1268.
176. Schoonhoven, L.M. (1972). Secondary plant substances and insects. Recent Advances in Phytochemistry, 5, 197–224.
177. Schoonhoven, L.M. (1973). Plant recognition by lepidopterous larvae. Symposia of the Royal Entomological Society of London, 6, 87–99.
178. Schoonhoven, L.M. (1981). Chemical mediators between plants and phytophagous insects. In Semiochemicals: their role in pest control (ed. D.A. Nordlund, R.L. Jones, and W.J. Lewis), pp. 31–50. John Wiley, New York. 181.
179. Schoonhoven, L.M. (1982). Biological aspects of antifeedants. Entomologia Experimentalis et Applicata, 31, 57–69.
180. Schoonhoven, L.M. (1987). What makes a caterpillar eat? The sensory code underlying feeding behaviour. In Advances in chemoreception and behavior (R.F. Chapman,

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

E.A. Bernays, and J.G. Stoffolano), pp. 69–97. Springer, New York.

181. Schoonhoven, L.M. (1990). Host-marking pheromones in Lepidoptera, with special reference to *Pieris* spp. Journal of Chemical Ecology, 16, 3043–52.
182. Schoonhoven, L.M. (1991). 100 years of botanical instinct. Symposia Biologica Hungarica, 39, 3–14.
183. Schoonhoven, L.M. (1997). Verschaffelt 1910: a founding paper in the field of insect–plant relationships. Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, 100, 355–61.
184. Schoonhoven, L.M. and Blom, F. (1988). Chemoreception and feeding behaviour in a caterpillar: towards a model of brain functioning in insects. Entomologia Experimentalis et Applicata, 49, 123–9.
185. Schoonhoven, L.M. and Derksen–Koppers, I. (1976). Effects of some allelochemics on food uptake and survival of a polyphagous aphid, *Myzus persicae*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 19, 52–6.
186. Schoonhoven, L.M. and Dethier, V.G. (1966). Sensory aspects of host-plant discrimination by lepidopterous larvae. Archives Ne´erlandais de Zoologie, 16, 497–530.
187. Schoonhoven, L.M. and Luo, L.E. (1994). Multiple mode of action of the feeding deterrent, toosendanin, on the sense of taste in *Pieris brassicae* larvae. Journal of Comparative Physiology A, 175, 519–24.
188. Schoonhoven, L.M., and van Loon, J.J.A. (2002). An inventory of taste in caterpillars: each species its own key. Acta Zoologica Academiae Scientiarium Hungaricae, 48(Suppl 1), 215–63.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

189. Schoonhoven, L.M., Blaney, W.M., and Simmonds, M.S.J. (1992). Sensory coding of feeding deterrents in phytophagous insects. In Insect–plant interactions, Vol. 4 (ed. E.A. Bernays), pp. 59–79. CRC Press, Boca Raton.
190. Shields, V.D.C. and Mitchell, B.K. (1995a). Sinigrin as a feeding deterrent in two crucifer feeding, polyphagous lepidopterous species and the effects of feeding stimulant mixtures on deterrency. Philosophical Transactions of the Royal Society, London, B347, 439–46.
191. Shields, V.D.C. and Mitchell, B.K. (1995b). The effect of phagostimulant mixtures on deterrent receptor(s) in two crucifer-feeding lepidopterous species. Philosophical Transactions of the Royal Society, London, B347, 459–64.
192. Simmonds, M.S.J. and Blaney, W.M. (1991). Gustatory codes in lepidopterous larvae. Symposia Biologica Hungarica, 39, 17–27.
193. Simmonds, M.S.J. and Blaney, W.M. (1996). Azadirachtin: advances in understanding its activity as an antifeedant. Entomologia Experimentalis et Applicata, 80, 23–6.
194. Simmonds, M.S.J., Blaney, W.M., Mithen, R., Birch, A.N., and Fenwick, R. (1994). Behavioural and chemosensory responses of the turnip root fly (*Delia floralis*) to glucosinolates. Entomologia Experimentalis et Applicata, 71, 41–57.
195. Simmonds, M.S.J., Blaney, W.M., Ley, S.V., Anderson, J.C., Banteli, R., Denholm, A.A., et al. (1995). Behavioural and neurophysiological responses of *Spodoptera littoralis* to azadirachtin and a range of synthetic analogues. Entomologia Experimentalis et Applicata, 77, 69–80.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

196. Singer, M.C., Thomas, C.D., and Parmesan, C. (1993). Rapid human-induced evolution of insect– host associations. Nature, 366, 861–3.
197. Smith, B.D. (1966). Effect of the plant alkaloid sparteine on the distribution of the aphid *Acyrtosiphon spartii* (Koch). Nature, 212, 213–14.
198. Smith, C.M. (1989). Plant resistance to insects. A fundamental approach. John Wiley, New York.
199. Sta¨dler, E. (1978). Chemoreception of host plant chemicals by ovipositing females of *Delia* (Hylemya) *brassicae*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 24, 711–20.
200. Sta¨dler, E. (1986). Oviposition and feeding stimuli in leaf surface waxes. In Insects and the plant surface (ed. B. Juniper and T.R.E. Southwood), pp. 105–21. Edward Arnold, London.
201. Sta¨dler, E. (1992). Behavioral responses of insects to plant secondary compounds. In Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites, Vol. 2 (2nd edn) (ed. G.A. Rosenthal and M.R. Berenbaum), pp. 45–88. Academic Press, New York.
202. Sta¨dler, E. (2002). Plant chemical cues important for egg deposition by herbivorous insects. In Chemoecology of insect eggs and egg deposition (ed. M. Hilker and T. Meiners), pp. 171–204. Blackwell, Berlin.
203. Sta¨dler, E. and Buser, H.R. (1984). Defense chemicals in leaf surface wax synergistically stimulate oviposition by a phytophagous insect. Experientia, 40, 1157–9.
204. Sta¨dler, E. and Buser, H.R. (1984). Defense chemicals in leaf surface wax synergistically stimulate oviposition by a phytophagous insect. Experientia, 40, 1157–9.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

205. Sta¨dler, E. and Roessingh, P. (1991). Perception of surface chemicals by feeding and ovipositing insects. Symposia Biologica Hungarica, 39, 71–86.
206. Sta¨dler, E., Ernst, B., Hurter, J., and Boller, E. (1994). Tarsal contact chemoreceptor for host marking pheromone of the cherry fruit fly, *Rhagoletis cerasi*: responses to natural and synthetic compounds. Physiological Entomology, 19, 139–51.
207. Sta¨dler, E., Renwick, J.A.A., Radke, C.D., and Sachdev-Gupta, K. (1995). Tarsal contact chemoreceptor response to glucosinolates and cardenolides mediating oviposition in *Pieris rapae*. Physiological Entomology, 20, 175–87.
208. Stoner, K.A. (1990). Glossy leaf wax and plant resistance to insects in *Brassica oleracea* under natural infestation. Environmental Entomology, 19, 730–9.
209. Stork, N.E. (1980). Role of waxblooms in preventing attachment to Brassicas by the mustard beetle, *Phaedon cochleariae*. *Entomologia Experimentalis* et Applicata, 28, 100–7.
210. Sutcliffe, J.F. and Mitchell, B.K. (1982). Characterization of galeal sugar and glucosinolate-sensitive cells in Entomoscelis americana adults. Journal of Comparative Physiology A, 146, 393–400.
211. Takemura,M.,Nishida, R.,Mori, N., andKuwahara,Y. (2002). Acylated flavonol glycosides as probing stimulants of a bean aphid, *Megoura crassicauda*, from *Vicia angustifolia*. Phytochemistry, 61, 135–40.
212. Tanton, M.T. (1962). The effect of leaf toughness on the feeding of larvae of the mustard beetle, *Phaedon cochleariae* Fab. Entomologia Experimentalis et Applicata, 5, 74–8.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

213. Thompson, J.N. (1994). The coevolutionary process. University of Chicago Press, Chicago.
214. Thorsteinson, A.J. (1958). The chemotactic influence of plant constituents on feeding by phytophagous insects. Entomologia Experimentalis et Applicata, 1, 23–7.
215. Tjallingii, W.F. (1995). Regulation of phloem sap feeding by aphids. In Regulatory mechanisms in insect feeding (ed. R.F. Chapman and G. de Boer), pp. 190– 209. Chapman & Hall, New York.
216. Tjallingii, W.F. (2000). Comparison of AC and DC systems for electronic monitoring of stylet penetration activities by homopterans. In Principles and applications of electronic monitoring and other techniques in the study of homopteran feeding behavior (ed. G.P. Walker and E.A. Backus), pp. 41–69. Thomas Say Publications in Entomology, Entomological Society of America, Lanham, MD.
217. Tjallingii, W.F. and Hogen Esch, T. (1993). Fine structure of aphid stylet routes in plant tissues in correlation with EPG signals. Physiological Entomology, 18, 317–28.
218. Tjallingii, W.F. and Mayoral, A.M. (1992). Criteria for host-plant acceptance by aphids. In Proceedings of the 8th International Symposium on Insect–Plant Relationships (ed. S.B.J. Menken, J.H. Visser, and P. Harrewijn), pp. 280–2. Kluwer Academics, Dordrecht.
219. Van Drongelen, W. (1979). Contact chemoreception of host plant specific chemicals in larvae of various *Yponomeuta* species (Lepidoptera). Journal of Comparative Physiology, 134, 265–2.
220. Van Drongelen, W. and Van Loon, J.J.A. (1980). Inheritance of gustatory sensitivity in F1 progeny of

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

crosses between *Yponomeuta cagnagellus* and *Y. malinellus* (Lepidoptera). Entomologia Experimentalis et Applicata, 28, 199–203.

221. Van Helden, M. and Tjallingii, W.F. (1993). The resistance of lettuce (*Lactuca sativa* L.) to *Nasonovia ribisnigri*: the use of electrical penetration graphs to locate the resistance factor(s) in the plant. Entomologia Experimentalis et Applicata, 66, 53–8.
222. Van Loon, J.J.A. (1990). Chemoreception of phenolic acids and flavonoids in larvae of two species of Pieris. Journal of Comparative Physiology A, 166, 889–99.
223. Van Loon, J.J.A. (1996). Chemosensory basis of feeding and oviposition behaviour in herbivorous insects: a glance at the periphery. Entomologia Experimentalis et Applicata, 80, 7–13.
224. Van Loon, J.J.A. and Schoonhoven, L.M. (1999). Specialist deterrent chemoreceptors enable Pieris caterpillars to discriminate between chemically different deterrents. Entomologia Experimentalis et Applicata, 91, 29–35.
225. Van Loon, J.J.A. and Van Eeuwijk, F.A. (1989). Chemoreception of amino acids in larvae of two species of Pieris. Physiological Entomology, 14, 459–69.
226. Van Loon, J.J.A., Blaakmeer, A., Griepink, F.C., Van Beek, T.A., Schoonhoven, L.M., and De Groot, Æ. (1992). Leaf surface compound from *Brassica oleracea* (Cruciferae) induces oviposition by *Pieris brassicae* (Lepidoptera: Pieridae). Chemoecology, 3, 39–44.
227. Van Loon, J.J.A., Wang, C.-Z., Nielsen, J.K., Gols, R., and Qiu, Y.-T. (2002). Flavonoids from cabbage are feeding stimulants for diamondback moth larvae additional to

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

glucosinolates: chemoreception and behaviour. Entomologia Experimentalis et Applicata, 104, 27–34.

228. Verschaffelt, E. (1910). The causes determining the selection of food in some herbivorous insects. Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, 13, 536–42.
229. Vrieling, K. and Derridj, S. (2003). Pyrrolizidine alkaloids in and on the leaf surface of *Senecio jacobaea* L. Phytochemistry, 64, 1223–8. 233. Deleted.
230. Wensler, R.J.D. (1962). Mode of host selection by an aphid. Nature, 195, 830–1.
231. White, P.R., Chapman, R.F., and Ascoli-Christensen, A. (1990). Interactions between two neurons in contact chemosensilla of the grasshopper Schistocera americana. Journal of Comparative Physiology, A, 167, 431–6.
232. Woodhead, S., Galeffi, C., and Marini Betollo, G.B. (1982). p-Hydroxybenzaldehyde is a major constituent of the epicuticular wax of seedling *Sorghum bicolor*. Phytochemistry, 21, 455–6.
233. Yencho, C.G. and Tingey, W.M. (1994). Glandular trichomes of Solanum berthaultii alter host preference of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 70, 217–25.
234. Zielske, A.F., Simons, J.N., and Silverstein, R.M. (1972). A flavone feeding stimulant in alligatorweed. Phytochemistry, 11, 393–6.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الفصـل الثامن
التنوع هو القاعدة في انتخـاب الـعائل الـنباتي

تمهيد
التنوع الجغرافي
الاختلافات السكانية لنفس المنطقة
الاختلافات بين الأفراد
العوامل البيئية المسببة للتغيرات في تفضيل العائل النباتي
العوامل الداخلية المسببة للتغيرات في تفضيل العائل النباتي
الخبرة الحاثة للتغيرات في تفضيل العائل النباتي
الخبرة المسبقة والمبكرة للبالغات
معنوية التكيف للخبرة الحاثة للتغيرات في تفضيل العائل النباتي
الخلاصات
المصادر

تمهيد

التنوع هو الصفة الأساسية للحياة. وان مستويات التنوع الملاحظ هوبين الأنواع والعائلات والرتب والشعب والممالك... الخ. ولكن المدهش ايضاً هو وجود التنوع بين أفراد النوع الواحد. كذلك فإن مدى العائل النباتي للنوع الحشري ليس ثابتاً أو غير متغير. لقد أظهرت دراسات الباحث Meticulous ان بعض الأفراد من السكان أو سكان النوع الحشري ككل قد ترفض النباتات بالرغم من انها قد تعود لمدى العوائل النباتية الطبيعية للنوع الحشري. إن كلا من مديات العوائل النباتية ودرجات تفضيل النوع الحشري للنباتات المقبولة تبدو متباينة بين سكان النوع الواحد، وعليه فإن القول ان الحشرات العاشبة تظهر تفضيل ثابت للعائل النباتي هو قول خاطئ. إن الاختلافات في نزعة الأنواع الحشرية لا يجاد أو قبول العوائل النباتية قد يتم تحديدها وراثياً أوقد تكون ناتجة عن خبرة مسبقة. إن الخبرة المسبقة تضم التعليم المرتبط Associative Learning وغيرها من أنوع التعليم. من خلال الملاحظات المتعددة الموضحة في المراجع يبدو أن تنوع الأنماط الحياتية في تفضيل العائل النباتي واستخدامها بين الأفراد أو المجاميع السكانية للحشرات العاشبة هي عملية شائعة. إن الاختلاف الجيني أو الوراثي في تفضيل العائل هي أكثر من شائعة [49 و59]، وعلى أساس محدودية المعلومات في هذا المجال فإن التنوع في سلوك انتخاب العائل النباتي أو تفضيل الحشرة للعائل تشترك فيها العوامل الوراثية وعوامل الخبرة أو التجربة. لذلك فإن مهمة هذا الفصل تقوم على إيضاح أشكال الأنماط الحياتية لاختيار العائل النباتي.

التباين الجغرافي Geographical variation

في العديد من الحالات المعروفة وجد أن الحشرات الموجودة في مناطق جغرافية مختلفة ضمن مساحة انتشارها أظهرت اختلاف في تفضيلها للعائل النباتي. ففي شمال أمريكا تتغذى ناخرة الأوراق *Phyllonorycter blancardella* على أنواع التفاح التابعة للجنس *Mallus* فقط، بينما في أوربا حيث موطنها الأصلي فإن لها مدى

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

عائلي واسع حيث تتغذى على نباتات تعود لسبعة أجناس أخرى تعود للعائلة الوردية Rosaceae [85]. حالة أخرى مشابهة وجدت في قافز الأوراق من عائلة Cicadellidae المعروف بالاسم *Graphacephala ennahi*، موطنه الأصلي شمال أمريكا وكندا حيث يتغذى هناك على نباتات *Rhododendron*، وعندما وصل إلى أوربا في بداية القرن العشرين. وجد في أوربا متغذياً على أنواع نباتية مختلفة تعود لما يقرب من 13 عائلة نباتية. وتفسير ذلك انه بعد دخول الحشرة إلى المنطقة الجديدة، بدأت الحشرة بتوسيع مدى عوائها الغذائية تحت ظروف البيئة الجديدة حيث وجد [120]. من الأمثلة السابقة أن الحشرات قد تغير مدى عائلها الغذائي بعد إدخالها إلى منطقة جديدة.

ان وجود تباين واضح في مديات أو درجات تفضيل النوع الحشري لعوائله النباتية في المجاميع السكانية المختلفة لخنفساء كواورادو هو مثال اخر في هذا المجال ففي الأجزاء الجنوبية من أمريكا الشمالية، تتغذى خنفساء كولورادو البطاطا فقط على النوعين *Solanum rostratum* و*S. augustifolium*، ونادراً ما تتمكن من العيش على نبات الـ *S. elaegnifolium* والبطاطا الهجينة *S. tuberosum*. اما سكان الخنفساء الموجودة في أريزونا فقد تكيف للتغذية على النبات *S. elaeagnifolium* [63]. اما سكان الخنفساء الموجودة في كارولينا الشمالية فتنمو بشكل جيد على *S.carolinese* لكن وجد ايضاً ان الخنافس المجموعة من المناطق الشمالية لولاية كارولينا أظهرت انخفاض في نسبة بقاء الحشرة على العائل السابق [61] كما وجد ان جميع افراد خنفساء كولورادو المجموعة من الأجزاء الشمالية من أمريكا ماتت عند تربيتها على نبات *S.elaeagnifolium* [61]. إن زيادة المدى العائلي لخنفساء كولورادو البطاطا ليضم نبات البطاطا المزروعة في الماضي القريب هو نتيجة حدوث تغيرات وراثية كبيرة [82].

أمثلة أخرى وجدت في الفراشات ونطاطات الحشائش لبيان التباين بين سكان النوع الحشري الواحد في مدى العائل الغذائي. مثال ذلك الفراشة *Papilio glaucus* التي تنتشر في قارة أمريكا الشمالية وتتغذى على نباتات تعود لسبعة عائلات نباتية،

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

ولكنها في كل منطقة جغرافية تتخصص تقريباً بالتغذية على مجموعة معينة من النباتات. فمثلاً سلالة فلوريدا من *P. glaucus* تتغذى على نبات الـ *Magnolia virginiana* فقط وبذلك فهي وحيدة العائل، أما في ولاية أوهايو فتجد ان سكان هذه الفراشة تكون متعددة العوائل الغذائية [24] واستناداً إلى هذا الاختلاف في تفضيل الغذاء وقابليتها على استخدام عوائل غذائية مختلفة فإنه أمكن تمييز عدة نويعات Subspecies تعود للنوع *P. glaucus* [25 و118].

إن نطاط الحشائش *Schistocerca emarginata* مصنف على انه متعدد العوائل الغذائية، وذلك على الرغم من ان مجاميع سكانية من نفس النوع تعد وحيدة العائل الغذائي. ان الاختلاف في العادات الغذائية بين المجاميع السكانية للنوع الواحد هي ليست ببساطة نتيجة الاختلاف في الغذاء المتوفر للمجاميع السكانية المختلفة، ولكن من المحتمل ان تكون بسبب التباين الجيني بين المجاميع السكانية نفسها. ان حدوث انعزال جيني بين هذه المجاميع السكانية المرتبطة بمدى معين من العوائل قد يؤدي إلى نشوء سلالات حشرية لنوع معين تكون مرتبطة بالعائل وهذا قد يؤدي بدوره إلى نشوء ما يعرف بالاستنواع المتوطن Sympatric Speciation [131].

أمثلة أخرى إضافية حول دور التباين الجغرافي في تحديد المدى العائلي للأنواع الحشرية سجلت في حشرات حرشفية ومتشابهة الأجنحة وفي حشرات ذات الجناحين [5 و136]. إن اختلاف المجاميع السكانية الموجودة في مناطق مختلفة للنوع الحشري الواحد في تفضيلها للعوائل النباتية يعكس في الغالب التكيف الذي تظهره تلك المجاميع السكانية لظروف البيئة المحلية. ان العوامل او الظروف المحلية قد تسلط ضغطاً انتخابياً ينتج عنه أن تصبح تلك المجوعة السكانية متخصصة التغذية. مثال ذلك ما وجد في نوعي الخنافس القريبة من بعض *Larinus sturnus* و *L. jaceae* اللذان يتغذيان بداخل رؤوس نبات الشوك Thistle ونبات اخر قريب منه هو القنطريون الأسود Knapweeds وعند وجود سكان النوعين سوية فإنهما يمثلان بأنماط حيوية Biotypes تختاران أنواع نباتية أخرى للتغذية. والنمط الحيوي هو فرد أو مجموعة سكانية ممثلة للنوع مظهرياً ولكنها تظهر اختلافاً وراثياً في الجوانب الفسلجية والسلوكية

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

عن أفراد النوع. الجدول (8–1). إن أسباب الاختلاف في العوائل النباتية تبعاً للمنطقة الجغرافية في النوع الواحد غير معروف، الا انه يبدو لحد ما يعود إلى التباين الوراثي أو الجيني الحاصل بين سكان المناطق الجغرافية المختلفة [144 و145]، وهنا يجب عدم استبعاد أن المجاميع السكانية للنوع النباتي الواحد تختلف هي الأخرى تبعاً للمنطقة الجغرافية التي توجد فيها وهو عامل مهم قد يتسبب في اختلاف النوع الحشري في اختيار عوائله النباتية.

الجدول (8-1): الاختلافات المناطقية للعائل النباتي في نوعين متقاربين من الخنافس *Larinus sturnus* و*L.jaceae* (عن Zwolfer، 1970)

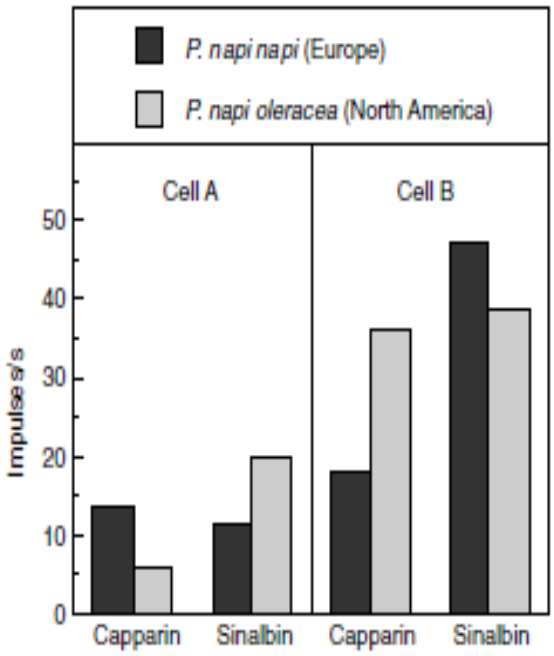
Larinus jaceae	Larinus sturnus	Geographical area
Carduus nutans	*Centaurea scabiosa*	Switzerland, Jura
n.p.	*Centaurea scabiosa*	Switzerland, Wallis
Centaurea scabiosa	n.p.	Germany, Pfalz
n.p.	*Carduus nutans*	France, Alsace

سبب اخر يعتقد أنه يقف وراء اختلاف المجاميع السكانية للنوع الواحد الموزعة في مناطق جغرافية مختلفة في مدى عوائله الغذائية هو اختلاف تلك المجاميع السكانية في مدى النبضات أو الروائح والمركبات التي تتحسسها أعضاء الحس الموجودة في تلك المجاميع السكانية. مثال ذلك الفراشات *Pieris napi* الموجودة في مناطق جغرافية مختلفة (أوربا وأمريكا الشمالية) أظهرت استجابات حسية مختلفة لمركبات الـ Glucosinolates المهمة في تمييز العائل النباتي (الشكل 8–1). إن هذا التباين في الاستجابة الكيميائية بين النويعين ربما يرجع إلى الاختلاف في أنواع العائل النباتي بين أوربا وامريكا الشمالية.

إضافة إلى التباين بين أفراد النوع الواحد في درجة تفضيل العائل النباتي والتي سجلت في معظم الأنواع الحشرية التي تم دراستها، إن حدود التباين (تسعى الحشرات إلى الحفاظ على علاقتها بالنبات) تعد صفة مهمة. إن خنفساء كولورادو البطاطا تمثل مثل هذه الحالة حيث ان مجموعتي سكان هذه الحشرة في أمريكا الشمالية والمجاميع السكانية الثلاثة لخنفساء كولورادو في أوربا درست هذه المجاميع السكانية الخمسة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

لتحديد صفات التشابه والاختلاف بينها من حيث استجاباتها السلوكية لعوائل لها من أنواع العائلة الباذنجانية فضلاً عن سلوكها تجاه الأنواع غير العائلة لها من أنواع العائلة الباذنجانية. هذه المجاميع السكانية منعزلة عن بعضها منذ 70 سنة ولازالت أي ما يقارب 150 جيل، هذا الانعزال ادى إلى ظهور تباين معنوي في السلوك المتعلق بالعوائل الغذائية بين المجاميع السكانية الخمسة خاصة بين مجاميع نفس القارة، إن ما سبق يظهر ان الاختلافات البيئية (العوائل البديلة والأعداء الحيوية) بين القارتين تعمل كعوامل ضغط انتخابي [134]. في أواسط القرن العشرين ظهر كروموسوم جديد في السلالة الأمريكية لخنفساء كولورادو وانتشرت بسرعة في أمريكا الشمالية هذه السلالة لا توجد في أوربا [63].



الشكل (8-1): حساسية الشعيرات المستقبلة الكيميائية الموجودة على رسغ نويعي الـ *Pieris napi* لنوعين من مركبات الـ Glucosinolates.ان النويع *P.napi napi* جمعت فراشات من أوربا فيما جمعت فراشات نبضات العصب الحساس لمركبي الـ Glucosinolate (A وB) عند تنبيه العصب بـ 100 مايكروليتر/ مل من الـ Capparin وSinalbin وقد اظهر النويعين تباين معنوي في الاستجابة لكلا المركبين (عن Du واخرون، 1995) [51].

الاختلافات السكانية لنفس المنطقة

Differences between population in the same region

في بعض الأحيان لوحظ وجود اختلاف واضح في تفضيل العائل بين المجاميع السكانية للنوع الحشري القريبة من بعضها أو الموجودة في مساحة محددة. فمثلاً وجد ان الفراشة البالغة المعروفة بالاسم *editha* من عائلة *Euphydryas*

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

Nymphalidae تضع بيضها على خمسة عوائل نباتية مختلفة تعود لعائلة Scrophulariaceae في كاليفورنيا. وقد وجد ايضاً ان بعض المجاميع السكانية لهذه الحشرة كانت وحيدة العائل تماماً بينما مجاميع أخرى كانت وحيدة العائل ايضاً ولكنها احياناً يمكنها ان تتغذى على عائل ثاني. فيما بضع مجاميع منها لوحظ انها تضع بيضها على أربعة أنواع من العوائل النباتية تعود لأربعة أجناس نباتية مختلفة. إن الاختلاف الذي سجل بين المجاميع السكانية للنوع *E. editha* ليس سببه الرئيس الاختلاف في نوفر الأنواع النباتية العائلة [165]. تحت الظروف المختبرية فان تفضيل العائل النباتي في هذه الفراشة لم يكن بالوضع الذي تم ملاحظته في الحقل، وان الاختلافات التي لوحظت بين المجاميع السكانية في الحقل هي اختلافات مستمرة ومحافظ عليها مما يدل على أنها اختلافات مرتبطة بعوامل وراثية [126] وان هذه المجاميع السكانية تشكل أنماط بيئية مختلفة Ecotype [55]. وعليه فان نباتات نفس النوع الموجودة في مواقع مختلفة قد تهاجم من قبل أنواع حشرية مختلفة كنتيجة لعملية التحديد الجيني أو الوراثي لتلك الاختلافات في قبولها لتلك الحشرات العاشبة. أن الأنواع الحشرية والنباتية ذات المجاميع السكانية المختلفة ضمن نفس المنطقة تكون أكثر عرضة للتنوع غير المتوطن Allopatric Speciation.

الاختلافات بين الأفراد Differencess between individuals

إن كل شخص يبحث في الاستجابات التي تظهرها الحشرات للتغذية على الأنواع النباتية المختلفة، يلاحظ أنها تظهر سلوكاً منحرفاً وأنها لا تتبع التفضيل الذي يمليه عليها مدى عوائها الغذائية الاعتيادية وان هذا المزاج المنحرف غالباً ما يحدث واعتبار ذلك مجرد حالات غير طبيعية [11]. لقد لوحظ السلوك المنحرف في تجربة نفذت على يرقة حشرة *Sphinx ligustri* التي تتغذى طبيعياً على نبات جنبة الرباط الـ Privet وبعض النباتات التابعة لعائلة Oleaceae، حيث تم إزالة عشرة يرقات من على غذائها الشائع، وبعد تجويعها لمدة ساعة واحدة وضعت كل يرقة على ورقة من أوراق الدفلة وان جميع الأوراق أخذت من نفس النبات، وكما متوقع فان اليرقات لم تتغذى جميعها خلال الساعات الاربعة بعد وضعها على الأوراق وفي أحسن الأحوال فإنها

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

أخذت بعض القضمات للتذوق، ماعدا يرقة واحدة حيث بدأت بالتغذية حالا واستهلكت 3.8 سم^2 من سطح الورقة النباتية خلال فترة التجربة ومن الواضح ان هذه اليرقة لم تظهر أي مانع سلوكي يمنع تغذيتها على ورقة الدفلة التابعة لعائلة Apocynaceae حيث تمتاز نباتات هذه العائلة بسريان مادة حليبية منها عند تضررها أو جرحها حيث إن هذه المادة الحليبية تحوي مواد كاردينولية Cardenolides عالية السمية ويبدوان هذه المادة لا تؤثر في اليرقة حيث نمت وتطورت بشكل طبيعي بالرغم من تناولها لغذائها غير اعتيادي بالنسبة لها. ان ملاحظات من هذا النوع ليست نادرة (الشكل 8-2) [112].



الشكل (8-2): النشاط التغذوي لخمسة يرقات لحشرة *Manduca sexta* الموضوعة بشكل منفرد على أوراق نبات غير عائل لها هو الـ Dandelion لمدة أربعة ساعات جميع الأوراق جمعت من نفس النبات. ثلاثة يرقات منها رفضت التغذية بينما اليرقتين المتبقية بدأت بالتغذية مباشرة وتناولت كمية جيدة من أوراق النبات. الجزء الأبيض من الورقة يمثل الجزء المستهلك.

هناك تسجيلات عديدة تشير إلى ان إناث الحشرات قد تخطيء في وضع البيض على النباتات من غير عوائلها الاعتيادية [90 و119] هذه الظاهرة ايضاً نالت الكثير من الاهتمام. ان وجود أفراد تنحرف عند اختيار العائل عن الاعتيادي تعكس عشوائية التباين عن الطفرات. هذا التباين بين الأفراد في اختيار العائل يبقى ضمن الانتخاب الطبيعي لكي يتمكن النوع من مواكبة التغيرات الحاصلة في ظروف البيئة التي تعيش فيها. إن الملاحظات أظهرت ايضاً أن الأنواع الحشرية عامة التغذية تخطيء بشكل أكبر في وضع البيض على العوائل غير المناسبة مقارنة بالأنواع الحشرية المتخصصة [117] وقد يرجع ذلك إلى ان إناث الحشرات عامة التغذية تتعامل مع كمية كبيرة جداً

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

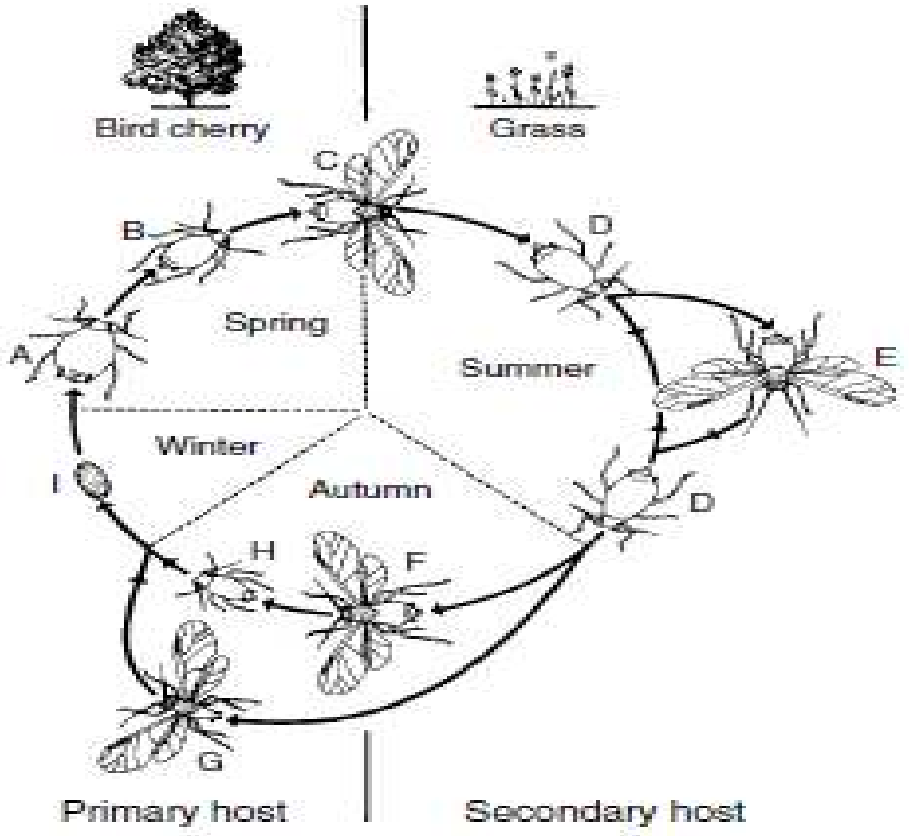
من المعلومات فضلاً عن محدودية السعة العصبية لمعالجة المعلومات مما يسبب لها إرباك في قراراتها [14].

العوامل البيئة المسببة للتغيرات في تفضيل العائل النباتي

Environmental factors causing cheanges in host – plant preferences

للعوامل البيئية تأثير في تغيير الحشرة تفضيلها لعوائلها النباتية، هذه العوامل هي:-

أولاً) الموسم Seasonality:- إن تفضيل العائل النباتي يختلف مع الوقت بين افراد سكان النوع الواحد. والتباين الموسمي في تفضيل العائل النباتي معروف في العديد من أنواع المنْ التي أظهرت نوع من التغيير الإجباري بين عوائلها النباتية غير المرتبطة تقسيمياً خلال أجيالها المتعاقبة (الشكل 8-3).



الشكل (8-3): دورة حياة كاملة للمنْ *Rhopalasiphum padi* (A) الأمهات الأساسية Fundatrix (8).امهات اولية غير مجنحة (C) المن المهاجر. (D) حوريات غير مجنحة. (E) افراد مجنحة.(F) الجيل العذري.(G) ذكر(H) انثى واضعة للبيض (I) بيضة. (عن Dixon، 1973) [47].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

هذه العادة أو السلوكية سجلت في 10% من أنواع المنْ المعروفة لحد ألان، وذلك بالرغم من ان العديد من أنواع المنْ غير متبادلة العوائل قد انحرف عن إسلاف متبادلة العوائل الغذائية (77 و87 و121) وباختصار فان دورة حياة المنْ المتبادلة العوائل الغذائية أو ذات دورة الحياة الكاملة تتمثل في قيام الاناث المجنحة بمغادرة العائل الأولي في الربيع وان ذريتها الناتجة تقضي أشهر الصيف على العائل الثانوي الذي يكون من الحشائش عادة حيث ينمو عليه المنْ بشكل سريع ويتكاثر بشكل جيد، وأكثر من نموه على الأشجار (العائل الأولي) (81) وقد يرجع ذلك إلى احتواء عصارة اللحاء على كميات كبيرة من نايتروجين الأحماض الامينية (48). إن الأجيال الصيفية على العائل الثانوي تتكون من أفراد غير مجنحة تنضج بسرعة، والأفراد عذرية التكاثر تنتج صغار بسرعة وبشكل متعاقب. وفي بداية الخريف تبدأ الأشكال المجنحة بالظهور وتسمى بالأشكال الجنسية Sexuparae، حيث تطير هذه الأفراد عائدة إلى العائل الأولي لتضع البيض عليه حيث تقضي الشتاء بطور البيضة على العائل الأولي. إن عوائل المنْ الصيفية والشتوية تعود في الغالب إلى عائلات نباتية مميزة (الجدول 8-2). إن المنْ *Hyalopterus pruni* على سبيل المثال يتغذى خلال الصيف على نبات القصب *Phragmites communis* ثم تنتقل في الخريف إلى أشجار المشمش.

الجدول (8-2) عائلات نباتات العائل الأولي والثانوي لثلاثة أجناس من المنْ متبادلة العوائل الغذائية (عن Szelegiewicz، 1978) (48).

Aphid genus	Secondary host plants	Primary host plants
Rhopalosiphum	Poaceae	Rosaceae
Pemphigus	Asteraceae, Poaceae, Apiaceae	Salicaceae
Prociphilus	Pinaceae	Caprifoliaceae,Oleaceae, Rosaceae

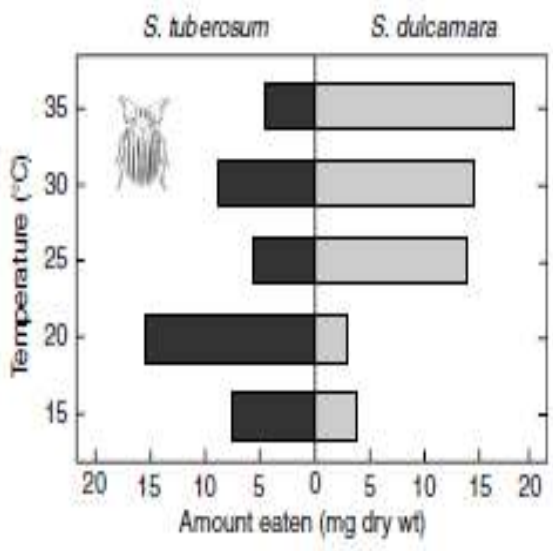
والسؤال ألان هوما الذي يجعل المنْ يهاجر ثانية إلى العائل الأولي في أواخر الصيف أو بداية الخريف؟ ويبدوان ذلك يرجع إلى تحسس المنْ بعض الإشارات الموسمية مثل فترة الإضاءة أو درجة الحرارة أو تحسس لإشارات مرتبطة بالحالة الفسيولوجية للنبات

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

(84 و87) هذه العوامل هي التي تحكم ظهور الأشكال البديلة في المنْ، هذه الإشارات يبدوانها تشترك في تغيير سلوك المنْ في عملية انتخاب العائل النباتي (77). أن التغيرات الموسمية في تفضيل العائل النباتي سجل وجودها ايضاً في حشرة السيكادا *Muellerianella fairmaiei* الثنائي الجيل في غرب أوربا. حيث تضع هذه الحشرة بيضها فقط على نبات *Juncus effuses* من عائلة Juncaceae (50) أمثلة أخرى وجدت في بعض حشرات حرشفية الأجنحة ثنائية الجيل والتي تتبادل دورة حياتها بين اثنين من العوائل النباتية خلال الجيلين المتعاقبين. حيث ان يرقات النوع *Tephrocylstis virgaureata* من عائلة Geometridae في الجيل الربيعي تتغذى على بعض نباتات عائلة Asteraceae (مثل نبات *Solidago* و*Sencio*) فيما تتغذى يرقات الجيل الصيفي على نباتات العائلة الوردية Rosaceae (مثل التابعة للأجناس *Crataegus* و*Prunus*) (75). من الممتع ايضاً معرفة العوامل التي تتحكم في اختيار الأنثى لاماكن وضع البيض في كلا الجيلين، الا أن عدة محاولات تمت لتحليل الأسباب المؤدية إلى التغير الحاصل في السلوك إن العوامل الموسمية قد تغير من كيمياء أو القيمة الغذائية للعوائل الغذائية لحد ما مما يجعل الحشرة تتوقف عن التغذية والانتقال إلى عائل اخر، كذلك فإن تفضيل الحشرة الوراثي أو الفطري قد يتغير هو الأخر في مثال اخر من حرشفية الأجنحة وجد ان النوع *Battus philenor* يمتاز بان تفضيله الموسمي للعائل النباتي يتم من خلال تغيير تفضيله لأجزاء النوع النباتي العائل إن التغير في تفضيل العائل النباتي من قبل النوع الحشري قد يحدث بشكل كبير من خلال التغير في نسبة الاناث الواضعة للبيض باستخدام طريقتي بحث مختلفة تعتمد على شكل الورقة النباتية إذ أن بعض الإناث تهبط على النباتات ذات الأوراق الرفيعة فيما إناث أخرى تهبط على النباتات ذات الأوراق العريضة لتضع البيض، إن الفراشات في هذه الحالة تعتمد في بحثها على رؤية الشكل أو الصورة كما هو الحال في حالة الطيور الباحثة عن فرائسها (138) إن الدراسات السلوكية تحت ظروف المختبر أكدت ان معظم الاختلافات في سلوك البحث لدى الفراشات كما تشاهد في الطبيعة قد يعود إلى الاختلاف في خبرة الحشرات الكاملة (100).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

ثانياً) الحرارة Temperature:- احياناً يمكن ان يعزى تغير تفضيل الحشرة لعائلها الغذائي إلى الحرارة. ان ترك خنافس كولورادو البطاطا للاختبار بين نوعين *Solanum dulcamara* والـ *S.tuberosum* وذلك عندما كانت درجة حرارة 25مْ أو أكثر حيث يبدوان التفضيل انعكس بعد ذلك (الشكل 8-4).



الشكل (8-4): تفضيل العائل الغذائي في خنافس كولورادو البطاطا عند درجات حرارية مختلفة. استهلاك الغذاء (ملغم/ خنفساء كل أربع ساعات ازداد مع زيادة درجات الحرارة بين 30-35 مْ وان تفضيل الغذاء تغير من *Solanum tuberosum* إلى الـ *S.dulcamara* (عن Bongers،1970)[23].

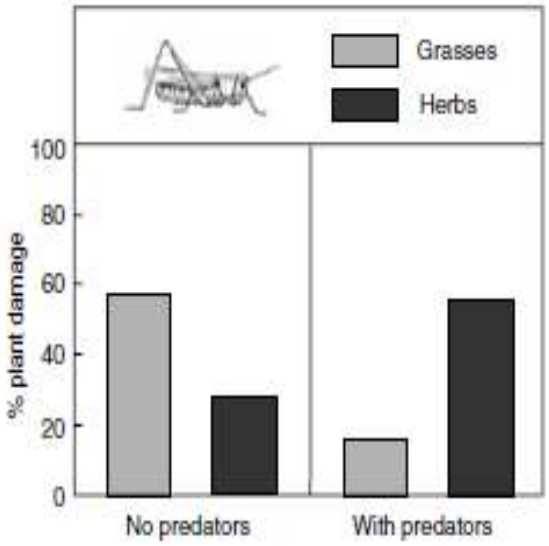
والسؤال ألان هو، هل ان الحرارة عملت على تغير التركيب الكيميائي لواحد أو لكلا نوعي النبات مما أثر في تغير استجابة الحشرات للنبات. أم أنه حصل تحور في سلوك الحشرات نتيجة حدوث تغير في الجهاز العصبي المركزي أوفي مستقبلاتها الكيميائية، والحقيقة إننا لا نملك أي معلومات في هذا المجال.

مثال أخر حول تأثير الحرارة في عادات التغذية لمنْ الجت *Therioaphis maculata*. حيث وجد أن بعض أصناف الجت المقاومة لهذا المنْ أصبحت حساسة له عند درجة حرارة 10مْ [109] والسؤال في هذا المثال هو فيما إذا عملت الحرارة على تحوير الحشرة أو النبات أوكليهما معاً. ملاحظات أخرى مشابهة سجلت في أنواع أخرى من المنْ وفي ذبابة هيشيان *Mayetiola destructor* الا أن اليات أو طريقة تأثير الحرارة في هذا المجال لازالت غامضة.

ثالثاً) مخاطر الافتراس Predation risks:- وهو عامل أخر خارجي يؤثر في سلوك الحشرة لانتخاب عائلها الغذائي وجدت في الحشرات العاشبة عند وجود أو

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

غياب المفترسات. إذ وجد مثلا أن نطاط الحشائش ذو الأرجل الحمراء *Melanoplus femur-rubrum* كان يتغذى بشكل دائم على الحشائش في غياب العنكبوت المفترس لهذا النطاط. أما عند وجود المفترس فإن النطاط يفضل التغذية على الأعشاب (الشكل 8-5) هذا التغير ربما يرجع الى أن الأعشاب تشكل غطاء نباتي معقد التركيب مما يوفر ملجأ جيد للنطاط من العناكب المفترسة. هذا التغير يعكس التغير في سلوك الانتخاب بدلاً من تغيير تفضيل الغذاء [10 و45].



الشكل (8-5): الأضرار المتسببة عن النطاط *M.femur-rubrum* على الحشائش والأعشاب في غياب أووجود العناكب المفترسة (عن Beckerman واخرون، 1997) [10].

العوامل الداخلية المسببة للتغيرات في تفضيل العائل الغذائي

Internal factors causing changes in host – plant preference

إن تفضيل الحشرة المفردة لعائلها النباتي لا يبقى ثابتاً خلال فترة حياتها ولكنه قد يتغير تبعاً للعوامل الآتية:-

أولاً) مرحلة النمو Developmental stage:- إن المدى العائلي في العديد من الأنواع الحشرية العاشبة قد يكون ضيقاً أو واسعاً خلال مراحل النمو اليرقي. وخلال الأعمار اليرقية الأخيرة فإن العديد من اليرقات تتقبل أنواع نباتية أكثر من تلك الأنواع التي تتقبلها الأعمار اليرقية الصغيرة. مثال ذلك يرقات العثة *Arctia caja* تكون قائمة العوائل الغذائية للأعمار الصغيرة صغيرة أو قليلة جداً، أما العمر اليرقي الأخير

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

فهولا يرفض أي عائل غذائي يقدم له [86]. ان التغير الحاصل في سلوك التفضيل الغذائي خلال مراحل النمو ربما هو حالة من التعبير عن التغير الحاصل في الاحتياجات الغذائية لليرقة خلال مراحل نموها. وذلك لأنه لا يوجد أي سبب يجعلنا نعتقد بثبات الاحتياجات الغذائية خلال مراحل نموها، للبحث عن التغييرات المحتملة في تفضيل الغذاء مع مرور الوقت تم تربية يرقات الفراشة الغجرية *Lymanteria dispar* على نوعين من البيئات أو الأغذية الصناعية وان احد هذه الأغذية احتوت على مستوى من الدهون اقل من المستوى المثالي للدهون، فيما النوع الثاني من الغذاء كان ذو مستوى منخفض من البروتين وتم ملاحظة تغذية اليرقات على نوعي الغذاء من العمر اليرقي الأول وحتى العمر اليرقي الأخير ووجد ان اليرقات ابتعدت عن الغذاء منخفض الدهن وذو المستوى العالي من البروتين وانتقلت إلى الغذاء قليل البروتين وذو نسبة الدهون العالية. هذا التغير في اختيار الغذاء ربما يعكس حالة من التكيف مع تغير الاحتياجات الغذائية للحشرة [129]. مما سبق يتضح ان انتقال يرقات الفراشة الغجرية من نبات إلى أخر للتغذية في الطبيعة على أنواع نباتية مختلفة حيث تتغذى على عدة أنواع نباتية خلال فترة نموها يعكس حالة الاختيار أو الانتخاب الذاتي الذي تقوم به اليرقة لكي تحصل على الغذاء المثالي الذي يلبي احتياجاتها الغذائية [5]. في الجراد المهاجر *Locusta migratoria* ان المتطلبات النسبية للحشرة من البروتينات والكاربوهيدرات تتغير خلال عملية نمو أجسام الحشرات الكاملة. وقد وجد أن الاستجابات العصبية لأعضاء الحس الكيميائية الموجودة على الملامس الفكية في هذه الحشرة يبدو أنها تتناغم مع عملية تبادل البروتين والسكر، مما يدل على وجود تغذية راجعة للمعلومات ما بين الاحتياجات الغذائية وحساسية المستقبلات [124].

إن بعض أنواع اليرقات تظهر بشكل واضح تغير في التغذية على اجزاء عائلها النباتي خلال مراحل نموها، إن الأسباب الكامنة وراء ذلك لازالت غير واضحة. إن العوامل الغذائية أو التغير في مخاطر الافتراس مع زيادة حجم اليرقة قد يسلط ضغط انتخابياً يؤدي إلى تغيير موقع التغذية على النبات [102]. إن التغيرات الموسمية الحاصلة في نوعية النبات قد تلعب دوراً في تغيير اليرقة للجزء النباتي الذي تتغذى

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

عليه. كذلك فأن نمو اليرقة يؤدي إلى إحداث تغيرات مظهرية تمكنها من التغذية على الأنسجة القوية أو الصلبة.

إن الأعمار اليرقية الصغيرة لحشرة *Pieris napi oleracea* الأمريكية الأصل رفضت التغذية على النبات المستورد *Alliaria petiolata* من العائلة الصليبية وهو نوع من ثوم الخردل وذلك بسبب وجود مادة الـ Cyanopropenyl glycoside المعروفة بالاسم Alliarinoside المسببة لتسمم اليرقات بعد هضم الطعام، ومع تقدم اليرقة بالعمر تصبح غير حساسة لهذا المركب، الا أنها تبقى ممتنعة عن تناول نبات الخردل المستورد بسبب وجود Glycoside أخر مانع للتغذية في نفس النبات هو Isovitexin 6-D-B-glucopyranoide [106]. إن المثال السابق يوضح ان الحساسية للمركبات الدفاعية الموجودة في النبات قد تتغير خلال مراحل نمو اليرقة. هناك العديد من حالات التغير في سلوك وعادات التغذية سجلت خلال نمو يرقات العديد من أنواع عائلة Lycaenidae هذه الأنواع هي نباتية التغذية ولكن في بعض الأحيان وجد ان يرقات تلك الأنواع تتوقف عن النمو وتسقط على الأرض، حيث يتم تبنيها أو احتضانها من قبل النمل الذي يقوم بأخذها إلى أعشاشه ووضعها بين حضنته، حيث تقوم اليرقات بإنتاج إفرازات من غدد خاصة تحوي أكثر من 20% سكريات وكميات قليلة احياناً من الأحماض الامينية، هذه الإفرازات تهدئ وتسترضي النمل الذي يقوم بالمقابل على حماية اليرقات من المفترسات والطفيليات. بعد ذلك تقوم اليرقات وهي بداخل حجرات حضنه النمل بالتهام الأنسجة المفرزة للمادة المغذية للحضنة كما تقوم بالتغذية على الحضنة وبذلك تتحول اليرقات من عاشبات إلى لاحمات [53]. هذه الظاهرة سجلت ايضاً في خنافس الطحين *Tribolium castaneum* [143] وحفار ساق الذرة *Diatreae grandiosella* [135] وخنفساء أوراق دغل الحليب *Labodomea clivicollis* [46]. اختلافات كبيرة في تفضل الغذاء وجدت بين الأطوار اليرقية والحشرات البالغة. فيرقات جذور الذرة *Diabrotica virgifera virgifera* وهي وحيدة العائل الغذائي حيث تتغذى فقط على جذور الذرة بينما كاملاتها من الخنافس تكون متعددة العوائل الغذائية [31]. هذا التغير في التفضيل

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الغذائي ربما يعزى إلى التغير في الاحتياجات الغذائية ما بين طوري اليرقة والكاملة فضلاً عن التغير في الظروف البيئية.

ثانياً) تأثير الجنس في اختيار الغذاء Insect sex affects food choice:-

في تجربة على يرقات الفراشة الغجرية المذكورة في الفقرة السابقة وجدان هناك فرق معنوي بين الأعمار اليرقية الصغيرة والكبيرة في التفضيل الغذائي فضلاً عن التفضيل الغذائي بين يرقات الذكور والاناث. حيث ان يرقات الذكور تناولت كمية أكبر من الغذاء ناقص البروتين والعالي أو الغني بالدهون مقارنة بيرقات الاناث. إن هذه النتائج تعكس بوضوح الملائمة الفسيولوجية لحقيقة ان ذكور النوع من العث تمتلك أجنحة لها القدرة على الطيران وهي تحتاج إلى الدهون لتخزينها كوقود للطيران، اما الاناث فهي تحتاج كميات إضافية من البروتين لنمو البيض [129]. إن الاختلافات الهرمونية مابين يرقات الذكور والاناث تلعب دوراً في السيطرة أو تنظيم حدود التوازن ما بين البروتين والدهون المتناولة من قبل اليرقات. في مثال اخر لحشرة *Lampoinius portoricensis* المعروفة بالحشرة العصوية الماشية الاستوائية حيث يتم تقديم أوراق أربعة عوائل غذائية شائعة لذكور وإناث الحشرة ووجد ان ذكور وإناث الحشرة استهلكت كميات متباينة نسبياً من أوراق العوائل الأربعة كما هو الحال في يرقات الفراشة الغجرية [107]. الملاحظات الحقلية أظهرت هي الأخرى وجود فرق بين الذكور والاناث في التفضيل الغذائي في عدد من أنواع نطاط الحشائش ومنها النوع *Oedaleus sensgalensis* الذي استخدمت منه ذكور في مراحل نمو مختلفة واناث غير ناضجة وتركت للتغذية على أوراق نبات الدخن Millet، الاناث الناضجة فضلت التغذية على عرانيص بذور الدخن الحليبية وذلك لتلبية احتياجاتها من البروتين المتزايدة خلال عملية تكوين البيض [26]. دراسة حقلية أخرى على 14 نوع من نطاطات الحشائش أظهرت ان تركيبه الغذائي والتفضيل الغذاء اختلفت معنوياً بين الجنسين، هذه النتائج أدت إلى الخلاصة القائلة ان الأنماط الوراثية للذكور والإناث تشغل بيئات غذائية مختلفة [141].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الخبرة الحاثة للتغييرات في تفضيل العائل النباتي

Experience-induced changes in host –plant preference

على العكس من الفقريات، فإن الحشرات العاشبة بشكل عام أو خاص يكون سلوكها المرتبط بالغذاء هو سلوك محدد وراثياً بشكل رئيس ولا يعتمد على الخبرة كما في الفقريات، وبالرغم من ذلك فإن هناك عدة أنواع من التعلم قد تعمل على إحداث تغير معنوي في سلوك التغذية ووضع البيض، وهناك نوعين رئيسين من التعلم أمكن تميزهما هما:-

أولاً) التعلم المرتبط Associative learning:- وهو القدرة على ربط بعض العلاقات المؤقتة بين الأحداث مع بعض.

ثانياً) التعلم غير المرتبط Non-associative learning:- ويضم الأنواع البسيطة من التعلم حيث لا يوجد أي ارتباط بين المنبه الشرطي والمنبه غير الشرطي (13 و133).

وفيما يأتي شرح مفصل لطريقتي التعلم:-

أولاً) التعلم غير المرتبط:- ان التغيرات التي تحدث في تفضيل الحشرات العاشبة لعوائلها الغذائية جراء هذا النوع من التعلم تحدث من خلال ما يأتي:-

1-) التكيف للمانعات Habituation to deterrents:- إن التكيف أو عدم التحسس للمركبات المانعة لتغذية الحشرات نتيجة تلاشي الاستجابة للمنبهات المتكررة التي تسببها المركبات المانعة (80) تمثل الشكل الأبسط من أشكال التعلم.

إن تخصص الحشرات العاشبة يعتمد على قبول النوع الحشري للعائل النباتي وان هذا القبول يحدده وجود بعض مركبات النبات الثانوية والتي تثبط عملية التغذية. إن التكيف او التعود على منبهات المركبات المانعة تمت دراسته بشكل مفصل، ففي مثال تم تقسيم حوريات العمر الخامس حديثة الانسلاخ لنوعي الجراد *Schistocerca gregaia* و *Locusta migratoria* الى مجموعتين، المجموعة الأولى تم تربيتها على أوراق ذرة بيضاء غير معاملة (المجموعة البسيطة او عديمة الخبرة) اما المجموعة الثانية (الخبيرة) فتم تعريضها لأوراق ذرة معاملة بمادة مانعة خفيفة هي

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

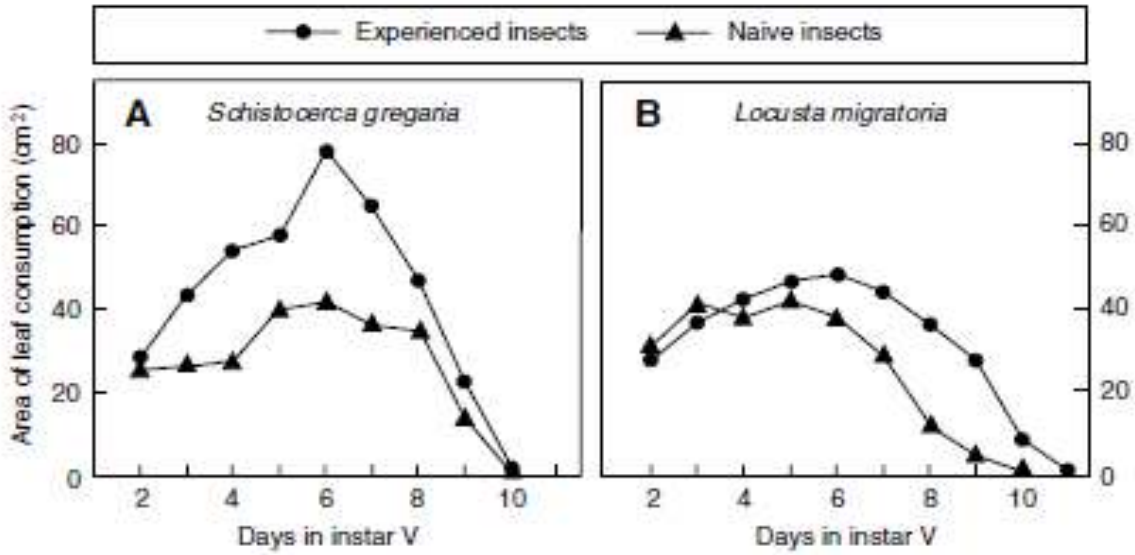
تارتاريت هيدروجين النيكوتين لمدة 19 ساعة ثم تعريضها لغذاء غير معامل لمدة خمسة ساعات يومياً في اليوم، بعد ذلك تم اخذ عشرة حوريات (بسيطة غير خبيرة) وعشرة حوريات خبيرة وتركت للتغذية على اوراق الذرة المعاملة بالمادة المانعة كل مجموعة على انفراد وتركت للتغذية لمدة 19 ساعة، تم بعدها حساب الكميات المستهلكة من الغذاء لكل مجموعة، حيث يتضح من الشكل (A 6-8) ان حوريات الـ *S.gregaria* الخبيرة قد استهلكت كمية اكبر من الاوراق المعاملة بالمادة المانعة مما يشير الى تكيف وتعود الحوريات على المادة المانعة وذلك مقارنة بالكميات التي تناولتها الحوريات البسيطة او غير الخبيرة. أما حوريات جراد النوع *L.migratoria* متخصصة التغذية (الشكل B 6-8) فقد أظهرت هي الأخرى نوعاً من التكيف للمادة المانعة ولكن بدرجة اقل [68].

إن التكيف او التعود قد يحدث لبعض المركبات الكيميائية، بينما لا يحدث مع مركبات أخرى. مثال ذلك وجد ان فراشة التبغ الـ *Manduca sexta* تكيفت بسهولة لوجود مادة الـ Salicin في غذائها، فيما لم تتمكن من التكيف لوجود حامض Aristolochic بكميات قليلة في غذائها (58) كما وجد ان الجراد اظهر تكيفاً نسبياً للمركبات المانعة الضعيفة التي تثبط التغذية لأقل من 12ساعة [69 و131]. إن الحشرات لا تستطيع التكيف للتغذية على النباتات من غير عوائلها حتى لو كانت النباتات دون مستوى المقبول [67] وقد وجد أن النباتات غير العائلة في حالة الحشرات المتخصصة وبسبب وجود المركبات المانعة تمنع عملية التكيف لتأثير المركبات المانعة الموجودة في تلك النباتات [64]. إن هذا التوضيح تدعمه نتائج ملاحظة ان العديد من يرقات حرشفية الأجنحة وبعد تكرار تعريضها تمكنت من التكيف لمركب مانع مفرد هو الازادراكتين Azedirachtin ولكنها لم تتمكن من التكيف لمستخلص النبات الذي ضم المركبات جميعها [2 و22].

والسؤال ألان هل ان عملية التكيف تحدث في الجهاز العصبي المركزي ام انها عملية تغييرات تحدث في جهاز الاستقبال الكيميائي المحيطي المسؤول عن زيادة قبول المركبات المانعة؟ إن نتائج التجربة التي سبق الإشارة اليها عند إضافة مادة الـ

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

Salicin لغذاء يرقات الـ *Manduca sexta*. انخفضت حساسية مستقبلات المانعات في اليرقات لمركب الـ Salicin مما يشير الى مساهمة المستقبلات الكيميائية في عملية التعلم[111]. هذه النتائج تتفق مع فكرة انه إضافة الى عمليات التعلم المركزية، فإن عملية التعلم المرتبطة بالجهاز العصبي المحيطي تحدث ايضاً [57 و113]. ومع ذلك فإن الدراسة التي أجريت على حوريات الجراد *Schistocerca gregaria* لبيان الأسس العصبية للتكيف لمادة تارتاريت هيدروجين النيكوتين المانعة للتغذية لم تظهر حدوث أي تغييرات في نظام الاستقبال المحيطي مما يشير الى انه في هذه الحشرة فقط فإن التعلم عن طريق الجهاز العصبي المركزي هو الأسلوب الوحيد للتعلم.



الشكل (6-8) كميات أوراق الذرة المعاملة بالمادة المانعة المستهلكة يومياً من قبل حوريات العمر الخامس الخبيرة والبسيطة (A) يمثل الجراد الصحراوي متعدد العوائل الغذائية *S.gregaria* (B) يمثل حوريات الجراد *L. migratoria* قليلة العوائل الغذائية (عن Jermy وأخرون، 1982) [69].

في تجربة مميزة تم تغليف الملامس الفكية بمادة النايلون حيث ان هذه الملامس تشكل 30% من المستقبلات الكيميائية الموجودة على جميع أجزاء الفم. تم بعد ذلك تقديم المادة المانعة تارتارات هيدروجين النيكوتين بشكل محلول وضع داخل أنابيب لحوريات التجربة فيما احتوت أنابيب معاملة المقارنة على الماء المقطر حيث تركت الحوريات مع الأنابيب لعدة ساعات يومياً وبعد مرور أربعة ايام من بدء التجربة تم تقديم أوراق

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

النبات العائل المعاملة بـ تارتارات هيدروجين النيكوتين ووجد ان الحشرات المعرضة للمادة المانعة استهلكت كمية اكبر من الاوراق المعاملة بالمادة المانعة مقارنة بحوريات معاملة المقارنة وكان التباين في الكميات المستهلكة من الغذاء معنوياً وذلك بالرغم من ان تغليف الملامس الفكية منع استقبال المركب المانع للتغذية. هذه التجربة تشير بوضوح ان التكيف للمادة المانعة المخزنة في الجهاز العصبي المركزي وان المعلومات حول المادة المانعة مخزن في الجهاز العصبي المركزي والذي سبق ان زودته بها المستقبلات الفكية قبل المعاملة تم مقارنتها مع المعلومات الواردة من مستقبلات أجزاء الفم الأخرى وذلك عند تناول الحوريات للأوراق المعاملة بالمادة المانعة خلال التجربة [132].

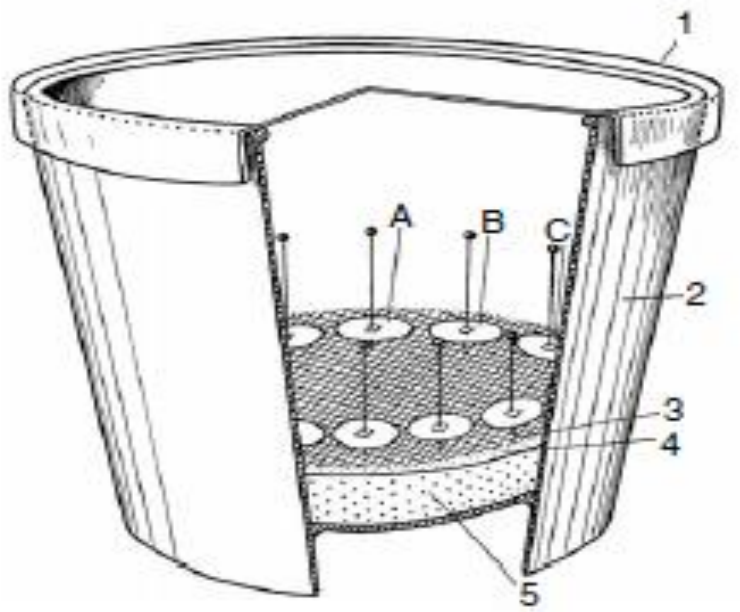
ويبقى السؤال لماذا لا تتمكن الأنواع الحشرية القابلة للتكيف للمركبات المانعة على القيام بذلك في جميع الحالات؟

إن الإجابة على ذلك هو أن بعض المركبات المانعة قد تكون غير مؤذية فسلجياً فيما بعض المركبات منها قد يكون ساماً، وفي الحالة الأخيرة فإن الحشرة التي لا تتمكن من تحسس هذه المركبات عبر الجهاز العصبي المحيطي او المركزي سيؤدي الى توقف عمل أنظمة إزالة السمية وموت الحشرة في النهاية [57].

2-) حث التغذية التفضيلية Induction of feeding preference:- إن المؤلفان Kirby و Spence في كتابهما علم الحشرات [74] لاحظا ان الحشرات قد تتغذى على عوائل مختلفة وان أفراد من الأنواع الحشرية عامة التغذية قد تظهر نوعاً من التخصص الغذائي. هذه الملاحظة وضعت تحت الدراسة من قبل Jermy وجماعته [68] وذلك بتربية ديدان او يرقات عرانيص الذرة لحشرة *Helicoverpa zea* على بيئة صناعية لغاية وصولها إلى نهاية العمر اليرقي الرابع. وبعد انسلاخها الى العمر الخامس، تم تقسيم اليرقات إلى أربعة مجاميع حيث تم تغذية ير قات العمر الخامس لكل مجموعة خلال فترة هذا العمر على الأغذية الآتية:-غذاء صناعي – نبات الجيرانيوم *Pelargonium hortorum* ونبات المديد (*Taraxacum officinale* (Dandelion ونبات اللهانة *Brassica oleracea* وبعد تحول اليرقات

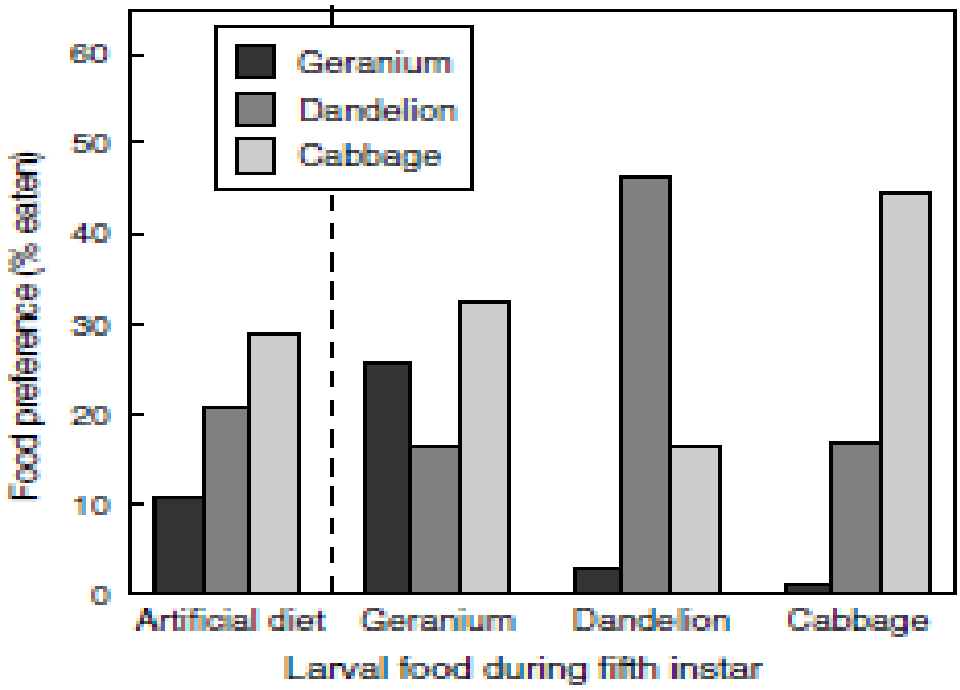
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

على الأغذية السابقة إلى العمر السادس تم تقديم أقراص ورقية من النباتات الثلاثة وهي طازجة وتركت اليرقات لاختيار الغذاء المفضل لديها (الشكل 8–7) حيث أظهرت نتائج التجربة أن اليرقات في كل مجموعة فضلت التغذية على الأقراص الورقية للنبات الذي سبق وان تغذت عليه خلال فترة عمرها اليرقي الخامس مقارنة بالنباتين الآخرين. اما اليرقات التي لا تمتلك أي خبرة مسبقة بسبب تغذيتها على بيئات صناعية فقد أظهرت نموذجا من التفضيل الغذائي اختلفت معنويا عن مجاميع اليرقات الثلاثة الأخرى (الشكل 8–8). أن تأثير الخبرة المسبقة في اختيار نوع الغذاء يسمى باستحثاث التفضيل Preference Induced ان طبيعة هذا الاستحثاث ووظيفته لا زالت معروفة بشكل كبير وهي لا تقع ضمن طرائق أو مجاميع التعلم المعروفة [68]. إن اليرقات المرباة على البيئة الصناعية وبسبب افتقار البيئة الصناعية لأي صفة كيميائية من صفات العائل النباتي فإنها تتقبل بسرعة أي عائل نباتي يقدم لها حتى لولم يكن من عوائلها [110] وبعد التغذية لمدة 1–2 يوم فإن اليرقة تتعود وتكتسب الخبرة للتغذية على النبات المقدم لها.



الشكل (8-7): اختيار التفضيل حيث ان C,B,A أقراص ورقية لثلاثة أنواع نباتية مثبته على طبقة من الشمع بواسطة الدبابيس، 1 –غطاء طبق بتري 2- حاوية غذاء ورقية 3 – سلك مشبك 4- ورق ترشيح مرطب 5 – طبق شمع (عن Jermy واخرون، 1968) [68].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



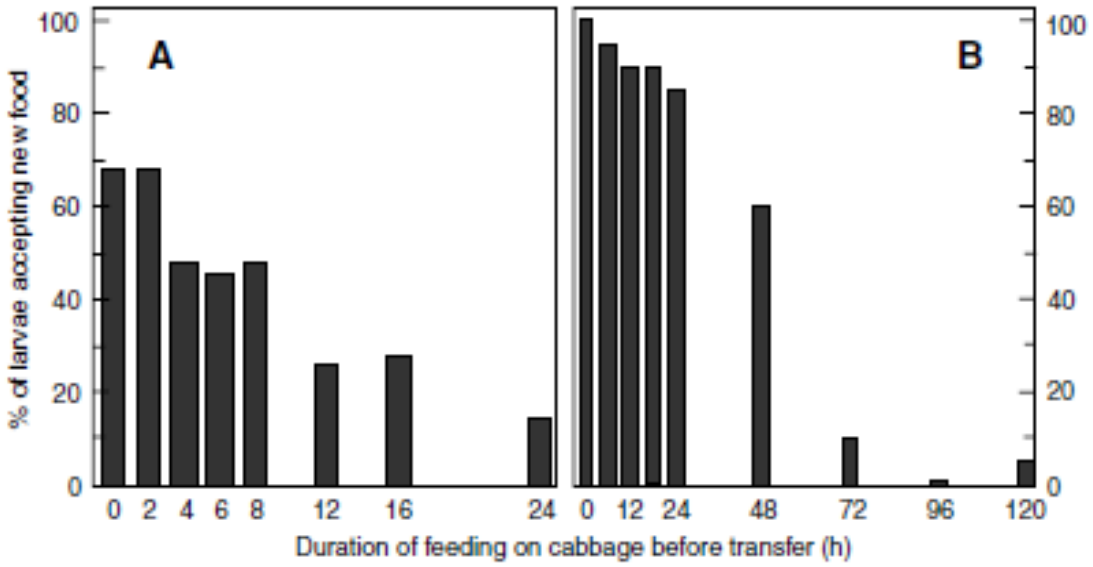
الشكل (8-8): التفضيل الغذائي ليرقات العمر السادس لحشرة *Helicoverpa zea* المرباة على البيئة الصناعية حتى نهاية العمر اليرقي الرابع وبعد ذلك تم تغذيتها خلال العمر الخامس على البيئة الصناعية والجيرانيوم والمديد واللهانة (عن Jermy وآخرون، 1968) [62].

أما في اليرقات الحديثة الفقس فإن تطور التفضيل الغذائي ينمو مع الوقت فبعد مرور 1–2 يوم من التغذية على النبات الذي ولدت عليه، فإن اليرقة ترفض التغذية على غذاء أخر (الشكل 8–9). إن نمو وتطور التفضيل الغذائي يعتمد على خبرة التغذية لدى الحشرة والتي تحصل عليها الحشرة من خلال تذوقها للمكونات او المحتويات النباتية والتي تستخدمها الحشرات فيما بعد كإشارات تقرر على ضوءها ان كان الغذاء مناسب او غير مناسب [103 و105].

إن الأمثلة السابقة عن استحثاث التفضيل الغذائي في يرقات الحشرات يقابله في الحيوانات الأخرى ما يعرف بظاهرة الانطباع في الذهن Imprinting او ما يعرف بالتعلم عن طريق التذكر حيث ان الحيوان يقرر اختيار غذاء معين دون الأغذية الأخرى بناءاً على خبرة او تجربة سابقة. إن اقل فترة تغذية تحتاجها الحشرة لاستحثاث عملية تفضيل الغذاء هو أربعة ساعات في حالة يرقات الـ *P.brassica* على نبات الـ *Tropaeolum majus* [83]. وان فترة الاستحثاث تتباين بين الأنواع الحشرية وذلك

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

تبعاً لنوع النبات المقدم للحشرة. مثال ذلك نلاحظه في الشكل (8-8) حول استحثاث التفضيل للنبات في يرقات عرانيص الذرة خلال فترة الانسلاخ من العمر اليرقي الخامس الى العمر السادس. في تجربة أخرى مع يرقات من نفس النوع حول استحثاث التفضيل الغذائي أظهرت ان عملية الاستحثاث استمرت لانسلاخين وان يرقات العمرين بين هذين الانسلاخين تركت للتغذية على البيئة الصناعية التي لا تحتوي على أي مادة من المواد التي تحتويها العوائل الطبيعية للحشرة.



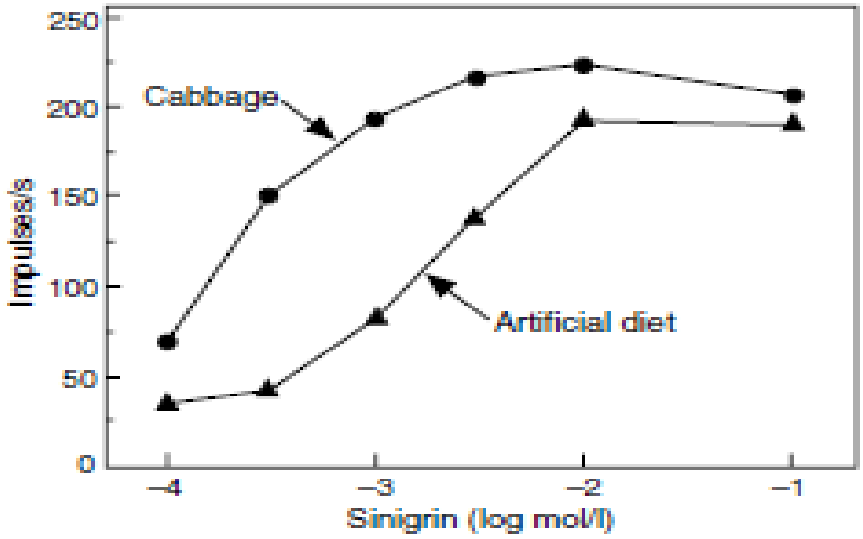
الشكل (8-9): التغير في قبول نبات أبو خنجر من قبل يرقات الـ *Pieris rapae* حديثة الفقس كعامل لفترة التغذية (الخبرة) على نبات اللهانة (عن Renwick وHung، 1995) (B) التغير في قبول البيئة الصناعية من قبل اليرقات حديثة الفقس لحشرة *P. brassicae* كعامل لفترة التغذية (الخبرة) على نبات اللهانة (عن Schoonhoven، 1977) [117].

إن استحثاث تفضيل الغذاء في بعض الحالات هي عملية صعبة جداً. وقد أشار Darwin [37] الى الملاحظة التي لاحظها الباحث Michely من ان يرقات دودة الحرير نوع *Bombyx hesperus* تتغذى في الطبيعة على أوراق نبات الـ Café diable واسمه العملي *Hamamelis virginiana* ولكن بعد تربية اليرقات على نبات *Ailanthus* فإنها ترفض لمس نبات الـ *Café diable* حتى لو ماتت جوعاً. اما عند تربية يرقات الـ *Pieris brassicae* على نبات اللهانة ونقل يرقات العمر

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الخامس منها الى نبات *Tropaeolum maju* فإن اليرقات ترفض التغذية على النبات الجديد وتموت نتيجة الجوع [83]. حالات أخرى تدلل على صعوبة عملية الاستحثاث لتفضيل الغذاء سجلت في بعض حشرات حرشفية الأجنحة [115]. إن ظاهرة استحثاث التفضيل الغذائي سجلت في العديد من الأنواع الحشرية التابعة لستة رتب هي مستقيمة الأجنحة ورتبة Phasmida ومختلفة الأجنحة ومتشابهة الأجنحة وغمدية الأجنحة وحرشفية الأجنحة. إن الانتشار الواسع لهذه الظاهرة تدل على اننا نتعامل مع نوع من التغير السلوكي الشائع الحدوث [62 و67]. لقد اقترحت العديد من الآليات لتفسير ظاهرة استحثاث التفضيل الغذائي والتغيرات المرتبطة بها [17]. إن العمليات الفسلجية التي تشترك في ظاهرة الاستحثاث لازالت غير مفهومة بشكل كامل لحد ألان. اما بالنسبة للخلفية العصبية لاستحثاث التفضيل للغذائي فإنه لا يعرف لحد ألان ما هو دور المستقبلات العصبية المحيطية في هذه العملية وكذلك الدور الذي يمكن أن يلعبه الجهاز العصبي المركزي في هذا المجال. في بعض الحالات وجد حدوث زيادة في حساسية المستقبلات الكيميائية لمركبات معينة في العائل النباتي عند تربية الحشرات على ذلك النبات. إن زيادة حساسية المستقبلات الكيميائية لمركبات معينة في النبات بعد تعريض الحشرات لذلك النبات الذي يمتلك تلك المركبات المميزة هذا الكلام يمكن توضيحه من خلال تربية يرقات *Spodoptera littoralis* على اللهانة أظهرت حساسية عالية لمركبات الـ Glucosinolates مقارنة بحساسيتها لتلك المركبات عند تربية اليرقات على بيئة صناعية تفتقر لتلك المركبات (الشكل 8-10) [114]. ملاحظة مشابهة تم تسجيلها حديثاً في نوع اخر من اليرقات، هي *Estigmene acrea* والتي تم تربيتها على غذاء خليط من عدة نباتات من ضمنها نوع نباتي يحوي الـ Pyrrolizidine alkaloids (Pas) أظهرت زيادة في الاستجابة في الخلايا المستقبلة لتلك المركبات. اما عند تربية نفس اليرقات لعدة أجيال على بيئة صناعية لا تحوي مركبات الـ (Pyrrolizidine alkaloids) لوحظ حدوث انخفاض في استجابة تلك اليرقات للغذاء الحاوي على (PAs) نقي [30 و39]. إن وجود ظاهرة التعلم العصبي المحيطي في أجهزة التحسس الكيميائي الحشرية بالرغم من وجود ومشاركة الجهاز

العصبي المركزي في هذه العملية. فإن سلوك التفضيل الغذائي لازال يعتمد على الجهاز العصبي المركزي.

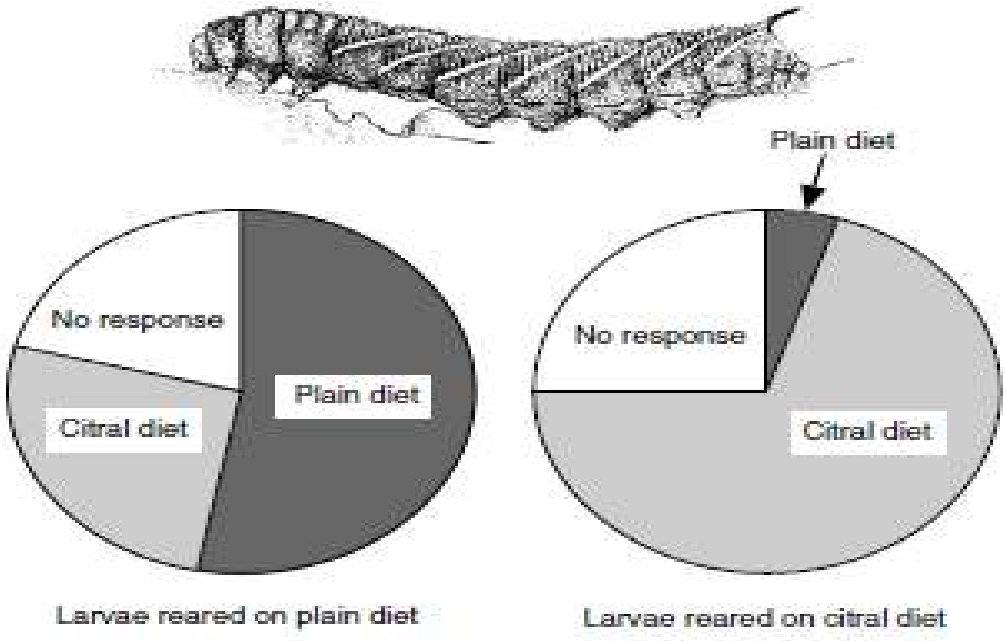


الشكل (8-10): الاستجابات العصبية بالنبضات للشعيرات الذوقية الوسطية من نوع Styloconicum على الفكوك السفلية ليرقات العمر الخامس لحشرة *Spodoptera littoralis* عندما تنبه بأحد مركبات الـ Glucosinolates مثل Sinigrin بتراكيز مختلفة وقد تم تربية اليرقات على أوراق اللهانة فيما أخرى ربيت على بيئة صناعية معتمدة على الفاصوليا. ان اليرقات المرباة على اللهانة أظهرت حساسية عالية لـ Sinigrin مقارنة باليرقات المرباة على البيئة الصناعية (عن Schoonhoven وآخرون، 1987) [114].

إن ظاهرة استحثاث التفضيل الغذائي أثبتت بوضوح ان الحشرات قادرة على التمييز ليس فقط بين النبات العائل وغير العائل وإنما التمييز ايضاً بين نباتات عوائلها من الأنواع المختلفة وعليه فإن الحشرات العاشبة قادرة على استقبال او استلام المعلومات الحسية الكيميائية بشكل مفصل او دقيق [38] او استقبال الصورة الكيميائية للنبات Chemical Gestalt، إن هذه المعلومات توضح درجة تعقد المنبهات التي تشترك في تمييز العائل بالاعتماد على حاستي الشم والتذوق. بينما يعمل المنبه الطبيعي على توجيه الحشرات الى سلوك التغذية والذي يكون معقد في اغلب الأحيان، الا ان بعض الأحيان يمكن ان تتم من خلال تمييز مركبات مفردة تلعب دوراً في عملية استحثاث التفضيل الغذائي، مثال ذلك مركب IndiosideD وهو مركب من مجموعة الـ

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

Steroidal glycoside ويوجد في المجموع الخضري لنباتات العائلة الباذنجانية Solanaceae هذه المادة تلعب دوراً في استحثاث التفضيل الغذائي في يرقات دودة التبغ *Manduca sexta* [39]. ان المركبات المتطايرة قد تعمل هي الأخرى كإشارات لتمييز الغذاء (الشكل 8-11) [28 و108].



الشكل (8-11): التوجه الشمي ليرقة العمر الخامس لحشرة *Manduca sexta* المرباة على بيئة صناعية مع مادة الـ Citral وبدونها وقد تم تقديم كلا الغذائين بطريقة الاختيار الحر. إن الاستجابات تظهر كنسب لليرقات التي تحركت تجاه احد نوعي الغذاء (عن Saxena و Schoonhoven، 1987) [108].

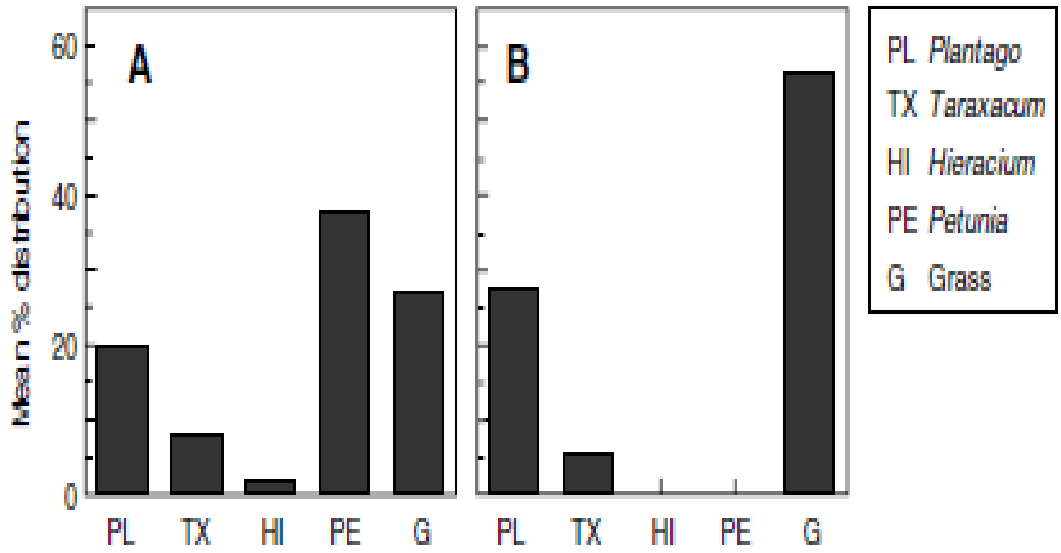
ثانياً) التغيرات المرتبطة Associative changes

هذه التغيرات يمكن ان تحدث من خلال ما يأتي:-

1-) التعلم من خلال كره الغذاء Food aversion learning:- إن التعلم عن طريق الكره في الحشرات العاشبة وحسب تعريفها من قبل Dethier [41] هو الكره المكتسب للنبات الذي اظهر حالة غير صحية مؤقتة للحشرة هذه الظاهرة معروفة في الفقريات ومنها الإنسان [97] وقد درست لأول مرة في يرقات العثة *Diacrisia virginica* من عائلة Arctiidae، هذه اليرقات متعددة العوائل الغذائية لذلك فهي

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

تتحرك بين النباتات القصيرة حيث تقوم بأخذ قضمات من عدد من النباتات المفردة لأحد الأنواع اومن نباتات أنواع مختلفة وعندما تتوفر لديها أوراق من نبات الـ *Petunia hybrida* وهو نبات غير موجود في بيئتها الطبيعية فأنها تقوم باستهلاك أوراقه بشراهة وبعد مرور اكثر من 24 ساعة على هضم الغذاء تبدأ بعض الاعراض المرضية بالظهور على اليرقة مثل التقيوء وانخفاض النشاط والتخلج في المشي وحدوث تقلصات خفيفة وانتفاخ منطقة الصدر، وبعد شفاء اليرقات من هذه الأعراض وإطلاقها في الحقل مرة أخرى لوحظ انها كانت تتجنب نبات الـ *P. hybrida*.(الشكل 8-12) [46].



الشكل (8-12): متوسط نسبة توزيع يرقات الـ *Diacrisia virginica* في الألواح الحقلية خلال يومين (A) يرقات عديمة الخبرة (B) انتشار اليرقات بعد شفاء اليرقات من التغذية على نبات الـ *Petunia* (عن Dethier، 1988) [42].

ان القيمة البقائية لهذا النوع من التعلم يعود بالفائدة على الحشرة نفسها، هذا النوع من التعلم سجل في بضع أنواع من اليرقات وفي نوعين من النطاطات من الـ Acrididae [12]. ومن المحتمل ان يكون هذا النوع من التعلم أكثر شيوعاً في الحشرات متعددة العوائل الغذائية مقارنة بالحشرات المتخصصة [43]. مثال اخر حول الخبرة الحاثة لرفض الغذاء وجد في الجراد المهاجر *Locusta migratoria* المتعدد العوائل الغذائية، إذ إن بالغاته تقوم في البداية بفحص النبات بملامسها Palpation ثم تقوم

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

بأخذ قضمه من النبات حيث تقوم برفض النبات غير العائل لها. إن عملية فحص النبات بالملامس يكفي لكي تقوم الحشرة برفض النبات [21]. في هذه الحالة فإن التعلم يحدث عن طريق ربط المعلومات القادمة من المستقبلات الكيميائية الموجودة على الملامس الفكية حول سطح الورقة النباتية مع المعلومات المستلمة عن تذوق محتويات القضمة التي اخذتها الحشرة من النبات [20 و29].

2-) الغذاء المخلوط Mixed diet:- بالرغم من ان معظم الحشرات العاشبة هي حشرات متخصصة جداً في اختيار العائل النباتي واستحثاث التفضيل في التغذية هذه السلوكيات تمثل تحديد مؤقت او دائمي لمدى العوائل الغذائية لتلك الحشرات العاشبة. في بعض أنواع الحشرات العاشبة لوحظ وجود سلوك معاكس يتمثل برغبة تلك الأنواع تناول الأغذية المختلطة هذه الظاهرة يعبر عنها من خلال تنقل الحشرات للتغذية على أغذية مختلفة، هذه الظاهرة سجلت لأول مرة في يرقات خنفساء *Malacosoma castrensis* التي عند تربيتها على احد عوائلها الغذائية الطبيعية وجد أنها توقفت عن النمو وزادت نسبة الموت فيها اما عند حجزها داخل قفص مع عدة أنواع نباتية فلوحظ ان اليرقات كانت تتغذى متنقلة بين الأنواع النباتية المختلفة وان نسبة البقاء فيها كانت مرتفعة مقارنة بتلك المرباة على العائل او الغذاء المفرد. حالة مشابهة وجدت في يرقات حشرة *Arctia caja* الذي لوحظ تنقلها الطوعي للتغذية على أنواع نباتية مختلفة حيث كانت النتيجة نموها بشكل أفضل[86] وقد لوحظ ان نطاطات الحشائش والجراد هي من اكثر الحشرات تنقلاً بين الأنواع النباتية المختلفة، كما لوحظ ان العديد من أنواعها المعروفة ماتت او انخفضت فيها نسبة البقاء ونسبة الخصوبة عند تربيتها على نوع نباتي مفرد[6 و72]. كما أظهرت الملاحظات الحقلية ان نطاط الحشائش *Taeniopoda eques* الذي يعيش في الأجزاء الجنوبية الغربية من شمال أمريكا في بيئة تمتاز بتنوعها النباتي الكبير جداً هذا التنوع يمكنها من تناول اجزاء نباتية تعود لأكثر من ثمانية انواع نباتية في الوجبة الواحدة [18].

إن للتغذية المختلطة فوائد فسلجية تتمثل في ما يأتي:-

A -) تلبيه الاحتياجات الغذائية للحشرة بشكل مثالي.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

B-) منع تناول جرعات إضافية من مركبات الايض الثانوية السامة للحشرات الموجودة في بعض الانواع النباتية [19].

في نطاطات الأوراق هناك ثلاثة اليات تم تحديدها لحد ألان تقف وراء تناول هذه الحشرات لخليط من الأغذية، وان أهمية كل الية مرتبط بسلوكية النوع في التغذية والبيئة او المسكن الذي يعيش فيه ذلك النوع [15] وفيما يأتي شرح لتلك الآليات او الميكانيكيات:-

a-) التعلم عن طريق كره الغذاء Food aversion learning:- مثال ذلك عند تغذية نطاط الحشائش المتعدد العوائل الغذائية *Schistocerca americana* على نبات السبيناغ فقط فإنه يتناول وجبة قليلة من النبات ثم يرفضه نهائياً بعد ذلك ونظراً لعدم حدوث أي تغير في أجهزة الاستقبال الكيميائي للحشرة فان التفسير الوحيد لتجنيب الحشرة ورفضها لنبات السبيناغ هو تسببه ببعض الانحرافات الصحية مما أدى بالحشرة ونتيجة الخبرة المكتسبة الى تذوق السبيناغ ورفضه [79].

إن حالة التعلم المرتبط الموجب تحدث عادة في حالة الجوع، إذ أن الجراد لديه خبرة سابقة تجعله يختار الأغذية والنباتات ذات المحتوى العالي من البروتين والتي تمتاز برائحتها المميزة لمركبات البروتين حيث ينجذب الجراد لتلك الرائحة وعندما يكون الجراد جائعاً فإنه يتغذى لبعض الوقت على نباتات ذات محتوى منخفض من البروتين [123].

b -) حدوث تغيير في المستقبلات الكيميائية Modulation of chemoreceptors:- الآلية الثانية تعتمد على حدوث تغيير في حساسية مستقبلات الملامس الفكية للأحماض الامينية او السكريات والذي يؤدي الى تغيير تركيبة الهيموليمف من العناصر الغذائية، إن محتوى الهيموليمف من تركيز الأحماض الامينية وهذا بدوره يؤدي الى حدوث زيادة في حساسية المستقبلات الكيميائية للأحماض الامينية الموجودة في الغذاء، وهذا يدفع بالحشرة الى الانتقال للتغذية على نباتات غنية بالبروتين. نفس الآلية يمكن ان تعمل وفقاً لمحتويات النبات او الغذاء من الكاربوهيدرات، فإذا كان محتوى الغذاء من الكاربوهيدرات منخفض فإن مستوى السكر

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

في الهيموليمف سينخفض مما يعمل وبطريقة غير معروفة إلى زيادة حساسية المستقبلات الكيميائية للسكريات وهذا يدفع الحشرة بالانتقال للتغذية على غذاء ذو محتوى عالي من الكاربوهيدرات [1]. إن هذه الالية سجلت ايضاً في يرقات الـ *Spodoptera littoralis* المتعددة العوائل الغذائية [122]. إن الآلية الخاصة بتغيير المستقبلات الكيميائية سجلت ايضاً في الحشرات المتخصصة مثل دودة التبغ *Manduca sexta* والجراد المهاجر *Locusta migratoria* الذي يتغذى على أنواع الحشائش، هذه الحشائش يصعب التمييز بينها مقارنة بالأنواع النباتية من ذات الفلقتين [15]. إن الأنواع الحشرية المتخصصة تمتاز بأن أعداد أعضاء الحس الكيميائية الموجودة على الملامس الفكية قد تتغير خلال عملية نمو وتطور الحشرة استجابة لتغير مواصفات الغذاء، هذا التغير يكون وثيق الصلة بحياتية الحشرة وينعكس هذا التغير على سلوك الحشرة في التغذية [98].

c –) التيقظ أو الانتباه للجديد Arousal by novelty:– هذه الآلية تتضح من خلال المثال الخاص بنطاط الحشائش *Taeniapoda eque* الذي ينتقل مجبراً بفعل رائحة جديدة قام بتعقبها كونها مادة جديدة لتلعب بذلك دور المنبه الموقظ Arousal Stimuli والذي يؤدي بالنتيجة الى تغذية الحشرة على النبات الجديد. بالنسبة للحشرة فإن هذا التنوع هو توابل الحياة [18]. هذه الآلية مهمة بالنسبة لنطاط الحشائش وذلك لأنها متحركة وتعيش في بيئات معقدة [15] هذه الحالة أظهرت نوع من التغير الأوتوماتيكي في تفضيل الغذاء. إن العديد من أنواع الحشرات التابعة لرتب حشرية أخرى استفادت من عملية تناول الغذاء المختلط، مثال ذلك قافز الأوراق *Homalodisa coagulate* اظهر تغيير واضح في مداه العائلي خلال فترة حياته [17] هذا التغير أدى الى خفض نسبة الموت بين افراده. حالة مشابهة وجدت في حشرتين من مختلفة الأجنحة متعددة العوائل الغذائية حيث ازدادت فيهما نسبة البقاء عند تغذيتهما على أربعة عوائل غذائية مختلفة مقارنة بتربيتهما على عائل نباتي واحد [44].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

3-) الخبرة الحاثة لتغير سلوك وضع البيض Experience – induced changes in oviposition behavior:- إن الإناث الواضعة للبيض قد تكتسب بعض الخبرة من وضعها للبيض لأول مرة على بيئة معينة، هذه الخبرة قد تؤثر في اختيار الأنثى للبيئات التي ستضع عليها البيض لاحقاً. فعند تدريب ذباب التفاح *Rhaagoletis pomonella* بتركه لوضع البيض على التفاح ومن ثم توفير ثمار الزعرور *Crataegus mollis* حيث لم تتقبلها الحشرة لوضع البيض، اما عند تدريب الحشرة لوضع البيض على الزعرور فإن الذبابة رفضت بعد ذلك وضع البيض على ثمار التفاح [95]. هذا السلوك هو نوع من التعلم المرتبط حيث ان الذبابة ربطت بين حجم الثمرة وكيمياء سطحها. ان بمقدار الذبابة التمييز بين أنواع التفاح فضلاً عن تمييزها بين أصناف تفاح النوع الواحد [94] عند وضع البيض عليها وذلك استناداً الى الخبرة من عمليات وضع البيض السابقة.

العديد من الفراشات تستخدم الإشارات البصرية في اختيار موقع او مكان وضع البيض. مثال ذلك الفراشة *Battus philenor* تستطيع التمييز بصرياً بين عائلي الحشرة في شكل الورقة بين النوعين [91]. اما إناث فراشات الجنس *Heliconius* هذه الإناث تستطيع تمييز عائلها النباتي لوضع البيض عليه وذلك من خلال الربط بين شكل الورقة وكيمياء سطح الورقة [56]. ان تمييز الحشرة لعائلها النباتي اعتماداً على شكل الورقة يرجع الى وجود صورة مخزونة لشكل الورقة في الجهاز العصبي للحشرة فضلاً عن مخزون الإشارات المرتبطة بأبخرة ذلك النبات [78]. لقد أظهرت التجارب المختبرية ان إناث الـ *Pieris rapae* والـ *Helicoverpa armigera* الواضعة للبيض أظهرتا تغيراً واضحاً في اختيار العائل اعتماداً على الخبرة السابقة مما يشير الى ان تعلم البالغات لسلوك وضع البيض هي مسألة قد أصبحت مؤكدة اليوم ولكن ليست في جميع الأنواع الحشرية المعروفة [34 و116].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الخبرة المسبقة والمبكرة للبالغات

Pre-and early – adult experience

إن بعض الحشريين اقترحوا ومنذ فترة طويلة ان خبرة اليرقات المكتسبة من تغذيتها على العائل النباتي الخاص بنوعها تعمل هذه الخبرة اليرقية على زيادة تفضيل هذا العائل للتغذية ووضع البيض من قبل بالغات اليرقات. الباحث Hopkins هو اول من كتب بعض الأدلة حول هذه الظاهرة وأشار الى علاقتها بتغير التفضيل الغذائي خلال عملية النشؤ ان قاعدة Hopkins في اختيار العائل تقول ان النوع الحشري الذي يتربى بين عائلين او أكثر فإنه يفضل الاستمرار بالتربية على العوائل التي تكيف للنمو عليها [33]. العديد من الكتاب بحثوا في مجال نقل اليرقات لخبرتها في التغذية الى البالغات الا ان النتائج كانت سلبية [7 و133] وهذا بالطبع لا يعني ان قاعدة Hopkins كانت خاطئة. ان إعادة تجارب Hopkins لتأكيد قاعدته تلك صعبة وذلك بسبب استخدامه لحشرة من عائلة Cerambycidae وهي حشرة يصعب تربيتها لطول فترة حياتها [33].

الباحث Jaenike [65] اقترح قاعدة جديدة لـ Hopkins في مجال اختيار العائل الغذائي والتي تقول فيها ان تعريض كاملات الحشرات مبكراً في طورها الكامل أي في بداية الطور الكامل لعائل غذائي معين فإن ذلك يزيد من تفضيل الحشرة للتغذية على نفس العائل للفترة المتبقية من عمر الحشرة البالغة. ان الخبرة المبكرة للحشرة الكاملة تم إيضاحها من خلال اخذ يرقات تامة النمو او عذارى حديثة التكوين من الدروسوفيلا *Drosophila* بعد ذلك تم تنظيفها من متبقيات البيئة الغذائية التي أخذت منها اليرقات او العذارى، فيما تركت مجموعة اخرى منها دون تنظيف، وقد وجد ان الكاملات الخارجة من اليرقات والعذارى النظيفة او المغسولة كانت اقل انجذاباً للبيئة الغذائية مقارنة بانجذاب الكاملات الخارجة من الأطوار غير المغسولة. اما الباحث Corbet [32] فقد اقترح فرضية الإرث الكيميائي (Chemical Legacy Hypothesis) هذه الفرضية تركز على انه حتى في حالة غسل العذارى فإن بعض الاثار من الكيميائيات الموجودة في بيئة التربية قد تبقى في هيموليمف الحشرة او على الجدار الخارجي

للعذراء حيث تعمل هذه المتبقيات على تحوير المستقبلات والسلوك في الكاملات الخارجة من العذارى. إن الدليل على ان التعلم او الخبرة المكتسبة خلال الأطوار غير الكاملة يمكن ان تنتقل الى الأطوار الكاملة هي من الأمور النادرة. الا ان هناك تجربة مميزة في هذا المجال اجريت على يرقات الدروسوفيلا *Drosophila* حيث تم تدريبها على تجنب الصدمة الكهربائية عند انطلاق رائحة خاصة باستخدام طريقة بافلوف وقد لوحظ ان سلوك تجنب الرائحة استمر في اليرقات خلال عملية التحول وذلك على الرغم من إعادة التنظيم التي حدثت للجهاز العصبي خلال عملية التحول [8 و140] هذه التجربة أظهرت بوضوح إمكانية انتقال الذاكرة من الطور اليرقي الى الطور الكامل. كذلك وجد في حالة خنفساء الفاصوليا المكسيكية *Epilachna varivestis* المتكيفة او المعتادة على التغذية على المواد المانعة للتغذية خلال الطور اليرقي، هذه القدرة انتقلت ايضاً الى الطور الكامل [3]. إضافة لما سبق فإن هناك نتائج ثلاثة دراسات أخرى أجريت على الحشرات *Spodoptera littoralis*, *Trichoplusia ni* *Plutella xylostella* [2 و4] وزنبور الورق [101] أظهرت حدوث تخزين للذاكرة خلال عملية التحول. ان انتقال الذاكرة في هذه الحالات يمكن تفسيرها باعتماد فرضية الإرث الكيميائي.

معنوية التكيف للخبرة الحاثة للتغييرات في تفضيل العائل

Adaptive significance of experience – induced changes in host preference

إن معظم الدراسات المنجزة حول دور الخبرة في حث التغيير في سلوك التفضيل الغذائي أنجزت مختبرياً، لذلك فإننا لا نعرف الى أي مدى يمكن تطبيق تلك النتائج على مستوى الحقل او الطبيعة. وبالرغم من ذلك فإننا لو فرضنا ان هذه الظاهرة موجودة تحت الظروف الطبيعية، فإن من المنطقي ان نسأل ما هي القيمة التكيفية لمثل هذه التغييرات في التفضيل الغذائي؟

إن التكيف للخبرة الحاثة لتغيير التفضيل الغذائي للحشرة يمكن ان يتم من خلال اليات التعلم المرتبط وكما يأتي:-

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

1 –) التعود او التكيف للمانعات Habituation to deterrents:– هذه الآلية تحدث في التجارب التي يستخدم فيها مركب مفرد بالتراكيز التي عند استخدامها في ظروف عدم الاختيار No–Choice لا تعمل على منع التغذية، فيما لا يحدث التعود او التكيف عند استخدام مانعات التغذية القوية او استخدام النباتات غير العائلة للحشرة. إن معنوية او أهمية التكيف للتعود على منبهات مثبطات التغذية يمكن ان تتم من خلال التغلب على الزيادة الطفيفة والناتجة عن العوامل البيئية، أي بعبارة أخرى ان التعود على المواد المانعة يجب أن يتم عند التراكيز الوسطية.

2–) التكيف لكره الطعام Food aversion learning:– إن كره الطعام يمنع الحشرة من استهلاك كمية كبيرة من النبات الحاوي على مواد سامة او التغذية على النباتات التي لا توفر للحشرة احتياجاتها الغذائية بشكل كامل. ان الحشرات متعددة العوائل الغذائية تكون في الغالب عرضة للتغذية على نباتات تحتوي على مواد سامة، لذلك فإن لهذه الحشرات القابلية على التعلم على كره الأغذية والنباتات المؤذية للحشرة. أما الحشرات المتخصصة او وحيدة او قليلة العوائل الغذائية فإنها تفتقر لأسلوب التعلم هذا [43].

3–) استحثاث التفضيل الغذائي Induced feeding preference:– إن فائدة التكيف لاستحثاث التفضيل الغذائي هو اقل وضوحاً، وهي تعكس تكيف الحشرة للتغير المتتابع لنوع العائل الغذائي وهذا بالطبع يخفض من كفاءة الحشرة للتغذية على عائل جديد، فإن ذلك سيكلف الحشرة كثيراً من الناحية الفسلجية حيث سينخفض نموها فضلاً عن تأثير ذلك في العديد من المقاييس الحيوية للحشرة (الجدول، 8–3). هذه العملية تؤدي الى تكيف الحشرة فسلجيا وكيميائياً للعائل النباتي الجديد. إن دور السلوك الحاث للتفضيل الغذائي إذا هو لمنع تغيير الغذاء في الغطاء النباتي الذي يحوي على عوائل نباتية مختلفة[67]. إن تفضيل وضع البيض المستحث يعمل على زيادة كفاءة الرعي لدى الحشرة [92] بين مصادر الأغذية المتاحة ويمنع الإناث الواضعة للبيض من الرعي في مناطق وجود العوائل غير المناسبة حيث تكون عملية الرعي غير مثمرة [96]. إن الحشرات المتخصصة تحتاج الى وقت اقل لتمييز العائل النباتي مقارنة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

بالحشرات عامة التغذية [66]. والأكثر من ذلك فإن إناث الحشرات العامة الواضعة للبيض على أنواع العوائل النباتية المتاحة لها سيضمن نسبة بقاء عالية لمثل هذه الحشرات [99]. كما ان التعلم في الإناث الواضعة للبيض قد يشجع أداء اليرقات في حالة حاجتها لأكثر من نبات لإكمال نموها وتطورها. اما عند تركز الأمهات على النوع النباتي الأكثر توفراً فإن فرصة انتقال يرقاتها الى عائل اخر للتغذية عليه تصبح قليلة [35 و70 و99].

الجدول (8-3) أداء يرقات الـ*Colias philodice* على نباتي *Medicago sativa* والـ*Melilotus alba* وتحوير الأداء نتيجة تغير العائل النباتي (عن Karowe، 1989) [71].

Food plants (rearing/tested)	RGR	Pupal weight mg dry) (wt	Total food consumed mg dry) (wt	Instar duration (h)
sativa/sativa	0.26	19	125	104
sativa/alba	0.08	14	81	150
sativa/alba	0.31	34	162	124
alba/sativa	0.11	16	89	141

من الضروري اعتبار حث التفضيل الغذائي ووضع البيض على انها من المحددات المؤقته او الدائمة لتخصص العائل النباتي لسكان الحشرات العاشبة [16].

الخلاصات Conclusions

لقد هدف هذا الفصل الى إيضاح مدى أهمية كميات التباين الموجود بين أفراد النوع الواحد في مستوى سلوك التغذية ووضع البيض من حيث تفضيل العائل النباتي ودرجة التخصص على عوائل نباتية معينة. إن دراسة مثل هذا التباين يساهم بشكل كبير في فهم استخدام المصادر المتاحة للحشرة فضلاً عن فهم العمليات البيئية الاخرى والتكيف للضغوط البيئية كتلك التي تسببها العمليات الزراعية [40 و73].

إن تحليل تباين سلوك الحشرة او تحليل مرونة السلوك هي عملية معقدة، وذلك بسبب التباين الآني آو اللحظي الذي يمكن للحشرة وهي على الجزء النباتي من حيث اختلاف نوعية الغذاء مع الوقت، فضلاً عن اختلاف المحتوى الجيني لكل من الحشرة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

والنبات مع اختلاف المكان والوقت فضلاً عن ذلك فإن المتطلبات الغذائية للحشرة قد تتغير مع نمو الحشرة وتطورها وذلك لان الاحتياجات الغذائية مرتبطة بنمو الحشرة وتكاثرها وهجرتها والعوامل المؤثرة في التفضيل الغذائي للحشرة.

إن سبب وجود بعض التباين في التخصص الغذائي بين السكان هو الاختلاف في خبرة افراد المجموعة السكانية فضلاً عن التأثيرات المرتبطة بالامومة، فضلاً عن الاختلاف في التركيب الجيني او الوراثي للأفراد. إن حقيقة ان ظاهرة حث التفضيل الغذائي قد تم ملاحظتها في اغلب مجاميع الحشرات العاشبة تعني او يشير الى انها ظاهرة أساسية، وفي نفس الوقت فإن هناك عدد من الأنواع الحشرية تفتقر الى هذه الظاهرة تماماً. أن تأكيد ان الذاكرة المرتبطة بالتجارب السابقة للحشرة لا توجد فقط في الجهاز العصبي المركزي بل قد تخزن ولو جزيئاً بأعصاب المستقبلات الكيميائية وهذا يزودنا بأدلة على ان جميع الخلايا والأعضاء وبطريقة ما تتحور بتأثير الخبرة او التجارب السابقة. إن الذاكرة الموجودة في الأعصاب هي مكملة للذاكرة الموجودة في الجهاز الهضمي، حيث يوجد التكيف الخاص بانزيمات إزالة السمية من الأغذية المختلفة.

إن النقاط المختلفة التي تم شرحها في هذا الفصل أظهرت بوضوح ان العلاقة بين النوع الحشري وعوائله النباتية هي ليست علاقة مطلقة وثابتة كما يبدو للوهلة الأولى. هذه العلاقات هي علاقات مرنة وهذا يساعد الحشرة في الاستمرار والبقاء والتكيف مع عوامل الانتخاب الطبيعي.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

References المصادر

1. Abisgold, J.D. and Simpson, S.J. (1988). The effects of dietary protein levels and haemolymph composition on the sensitivity of the maxillary palp chemoreceptors of locusts. Journal of Experimental Biology, 135, 215–29.
2. Akhtar, Y. and Isman, M.B. (2003). Larval exposure to oviposition deterrents alters subsequent oviposition behavior in generalist, *Trichoplusia ni* and specialist, *Plutella xylostella* moths. Journal of Chemical Ecology, 29, 1853–70.
3. Akhtar, Y. and Isman, M.B. (2004). Feeding responses of specialist herbivores to plant extracts and pure allelochemicals: effects of prolonged exposure. Entomologia Experimentalis et Applicata, 111, 201–8.
4. Anderson, P., Hilker, M., and Lo¨ fqvist, J. (1995). Larval diet influence on oviposition behaviour in *Spodoptera littoralis*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 74, 71–82.
5. Barbosa, P., Martinet, P., and Waldvogel, M. (1986). Development, fecundity and survival of the herbivore *Lymantria dispar* and the number of plant species in its diet. Ecological Entomology, 11, 1–6.
6. Barnes, O.L. (1965). Further tests of the effects of food plants on the migratory grasshopper. Journal of Economic Entomology, 58, 475–9.
7. Barron, A.B. (2001). The life and death of Hopkins' host-selection principle. Journal of Insect Behavior, 14, 725–37.
8. Barron, A.B. and Corbet, S.A. (1999). Preimaginal conditioning in Drosophila revisited. Animal Behaviour, 58, 621–8.
9. Baylis, M. and Pierce, N. (1993). The effects of ant mutualism on the foraging and diet of lycaenid caterpillars. In Caterpillars. Ecological and evolutionary constraints on foraging (ed. N.E. Stamp and T.M. Casey), pp. 404–21. Chapman & Hall, New York.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

10. Beckerman, A.P., Uriarte, M., and Schmitz, O.J. (1997). Experimental evidence for a behavior-mediated trophic cascade in a terrestrial food chain. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 94, 10735–8.
11. Bennett, A.F. (1987). Interindividual variability: an underutilized resource. In New directions in ecological physiology (ed. M.E. Feder, A.F. Bennett, W.W. Burggren, and R.B. Huey), pp. 147–69. Cambridge University Press, Cambridge.
12. Bernays, E.A. (1995). Effects of experience in hostplant selection. In Chemical ecology (ed. R. Carde´ and W. Bell), pp. 47–64. Chapman & Hall, New York.
13. Bernays, E.A. (1995). Effects of experience on feeding. In Regulatory mechanisms in insect feeding (ed. R.F. Chapman and G. de Boer), pp. 297–306. Chapman & Hall, New York.
14. Bernays, E.A. (2001). Neural limitations in phytophagous insects: implications for diet breadth and evolution of host affiliation. Annual Review of Entomology, 46, 703–27.
15. Bernays, E.A. and Bright, K.L. (1993). Mechanisms of dietary mixing in grasshoppers: a review. Comparative Physiology and Biochemistry A, 104, 125–31.
16. Bernays, E.A. and Funk, D.J. (1999). Specialists make faster decisions than generalists: experiments with aphids. Proceedings of the Royal Society, Series B, 266, 151–6.
17. Bernays, E.A. and Weiss, M.R. (1996). Induced food preferences in caterpillars: the need to identify mechanisms. Entomologia Experimentalis et Applicata, 78, 1–8.
18. Bernays, E.A., Bright, K., Howard, J.J., and Raubenheimer, D. (1992). Variety is the spice of life: frequent switching between foods in the polyphagous grasshopper *Taeniopoda eques* Burmeister (Orthoptera: Acrididae). Animal Behaviour, 44, 721–31.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

19. Bernays, E.A., Bright, K.L., Gonzalez, N., and Angel, J. (1994). Dietary mixing in a generalist herbivore: tests of two hypotheses. Ecology, 75, 1997–2006.
20. Blaney, W.M. and Simmonds, M.S.J. (1985). Food selection by locusts: the role of learning in selection behaviour. Entomologia Experimentalis et Applicata, 39, 273–8.
21. Blaney, W.M. and Winstanley, C. (1982). Food selection behaviour in *Locusta migratoria*. In Proceedings of the 5th International Symposium on Insect–Plant Relationships (ed. J.H. Visser and A.K. Minks), pp. 365–6. Pudoc, Wageningen.
22. Bomford, M.K. and Isman, M.B. (1996). Desensitization of fifth instar *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) to azadirachtin and neem. Entomologia Experimentalis et Applicata, 81, 307–13.
23. Bongers, W. (1970). Aspects of host-plant relationships of the Colorado beetle. Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen, 70-10, 1–77.
24. Bossart, J.L. (2003). Covariance of preference and performance on normal and novel hosts in a locally monophagous and locally polyphagous butterfly population. Oecologia, 135, 477–86.
25. Bossart, J.L. and Scriber, J.M. (1999). Preference variation in the polyphagous tiger swallowtail butterfly (Lepidoptera: Papilionidae). Environmental Entomology, 28, 628–37.
26. Boys, H.A. (1978). Food selection by *Oedaleus senegalensis* (Acrididae: Orthoptera) in grassland and millet fields. Entomologia Experimentalis et Applicata, 24, 278–86.
27. Brodbeck, B.V., Andersen, P.C., and Mizell, R.F. (1995). Differential utilization of nutrients during development by the xylophagous leafhopper, *Homalodisca coagulata*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 75, 279–89.
28. Carlsson, M.A., Anderson, P., Hartlieb, E., and Hansson, B.S. (1999). Experience-dependent modification of

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

orientational response to olfactory cues in larvae of *Spodoptera littoralis*. Journal of Chemical Ecology, 25, 2445–54.
29. Chapman, R.F. and Sword, S. (1993). The importance of palpation in food selection by a polyphagous grasshopper (Orthoptera: Acrididae). Journal of Insect Behavior, 6, 79–91.
30. Chapman, R.F., Bernays, E.A., Singer, M.S., and Hartmann, T. (2003). Experience influences gustatory responsiveness to pyrrolizidine alkaloids in the polyphagous caterpillar, *Estigmene acrea*. Journal of Comparative Physiology A, 189, 833–41.
31. Chyb, S., Eichenseer, H., Hollister, B., Mullin, C.A., and Frazier, J.L. (1995). Identification of sensilla involved in taste mediation in adult western corn rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte). Journal of Chemical Ecology, 21, 313–29.
32. Corbet, S.A. (1985). Insect chemosensory responses: a chemical legacy hypothesis. Ecological Entomology, 10, 143–53.
33. Craighead, F.C. (1921). Hopkins-host selection principle as related to certain cerambycid beetles. Journal of Agricultural Research, 22, 189–220.
34. Cunningham, J.P., Mustapha, F.A., Jallow, M.F.A., Wright, D.J., and Zalucki, M.P. (1998). Learning in host selection in *Helicoverpa armigera* (Hu¨ bner) (Lepidoptera: Noctuidae). Animal Behaviour, 55, 227–34.
35. Cunningham, J.P., West, S.A., and Zalucki, M.P. (2001). Host selection in phytophagous insects: a new explanation for learning in adults. Oikos, 95, 537–43.
36. Cottrell, C.B. (1984). Aphytophagy in butterflies: its relationship to myrmecophily. Zoological Journal of the Linnean Society, 79, 1–57.
37. Darwin, C. (1875). The variation of animals and plants under domestication (2nd edn). Methuen, London.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

38. De Boer, G. and Hanson, F.E. (1984). Food plant selection and induction of feeding preference among host and non-host plants in larvae of the tobacco hornworm *Manduca sexta*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 35, 177–93.
39. Del Campo, M.L., Miles, C.I., Schroeder, F.C., Mueller, C., Booker, R., and Renwick, J.A.A. (2001). Host recognition by the tobacco hornworm is mediated by a host plant compound. Nature, 411, 186–9.
40. Denno, R.F. and McClure, M.S. (1983). Variable plants and herbivores in natural and managed systems. Academic Press, San Diego.
41. Dethier, V.G. (1980). Food-aversion learning in two polyphagous caterpillars, *Diacrisia virginica* and *Estigmene congrua*. Physiological Entomology, 5, 321–5.
42. Dethier, V.G. (1988). Induction and aversion-learning in polyphagous arctiid larvae (Lepidoptera) in an ecological setting. Canandian Entomologist, 120, 125–31.
43. Dethier, V.G. and Yost, MT. (1979). Oligophagy and absence of food-aversion learning in tobacco hornworms *Manduca sexta*. Physiological Entomology, 4, 125–30.
44. Di Giulio, M. and Edwards, P.J. (2003). The influence of host plant diversity and food quality on larval survival of plant feeding heteropteran bugs. Ecological Entomology, 28, 51–7.
45. Dicke, M. and Grostal, P. (2001). Chemical detection of natural enemies by arthropods: an ecological perspective. Annual Review of Ecology and Systematics, 32, 1–23.
46. Dickinson, J.L. (1992). Egg cannibalism by larvae and adults of the milkweed leaf beetle (*Labodomera clivicollis*, Coleoptera: Chrysomelidae). Ecological Entomology, 17, 209–18.
47. Dixon, A.F.G. (1973). Biology of aphids. Edward Arnold, London.
48. Dixon, A.F.G. (1985). Aphid ecology. Blackie, Glasgow.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

49. Dres, M. and Mallet, J. (2002). Host races in plantfeeding insects and their importance in sympatric speciation. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B357, 471–92.
50. Drosopoulos, S. (1977). Biosystematic studies on the *Muellerianella* complex (Dephacidae, Homoptera, Auchenorrhyncha). Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen, 77-14, 1–133.
51. Du, Y.-J., van Loon, J.J.A., and Renwick, J.A.A. (1995). Contact chemoreception of oviposition-stimulating glucosinolates and an oviposition-deterrent cardenolide in two subspecies of Pieris *napi*. Physiological Entomology, 20, 164–74.
52. Dukas, R. and Bernays, E.A. (2000). Learning promotes growth rate in grasshoppers. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 97, 2637–40.
53. Fox, L. (1975). Cannibalism in natural populations. Annual Review of Ecology and Systematics, 6, 87–106.
54. Fox, L.R. and Morrow, P.A. (1981). Specialization: species property or local phenomenon? Science, 211, 887–93.
55. Fritz, R.S. and Simms, E.L. (1992). Plant resistance to herbivores and pathogens. Ecology, evolution and genetics. University of Chicago Press, Chicago.
56. Gilbert, L.E. (1975). Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. In Coevolution of animals and plants (ed. L.E. Gilbert and P.H. Raven), pp. 210–40. University of Texas Press, Austin.
57. Glendinning, J.I. (2002). How do herbivorous insects cope with noxious secondary plant compounds in their diet? Entomologia Experimentalis et Applicata, 104, 15–25.
58. Glendinning, J.I., Domdom, S., and Long, E. (2001). Selective adaptation to noxious foods by a herbivorous insect. Journal of Experimental Biology, 204, 3355–67.
59. Gould, F. (1993). The spatial scale of genetic variation in insect populations. In Evolution of insect pests. Patterns of

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

variation (ed. K.C. Kim and B.A. McPheron), pp. 67–85. John Wiley, New York.
60. Grabstein, E.M. and Scriber, J.M. (1982). Host plant utilization by Hyalophora *cecropia* as affected by prior feeding experience. Entomologia Experimentalis et Applicata, 32, 262–8.
61. Hare, J.D. and Kennedy, G.G. (1986). Genetic variation in plant–insect associations: survival of *Leptinotarsa decemlineata* populations on *Solanum carolinense*. Evolution, 40, 1031–43.
62. Howard, G. and Bernays, E.A. (1994). Cited in Ref. 130.
63. Hsiao, T.H. (1985). Ecophysiological and genetic aspects of geographic variations of the Colorado potato beetle. In Proceedings of the Symposium on the Colorado potato beetle, XVIIth International Congress of Entomology (ed. D.N. Ferro and R.H. Voss), pp. 63–77. Massachusetts Agricultural Experiment Station, University of Massachusetts at Amherst.
64. Huang, X.P. and Renwick, J.A.A. (1995). Cross habituation to feeding deterrents and acceptance of a marginal host plant by *Pieris rapae* larvae. Entomologia Experimentalis et Applicata, 76, 295–302.
65. Jaenike, J. (1983). Induction of host preference in *Drosophila melanogaster*. Oecologia, 58, 320–5.
66. Janz, N. (2003). The cost of polyphagy: oviposition decision time vs error rate in a butterfly. Oikos, 100, 493–6.
67. Jermy, T. (1987). The role of experience in the host selection of phytophagous insects. In Perspectives in chemoreception and behavior (ed. R.F. Chapman, E.A. Bernays, and J.G. Stoffolano), pp. 142–57. Springer, New York.
68. Jermy, T., Hanson, F.E., and Dethier. V.G. (1968). Induction of specific food preference in lepidopterous larvae. Entomologia Experimentalis et Applicata, 11, 211–30.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

69. Jermy, T., Bernays, E.A., and Szentesi, A ´ . (1982). The effect of repeated exposure to feeding deterrents on their acceptability to phytophagous insects. In Proceedings of the 5th international symposium on insect– plant relationships (ed. J.H. Visser and A.K. Minks), pp. 25–32. Pudoc, Wageningen.
70. Jones, R.E. and Ives, P.M. (1979.) The adaptiveness of searching and host selection behaviour in Pieris rapae (L.). Australian Journal of Ecology, 4, 75–86.
71. Karowe, D.N. (1989). Facultative monophagy as a consequence of prior feeding experience: behavioral and physiological specialization in *Colias philodice* larvae. Oecologia, 78, 106–11.
72. Kaufman, T. (1965). Biological studies of some Bavarian Acridoidea (Orthoptera) with special reference to their feeding habits. Annals of the Entomological Society of America, 58, 791–800.
73. Kim, K.C. and McPheron, B.A. (1993). Evolution of insect pests. Patterns of variation. John Wiley, New York.
74. Kirby, W. and Spence, W. (1863). An introduction to entomology (7th edn). Longman, Green, Longman, Roberts & Green, London.
75. Klos, R. (1901). Zur Lebensgeschichte von Tephroclystia virgaureata. Verhandlungen der Kaiserlichen-Ko¨niglichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien, 51, 785.
76. Kogan, M. (1977). The role of chemical factors in insect/plant relationships. Proceedings of the 15th International Congress of Entomology, Washington, DC, 211–27.
77. Kundu, R. and Dixon, A.F.G. (1995). Evolution of complex life cycles in aphids. Journal of Animal Ecology, 64, 245–55.
78. Landolt, P.J. and Molina, O. (1996). Host-finding by cabbage looper moths (Lepidoptera: Noctuidae): learning of host odor upon contact with host foliage. Journal of Insect Behavior, 9, 899–908.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

79. Lee, J.C. and Bernays, E.A. (1988). Declining acceptability of food plant for a polyphagous grasshopper *Schistocerca americana*: the role of food aversion learning. Physiological Entomology, 13, 291–301.
80. Leibrecht, B. C. and Askew, H. R. (1980). Habituation from a comparative perspective. In Comparative psychology: an evolutionary analysis of animal behavior (ed. M.R. Denny), pp. 208–229. John Wiley, New York.
81. Llewellyn, M. (1982). The energy economy of fluidfeeding herbivorous insects. In Proceedings of the 5th international symposium on insect–plant relationships (ed. J.H. Visser and A.K. Minks), pp. 243–51. Pudoc, Wageningen.
82. Lu, W. and Logan, P. (1994). Genetic variation in oviposition between and within populations of *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae). Annals of the Entomological Society of America, 87, 634–40.
83. Ma, W.C. (1972). Dynamics of feeding responses in *Pieris brassicae* Linn. as a function of chemosensory input: a behavioural, ultrastructural and electrophysiological study. Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen, 72-11, 1–162.
84. Mackenzie, A. and Dixon, A.F.G. (1990). Host alternation in aphids: constraint versus optimization. American Naturalist, 136, 132–4.
85. Maier, C.T. (1985). Rosaceous hosts of *Phyllonorycter* species (Lepidoptera: Gracillariidae) in New England. Annals of the Entomological Society of America, 78, 826–30.
86. Merz, E. (1959). Pflanzen und Raupen. U¨ ber einige Prinzipien der Futterwahl bei Großschmetterlingsraupen. Biologisches Zentralblatt, 78, 152–88.
87. Moran, N.A. (1992). The evolution of aphid life cycles. Annual Review of Entomology, 37, 321–48.
88. Opstad, R., Rogers, S.M., Behmer, S.T., and Simpson, S.J. (2004). Behavioural correlates of phenotypic plasticity in

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

mouthpart chemoreceptor numbers in locusts. Journal of Insect Physiology, 50, 725–36.
89. Panda, N. and Khush, G.S. (1995). Host plant resistance to insects. CAB International, Oxon.
90. Papaj, D. (1986a). An oviposition 'mistake' by *Battus philenor* L. (Papilionidae). Journal of the Lepidopterists' Society, 40, 348–9.
91. Papaj, D. (1986b). Conditioning of leaf shape discrimination by chemical cues in the butterfly *Battus philenor*. Animal Behaviour, 34, 1281–8.
92. Papaj, D.R. and Lewis, A.C. (1993). Insect learning. Ecology and evolutionary perspectives. Chapman & Hall, New York.
93. Pescador, A.R. (1993). The effects of a multispecies sequential diet on the growth and survival of tropical polyphagous caterpillars. Entomologia Experimentalis et Applicata, 67, 15–24.
94. Prokopy, R.J. and Papaj, D.R. (1988). Learning of apple fruit biotypes by apple maggot flies. Journal of Insect Behavior, 1, 67–74.
95. Prokopy, R.J., Averill, A.L., Cooley, S.S., and Roitberg, C.A. (1982). Associative learning of apple fruit biotypes by apple maggot flies. Science, 218, 76–7.
96. Prokopy, R.J., Papaj, D.R., Cooley, S.S., and Kallet, C. (1986). On the nature of learning in oviposition site acceptance by apple maggot flies. Animal Behaviour, 34, 98–107.
97. Provenza, F.D. and Cincotta, R.P. (1993). Foraging as a self-organizational learning process: accepting adaptability at the expense of predictability. In Diet selection (ed. R.N. Hughes), pp. 78–101. Blackwell, Oxford.
98. Rausher, M.D. (1978). Search image for leaf shape in a butterfly. Science, 200, 1071–3.
99. Rausher, M.D. (1980). Host abundance, juvenile survival, and oviposition preference in *Battus philenor*. Evolution, 34, 342–55.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

100. Rausher, M.D. (1985). Variability for host preference in insect populations: mechanistic and evolutionary models. Journal of Insect Physiology, 31, 873–89.
101. Rayor, L.S. and Munson, S. (2002). Larval feeding experience influences adult predator acceptance of chemically defended prey. Entomologia Experimentalis et Applicata, 104, 193–201.
102. Reavy, D. and Lawton, J.H. (1991). Larval contribution to fitness in leaf-eating insects. In Reproductive behaviour of insects: individuals and populations (ed. W.J. Bailey and J. Ridsdill-Smith), pp. 293–329. Chapman & Hall, London.
103. Renwick, J.A.A. (2001). Variable diets and changing taste in plant–insect relationships. Journal of Chemical Ecology, 27, 1063–76.
104. Renwick, J.A.A. and Huang, X.P. (1995). Rejection of host plant by larvae of cabbage butterfly: diet dependent sensitivity to an antifeedant. Journal of Chemical Ecology, 21, 465–75.
105. Renwick, J.A.A. and Lopez, K. (1999). Experiencebased food consumption by larvae of *Pieris rapae*: addiction to glucosinolates? Entomologia Experimentalis et Applicata, 91, 51–8.
106. Renwick, J.A.A., Zhang,W.,Haribal, M., Attygalle, A.B., and Lopez, K.D. (2001). Dual chemical barriers protect a plant against larval stages of an insect. Journal of Chemical Ecology, 27, 1575–83.
107. Sandlin, E.A. and Willig, M.R. (1993). Effects of age, sex, prior experience, and intraspecific food variation on diet composition of a tropical folivore (Phasmatodea: Phasmatidae). Environmental Entomology, 22, 625–33.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

108. Saxena, K.N. and Schoonhoven, L.M. (1978). Induction of orientation and feeding preferences in *Manduca sexta* larvae for an artificial diet containing citral. Entomologia Experimentalis et Applicata, 23, 72–8.
109. Schalk, J.M., Kindler, S.D., and Manglitz, G.R. (1969). Temperature and the preference of the spotted alfalfa aphid for resistant and susceptible alfalfa plants (*Therioaphis maculata*: Hem., Hom., Aphididae). Journal of Economic Entomology, 62, 1000–3.
110. Schoonhoven, L.M. (1967). Loss of host plant specificity by *Manduca sexta* after rearing on an artificial diet. Entomologia Experimentalis et Applicata, 10, 270–2.
111. Schoonhoven, L.M. (1969). Sensitivity changes in some insect chemoreceptors and their effect on food selection behaviour. Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Amsterdam, C72, 491–8.
112. Schoonhoven, L.M. (1977). On the individuality of insect feeding behaviour. Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Amsterdam, C80, 341–50.
113. Schoonhoven, L.M. and van Loon, J.J.A. (2002). An inventory of taste in caterpillars: each species its own key. Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae, 48 (Suppl. 1), 215–63.
114. Schoonhoven, L.M., Blaney,W.M., and Simmonds,M.S.J. (1987). Inconstancies of chemoreceptor sensitivities. In Insects–plants. Proceedings of the 6th international symposium on insect–plant relationships (ed. V. Labeyrie, G. Fabres, and D. Lachaise), pp. 141–5. Junk, Dordrecht.
115. Scriber, J.M. (1982). The behavioural and nutritional physiology of southern armyworm larvae as a function of

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

plant species consumed in earlier instars. Entomologia Experimentalis et Applicata, 31, 359–69.

116. Scriber, J.M. (1993). Absence of behavioral induction in multi-choice oviposition preference studies with a generalist butterfly species, *Papilio glaucus*. Great Lakes Entomologist, 28, 81–95.
117. Scriber, J. M. (2002). Evolution of insect–plant relationships: chemical constraints, coadaptation, and concordance of insect/plant traits. Entomologia Experimentalis et Applicata, 104, 217–35.
118. Scriber, J.M. and Lederhouse, R.C. (1992). The thermal environment as a resource dictating geographic patterns of feeding specialization of insect herbivores. In Effects of resource distribution on animal–plant interactions (ed. M.D. Hunter, T. Ohgushi, and P. Price), pp. 430–466. Academic Press, San Diego.
119. Scriber, J.M., Giebink, B.L., and Snider, D. (1991). Reciprocal latitudinal clines in oviposition behavior of *Papilio glaucus* and P. canadensis across the great Lakes hybrid zone: possible sex-linkage of oviposition preferences. Oecologia, 87, 360–8.
120. Sergel, R. (1987). On the occurrence and ecology of the Rhododendron-leafhopper *Graphocephala fennahi* Young 1977, in the western Palearctic region (Homoptera, Cicadellidae). Anzeiger fu¨ r Scha¨dlungskunde, Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz, 60, 134–6.
121. Shaposhnikov, G.C. (1987). Evolution of aphids in relation to evolution of plants. In Aphids. Their biology, natural enemies and control, Vol. A (ed. A.K. Minks and P. Harrewijn), pp. 409–414. Elsevier, Amsterdam.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

122. Simmonds, M.S.J., Simpson, S.J., and Blaney, W.M. (1992). Dietary selection behaviour in *Spodoptera littoralis*: the effects of conditioning diet and conditioning period on neural responsiveness and selection behaviour. Journal of Experimental Biology, 162, 73–90.
123. Simpson, S.J. and White, P. (1990). Associative learning and locust feeding: evidence for a 'learned hunger' for protein. Animal Behaviour, 40, 506–13.
124. Simpson, C.L., Chyb, S., and Simpson, S.J. (1990). Changes in chemoreceptor sensitivity in relation to dietary selection by adult *Locusta migratoria*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 56, 259–68.
125. Singer, M.C. (1983a). Determinants of mutiple host use by a phytophagous insect population. Evolution, 37, 389–403.
126. Singer, M.C. (1983b). Heritability of oviposition preference and its relationship to offspring performance within a single insect population. Evolution, 37, 575–96.
127. Singer, M.C. and Lee, J.R. (2000). Discrimination within and between host species by a butterfly: implications for design of preference experiments. Ecology Letters, 3, 101–5.
128. Singer, M.C. and Parmesan, C. (1993). Sources of variation in patterns of plant–insect association. Nature, 361, 251–3.
129. Stockoff, B.A. (1993). Ontogenetic change in dietary selection for protein and lipid by gypsy moth larvae. Journal of Insect Physiology, 39, 677–86.
130. Sword, G.A. and Chapman, R.F. (1994). Monophagy in a polyphagous grasshopper, *Schistocerca shoshone*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 73, 255–64.
131. Sword, G.A. and Dopman, E.B. (1999). Developmental specialization and geographic structure of host plant use in

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

a polyphagous grasshopper, *Schistocerca emarginata* (¼lineata) (Orthoptera, Acrididae). Oecologia, 120, 437–45.

132. Szentesi, A ´ . and Bernays, E.A. (1984). A study of behavioural habituation to a feeding deterrent in nymphs of *Schistocerca gregaria*. Physiological Entomology, 9, 329–40.
133. Szentesi, A ´. and Jermy, T. (1990). The role of experience in host plant choice by phytophagous insects. In Insect–plant interactions, Vol. II (ed. E.A. Bernays), pp. 39–74. CRC Press, Boca Raton.
134. Szentesi, A ´. and Jermy, T. (1993). A comparison of food-related behaviour between geographic populations of the Colorado potato beetle (Coleoptera, Chrysomelidae), on six solanaceous plants. Entomologia Experimentalis et Applicata, 66, 283–93.
135. Tarpley, M.D., Breden, F., and Chippendale, G.M. (1993). Genetic control of geographic variation for cannibalism in the southwestern corn borer, *Diatraea grandiosella*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 66, 145–52.
136. Thompson, J.N. (1994). The coevolutionary process. University of Chicago Press, Chicago.
137. Thorpe, W.H. (1939). Further studies in preimaginal olfactory conditioning in insects. Proceedings of the Royal Society, B127, 424–33.
138. Tinbergen, L. (1960). The natural control of insects in pine woods. I. Factors influencing the intensity of predation by songbirds. Archives Ne´erlandaises de Zoologie, 13, 265–336.
139. Traynier, R.M.M. (1986). Visual learning in assays of sinigrin solution as an oviposition releaser for the cabbage

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

butterfly, *Pieris rapae*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 40, 25–33.

140. Tully, T., Cambiazo, V., and Kruse, L. (1994). Memory through metamorphosis in normal and mutant Drosophila. Journal of Neuroscience, 14, 68–74.
141. Ueckert, D.N. and Hansen, R.M. (1971). Dietary overlap of grasshoppers on sandhill rangeland in northeastern Colorado. Oecologia, 8, 276–95.
142. Van Loon, J.J.A. (1996). Chemosensory basis of feeding and oviposition behaviour in herbivorous insects: a glance at the periphery. Entomologia Experimentalis et Applicata, 80, 7–13.
143. Via, S. (1999). Cannibalism facilitates the use of a novel environment in the flour beetle, *Tribolium castaneum*. Heredity, 82, 267–75.
144. Zwo¨ lfer, H. (1970). Der 'Regionale Futterpflanzwechsel' bei phytophagen Insekten als evolutiona ¨res Problem. Zeitschrift fu¨ r Angewandte Entomologie, 65, 233–7.
145. Zwo¨ lfer, H. (1988). Evolutionary and ecological relationships of the insect fauna of thistles. Annual Review of Entomology, 33, 103–22.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الفصل التاسع
جهاز الغدد الصماء للعاشبات والإصغاء لإشارات العائل النباتي

تمهيد

النمو والتطور

التشكل

السكون

التكاثر

النضج

سلوك التزاوج

الخلاصات

المصادر

تمهيد

إن بضع أماكن على الأرض توفر الظروف المناسبة لنمو النباتات والحيوانات والتي تبقى ثابتة خلال السنة. وعادة فإن المواسم المفضلة للنمو تتبادل مع الفترات التي تنخفض فيها درجات الحرارة ومع فترات الجفاف. إن النباتات تبقى خلال فترة الظروف غير المناسبة بإسقاط أوراقها اوقد تموت الأجزاء الموجودة منها فوق مستوى سطح الأرض. اما النباتات الحولية فإنها تنتظر موسماً جديداً للنمو من خلال بذورها الساكنة الموجودة في التربة. أما الحشرات فإن نموها وتكاثرها يتوقف عند الظروف غير المناسبة وتدخل في طور السكون Diapause وهي حالة من عدم النشاط المنظم. ولكن وحتى خلال موسم النمو فإن النباتات تغير من قيمتها الغذائية (انظر الفصل الخامس) وكذلك حدوث تغير في كمية مركبات الايض الثانوية التي تحويها تلك النباتات (انظر الفصل الرابع). عندما تعمل الحشرات العاشبة على استخدام النباتات ذات فترة الحياة القصيرة اواحد أطوار نمو النبات، فإن تزامن وجود الحشرة مع ذلك النبات او الطور النباتي يعد ذو قيمة تكيفية مهمة. وهي مسألة حقيقية خاصة في حالة الحشرات العاشبة المتخصصة فيما يكون هذا التكيف اقل قيمة في حالة الحشرات العاشبة المتخصصة فيما يكون هذا التكيف اقل قيمة في حالة الحشرات عامة التغذية. ان تزامن وجود الحشرات والنباتات مع بعض يحصل عادة عندما يستجيب كلاهما (الحشرات والنبات) لنفس المتغيرات الجغرافية والفيزيائية وبالأخص التغيرات الحاصلة في فترات الإضاءة والعوامل المرتبطة مثل درجات الحرارة وسقوط الأمطار. إن حساسية الحشرة لتلك العوامل او الإشارات البيئية يمكن الحشرة من توقع التغيرات المستقبلية التي قد تحدث في البيئة وتهيئة نفسها لمجابهة تلك التغيرات. إن التزامن الأكثر وضوحاً يمكن ان يتحقق بين دورات حياة الحشرات والنبات وذلك من خلال تنصت الحشرات للإشارات التي تدلل على مرحلة النمو لعائلها النباتي مما يضمن حدوث التوافق الدقيق بين دورة حياة الحشرات وعائلها النباتي. إن هذا الفصل يسعى الى التعامل مع عوامل النبات ومن ضمنها الشم والتذوق والمنبهات اللمسية التي يمكن

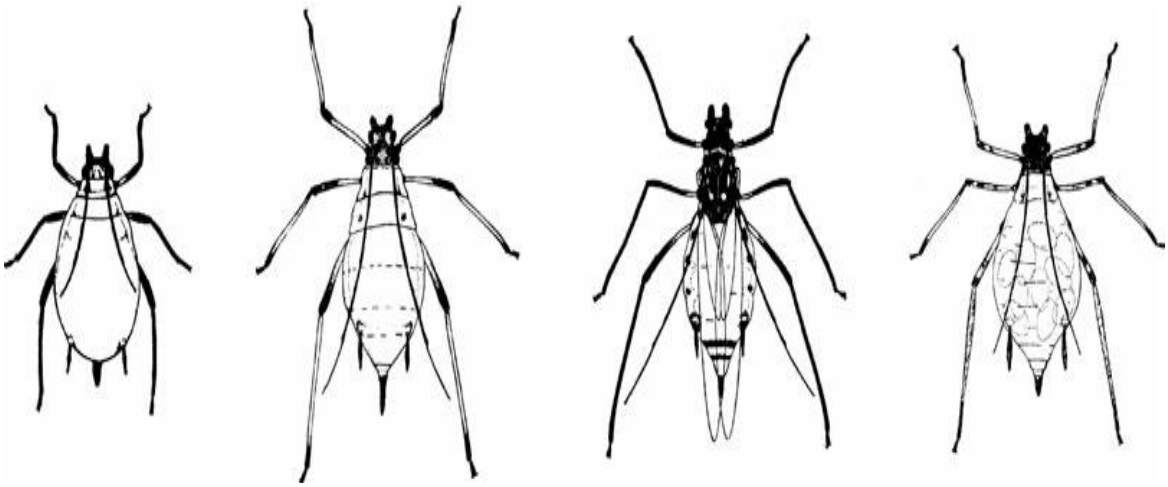
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

ان تستخدم من قبل العاشبات لكي تزامن دورة حياتها ما أمكن مع دورة حياة عوائلها النباتية.

النمو والتطور Development

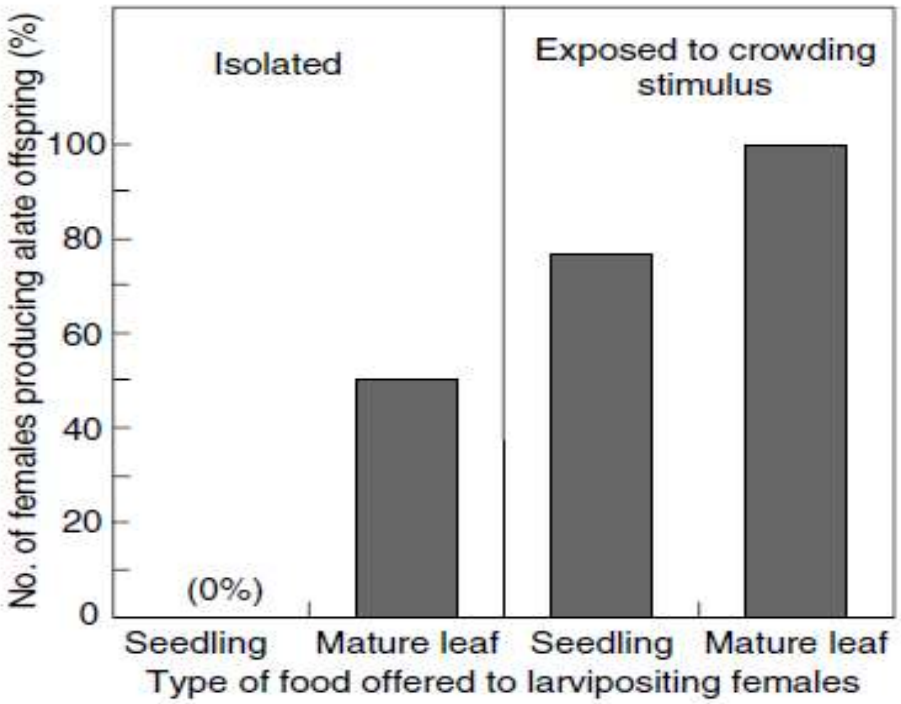
إن عملية النمو والتطور في الحشرات العاشبة تحكمها مجموعة من المنبهات القادمة من العائل النباتي، وإن عملية النمو تشمل:-

اولاً) التشكل Morphism:- إن حشرة المنْ هي من أفضل الأمثلة عن دور الظروف البيئية في تحديد تعدد أشكالها، إذ أن هذه الحشرة تظهر أشكال موسمية مختلفة خلال دورة حياتها. هذا التعدد في الشكل مرتبط بتبدل العائل النباتي [15] ففي العديد من الأنواع تكون افراد السكان في الصيف عديمة الأجنحة Apterous او مجنحة Alate (الشكل 9-1) وإن كلا الشكلين يتكاثران عذرياً Virginoparous الا أن الإناث المجنحة Alate لها قدرة أكبر على الهجرة الى عائل اخر بعد ان تم استنزاف العائل الأول وانخفضت قيمته الغذائية ويبدو أن لنوعية الغذاء هو العامل المهم المؤثر في تكوين الأجنحة. ففي تجربة على منْ اللوبيا *Acyrthosiphon pisum* أظهرت ان لعمر النبات العائل تأثير في وجود الأجنحة ونموها. كما ان الافراد الناتجة غير المجنحة، فضلاً عن تأثير عمر العائل النباتي (الشكل 9-2).



الشكل (9-1) تعدد أشكال الأنثى في منْ البيقة *Megoura viciae* (عن Lees، 1961) [23].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل (9-2): دور العائل النباتي والازدحام في إنتاج الأشكال المجنحة من قبل منْ اللوبيا غير المجنح. جميع المنْ تم تربيته بشكل معزول على بادرات نبات الباقلاء *Vicia fabae* وكنبات بالغ وقد عرضت الحشرات لظروف الازدحام فيما تركت مجموعة أخرى دون تعريض للازدحام. إن حشرات المنْ الواضعة للصغار تركت على بادرات الباقلاء او على النباتات البالغة (عن Southerland، 1967)[43].

إن السؤال الذي يطرح هنا مباشرة يتعلق بطبيعة العامل او العوامل الموجودة في النبات التي تحث او تسبب هذه التغيرات المظهرية في نمو الأجنحة؟

إن الإجابة على هذا السؤال يعتمد على نوع المنْ والنبات الذي تم دراسته وذلك لوجود العديد من التباينات الفسلجية بين أنواع المنْ والنباتات مثل نوعية وكمية الأحماض الامينية والسكريات والمحتوى المائي للنبات جميعها تمثل العوامل الغذائية المسؤولة عن ظهور الأفراد المجنحة تحفز تكوين الأجنحة ايضاً ليصبح في وسع الحشرة الهجرة لإيجاد عائل غذائي أفضل، وهنا ينبغي ملاحظة ان نمو وتطور الأجنحة ليس دليلاً بالضرورة على نقص التغذية ولكنه قد يكون استجابة لعوامل نباتية اخرى والتي قد تسبق حالة تغير نوعية الغذاء. إن التطور الكامل والنمو النشط لبالغات المنْ المجنحة تحدث عادة على النباتات التي لازالت تحوي الغذاء الكامل والكافي للنمو الطبيعي

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

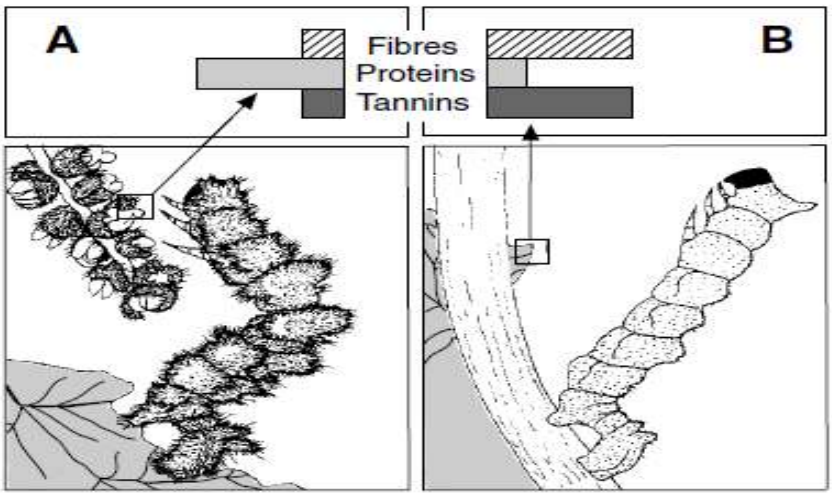
والتكاثر [15 و18]. إن تربية حشرات المنْ على بيئة صناعية يساعد كثيراً في تحديد تأثير المكونات الغذائية في تحديد شكل او مظهر المنْ، فعند تنمية منْ الخوخ الأخضر *Myzus persicae* على إحدى البيئات الصناعية التي حذف منها فيتامين C من التركيبة القياسية للبيئة الصناعية أدى الى حدوث زيادة في نسبة الذرية المجنحة الناتجة من 28% الى 62%. أما عندما تنخفض تركيز الأحماض الامينية الى النصف فإن تكرار الافراد المجنحة الناتجة انخفض بشكل واضح [44]. مما سبق يتضح ان التحول الى الطور او المظهر المجنح في هذه الحشرات يتأثر في عدد من الحشرات بتلك العناصر الغذائية (فيتامين C والأحماض الامينية). في العديد من أنواع المنْ وجد ان إنتاج الأشكال الجنسية في نهاية الصيف او الخريف يتأثر بعوامل العائل النباتي. إن تغيرات غير معروفة في عمر النبات تعمل كإشارات لتنبيه عملية إنتاج الأفراد الجنسية Sexuparae [18]. كمثال حول تأثير العائل على مظاهر وأشكال المنْ هوما تم ملاحظته في المنْ *Eriosoma pyricola* الذي يعيش على جذور أشجار الكمثرى. وخلال فترة محدودة من اواخر الصيف او الخريف فإن البالغات الجنسية المجنحة Alate sexuparous adults تبدأ بالتكوين والخروج من التربة وتطير الى أشجار الألم Elm (الدردار) وهو عائلها الأولي. ان العامل الموجود في شجرة الكمثرى الحاث على إنتاج البالغات الجنسية المجنحة هو عامل مرتبط بتوقف جذور أشجار الكمثرى عن النمو، هذا النمو يتم تنظيمه بواسطة فترة الإضاءة ودرجة الحرارة المؤثرة في أجزاء الشجرة الموجودة فوق سطح التربة. إن التأثيرات المباشرة لهذه العوامل البيئية تتباين على المنْ، الا أنه لم يتم تشخيص العامل النباتي المؤثر في المنْ [40].

ما هي الالية الفسلجية التي تربط المحفزات او المنبهات البيئية مثل نوعية الغذاء التي تحكم انتاج البالغات المجنحة او غير المجنحة؟ يبدوان هرمون الشباب Juvenile hormone يلعب دور رئيس في هذه العملية [13] حيث ان الحوريات ذات المستوى المنخفض من هرمون الشباب ينتج عنها اناث مجنحة بينما الحوريات ذات المستوى العالي من هرمون الشباب ينخفض فيها نسبة إنتاج الأفراد المجنحة وذلك

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

نتيجة تأثر الجينات المنظمة لتلك العملية. إن السؤال الان هو كيف تؤثر نوعية الطعام في تنظيم إنتاج هرمون الشباب؟ إن الإجابة على هذا السؤال لازال غير معروف.

بالرغم من أن أكثر الأمثلة المعروفة حول تعدد الأشكال Polymorphism وجدت بين حشرات المنْ، الا أن هذه الظاهرة سجل حدوثها في مجاميع حشرية اخرى. مثال ذلك يرقات العثة الأمريكية ثنائية الجيل المسماة *Nemoria arizonaria* التي أظهرت اختلافاً مميزاً في المظهر والسلوك بين الأجيال المختلفة. حيث ان يرقات الجيل الربيعي تتغذى على النورة الزهرية للبلوط وتنمو لتصبح مشابهة للنورة الزهرية كوسيلة للاختباء (الشكل 9-3 A) اما يرقات الحضنة الصيفية فإنها تتغذى على أوراق البلوط ويكون لونها اخضر رمادي. هذه اليرقات تشبه اليرقات القياسة من عائلة Geometridae (الشكل 9-3 B). اما عند تربية يرقات نفس الحشرة على بيئة صناعية ذات محتوى عالي من تراكيز التانين والتي تمثل المستويات الطبيعية للتانين في أشجار البلوط فإن اليرقات تنمو لتصبح بشكل الأفرع Twigs morphs اما عند تربيتها على بيئة خالية من التانين فإن اليرقات تنمو الى شكل نورات البلوط الزهرية Catkins morphs، في هذه الحالة لا نعرف كيف ان المنبه النباتي (مثل مستوى التانين) يحفز الاستجابة لنمو اليرقة الى الشكل المناسب[12].



الشكل (9-3): (A) يرقة الجيل الربيعي لحشرة *Nemoria arizonaria* المتغذية على النورة الزهرية للبلوط. (B) يرقة الجيل الصيفي المتغذية على أوراق البلوط (عن Dettner، 1989) [8].

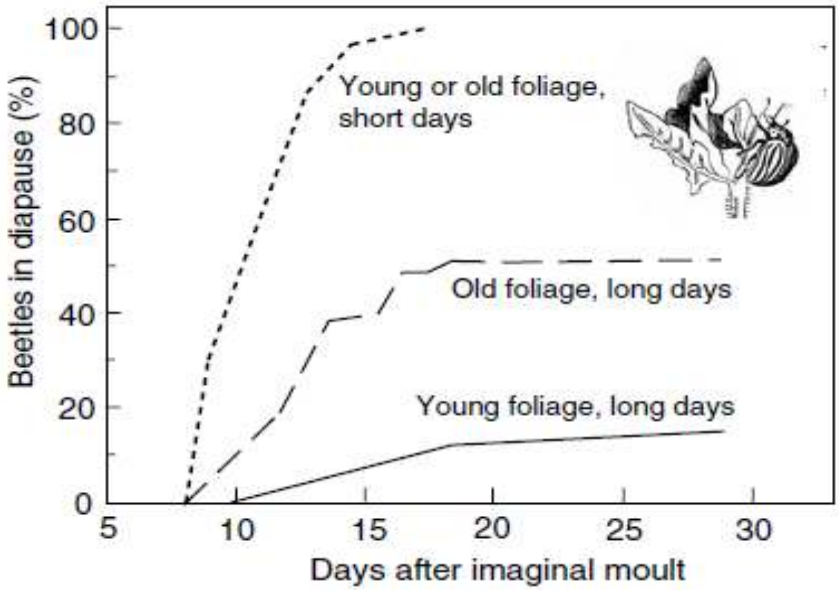
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

إن تعدد المظاهر في يرقة الـ *N.arizonaria* هو نوع من وسائل الحشرة لخداع الأعداء الحيوية وهذا النوع من الخداع قد يعتمد على المظهر (خداع البصر) اوقد يعتمد على إطلاق المركبات الكيميائية المربكة للعدو. ففي يرقات حشرة الـ *Biston robustum* من عائلة الديدان القياسة Geometridae يلاحظ ان بيئة او تركيبة Texture جسم اليرقة واللون والشكل يتباين تبعاً لنوع العائل النباتي الذي تتغذى عليه والأكثر من ذلك فقد وجد ان مكونات شمع كيوتكل اليرقات قد تباين هو الاخر اعتماداً على نوع الغذاء المستهلك وأصبح الشمع مشابهاً لمركبات سطح أفرع العائل النباتي. إن هذا التشابه الكيميائي بين اليرقات والأفرع ناتج عن هضم اليرقات لأوراق العائل النباتي، مما يشير او يدلل على وجود نوع من التكيف المستحث بالغذاء Diet induced adaptation. إن هذا النوع من التشبه النباتي Phytomimesis يمكن إيضاحها من خلال فاعلية إزالة اليرقات من على عائلها النباتي الذي تربت عليه ثم وضعها على عائل نباتي جديد لم يسبق لها ان تكيفت عليه، وكانت نتيجة ذلك تمكن النمل المفترس من القضاء على اليرقات تماماً لتمكنه من تمييز اليرقات على العائل الجديد فيما لم يتمكن من ذلك على عائلها الذي تكيفت عليه [1].

ثانياً) السكون Diapause:- بعد إكمال خنفساء كولورادو البطاطا لعملية التحول تخرج من التربة وتبدأ بالتغذية على المجموع الخضري لنبات البطاطا ونباتات أخرى قريبة للبطاطا، وفي الأيام ذات فترة الإضاءة الطويلة تبدأ الخنافس بالتكاثر فوراً، أما في الأيام ذات فترة الإضاءة القصيرة فإنها تترك نبات البطاطا ثانية الى التربة وتدخل في فترة سكون. عندما تتغذى خنفساء كولورادو البطاطا على اوراق نباتات البطاطا الكبيرة بدلاً من التغذية على أوراق النباتات الصغيرة فإن الحشرات تظهر نزعة واضحة للدخول في فترة سكون حتى لو كانت خلال الأيام ذات فترة الإضاءة الطويلة (الشكل 9-4). هذه الاستجابة للسكون لا يمكن أن تعزى لوجود نقص في التغذية وذلك لان الغدة الجناحية Corpora allata للحشرات النشطة (هذه الغدة تنتج الـ JH) عند زرعها في حشرة ساكنة فإنها تستعيد نشاطها الطبيعي وتتكاثر حتى عند تغذيتها على اوراق نبات كبير [9]. لوحظ ايضاً وجود اختلاف واسع في حدوث السكون بين سكان

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

خنفساء كولورادو الموجود في الحقل والمتغذي على نبات ظل الليل *Solanum dulcamara* والخنافس المتغذية على نبات البطاطا.



الشكل (9-4): تأثير نوعية الغذاء (أوراق نبات صغير ضد أوراق نبات كبير) وطول اليوم (فترة إضاءة قصيرة ضد فترة إضاءة طويلة) إلى حث السكون في يالغات خنفساء كولورادو البطاطا (عن Danilevski، 1965) [4].

هذا الاختلاف سببه عوامل نباتية لها دور في استحثاث السكون. حيث لوحظ ان الخنافس المتغذية على نبات ظل الليل تدخل في طور السكون بوقت مبكر عن تلك الخنافس المتغذية على نبات البطاطا وقد يرجع ذلك الى حقيقة ان الحشرات المتغذية على نبات ظل الليل الموجود في أواخر موسم النمو تتعرض الى مستويات عالية من مركبات Glycoalkaloids مسببة حدوث نسب موت عالية في الخنافس ولتجنب ذلك فإن الخنافس تدخل في سكون مبكر [14]. إن الطفيليات الموجودة داخل أجسام الحشرات العاشبة تدخل هي الأخرى في طور السكون استجابة لعمر العائل الحشري والمرتبط بنوعية التغيرات الحاصلة في الغذاء المتناول من قبل عائله الحشري [30]. تشير المراجع الى وجود العديد من الأمثلة حول استحثاث السكون في الحشرات العاشبة استجابة لنوعية الغذاء، الا أن طبيعة الإشارات المؤثرة في بدء السكون لازالت غير معروفة في معظم الحالات (الجدول 9-1) [5 و41]. إن التغير في المحتوى

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الرطوبي ومستويات الدهون في العائل النباتي يمكن أن يلعب دوراً في استحثاث السكون احياناً [5] ولكن هناك عوامل أخرى مثل منظمات نمو النبات قد تعمل كإشارة لتوقف عملية السكون عصبياً.

الجدول (9-1): الحشرات التي تظهر سكون اختياري استجابة لمتغيرات العائل النباتي.

Diapause inducing factor	Stage	Insect species	Reference
		Lepidoptera	
Low protein and water content	Larva	*Chilo* spp.	39
Low protein and water content	Larva	*Coniesta ignefusalis*	45
	Adult	*Danaus plexippus*	11
		Coleoptera	
Aged host plant	Adult	*Leptinotarsa decemlinetata*	9, 14
Lipid, low moisture	Larva	*Pectinophora gossypiella*	2
Absence of host-plant flowers	Adult	*Callosobruchus maculatus*	48
		Diptera	
Absence of olive fruits	Adult	*Bactrocera oleae*	20
		Heteroptera	
Absence of host-plant leaves	Adult	*Eurydema rugosa*	27
		Hymenoptera	
Food plant of host		*Aphid parasitoids*	30

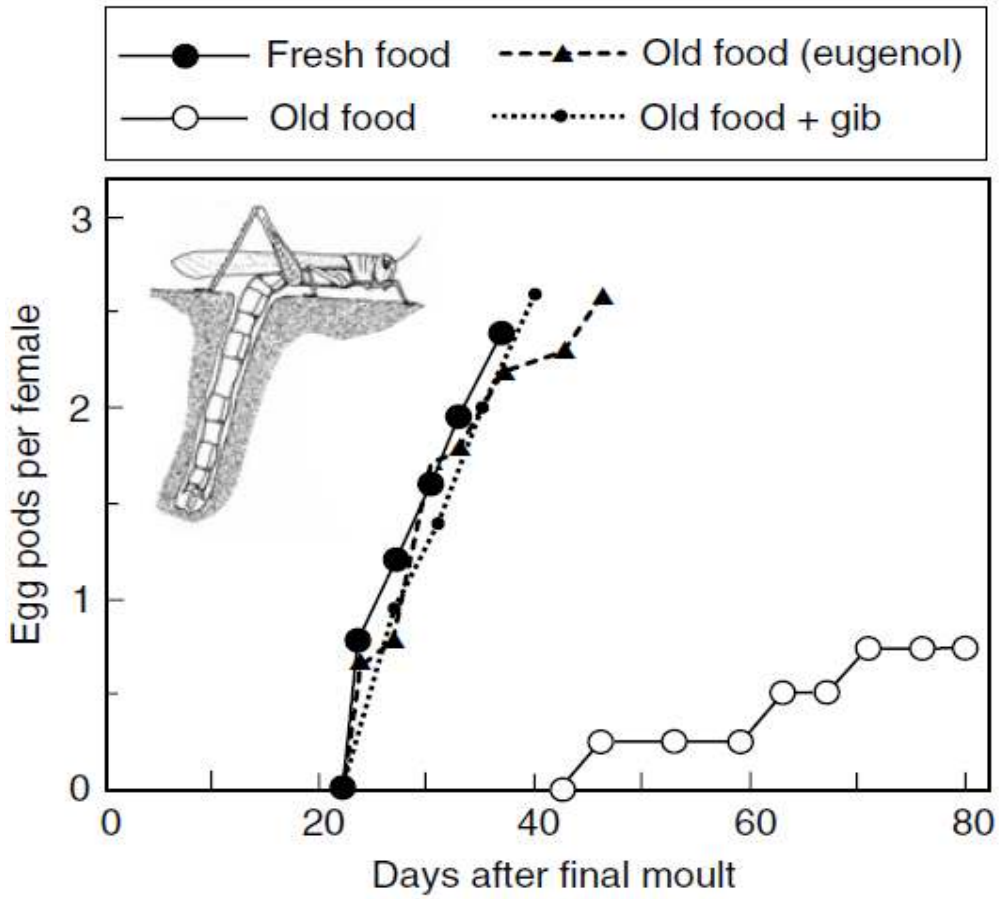
التكاثر Reproduction

إن الحشرات العاشبة غالباً ما تقوم بوضع البيض على او بالقرب من النباتات التي ستتغذى عليها اليرقات. هناك العديد من الأسباب التي قد تدفع الإناث الى تأجيل وضع البيض او القيام بعملية التزاوج. من هذه الأسباب تأكد الإناث من وجود العائل النباتي في مرحلة النمو المناسبة لتغذية اليرقات، وقد وجد فعلاً أن نضج الغدد التناسلية في بعض الأنواع قد يتأخر في حالة غياب الإشارات المنبهة من العوائل النباتية. إن عملية التكاثر تعتمد على ما يأتي:-

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

اولاً) النضـــــج Maturation:- فـــي المجموعـــة الســـكانية الطبيعيـــة للجـــراد *Schistocerca gregaria* فإن النشاط التكاثري لبالغات هذا الجراد يمكن ان يتأخر لفترة تزيد عن تسعة أشهر. إن بدء عملية التكاثر ضمن المجموعة السكانية تتزامن بشكل جيد بين الأفراد. إن حدوث عملية التكاثر يتطلب توفر بعض الإشارات البيئية التي تطلق عملية نضوج الأفراد خلال 1–2 أسبوع من بداية موسم الأمطار وخلالها تصبح الإناث جاهزة لوضع البيض. إن الإشارة المحفزة لنمو بيض الجراد تأتي عادة من الغذاء. فعندما تتغذى بالغات الجراد على البراعم المنتفخة لبعض أنواع الجنس *Commiphora* مثل براعم النوع *C. myrrha* فإن الحشرة تتناول المركبات التي تعمل على بدء النضوج الجنسي حيث ان براعم نباتات هذا الجنس تحوي وكما معروف منذ القدم على كميات كبيرة من الزيوت الأساسية وان بعض مكونات هذه الزيوت هي مواد تربينية Terpeniods مثل مركب الـ Pinene و Eugenol والـ Limonene، هذه المركبات تعمل على استحثاث النمو الجنسي كما ثبت مختبرياً، حيث تم تغذية بالغات حديثة الخروج من العذارى على أوراق لهانة قديمة فقط، حيث أدت التغذية إلى تثبيط النضوج الجنسي لفترة طويلة من الوقت (الشكل 9–5) أما عند تغذيتها على نبات لهانة كامل النمو فإنها بدأت بوضع البيض بعد ثلاثة أسابيع من أخر معاملة بعد ذلك تم معاملة الحشرات (الجراد) لمرة واحدة بالـ Eugenol أو تدعيم الغذاء بحامض الجبرليك Gibberllic acid (هرمون منظم نباتي يوجد بتراكيز عالية في الأوراق الحديثة). إن نتائج هذه الدراسة الموضحة في الشكل (9–5) تظهر أن البالغات المرباة على أوراق اللهانة القديمة تمكنت من وضع البيض [10]. علاقات اخرى مشابهة وجدت في مجاميع حشرية أخرى بالرغم من أنها اقل وضوحاً. ففي العث ذو المظهر الماسي *Plutella xylostella* وجد ان فترة ما قبل التكاثر في الإناث تصبح طويلة عند عدم وجود العائل (نبات اللهانة). اما عند تعريض إناث الحشرة مختبرياً لأبخرة النبات العائل حدث تنبيه لنمو المبايض ووجد ان المادة المسؤولة عن ذلك والموجودة في ابخرة النبات العائل هي مادة Allyiso thiocynanate (الجدول 9–2) [17].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



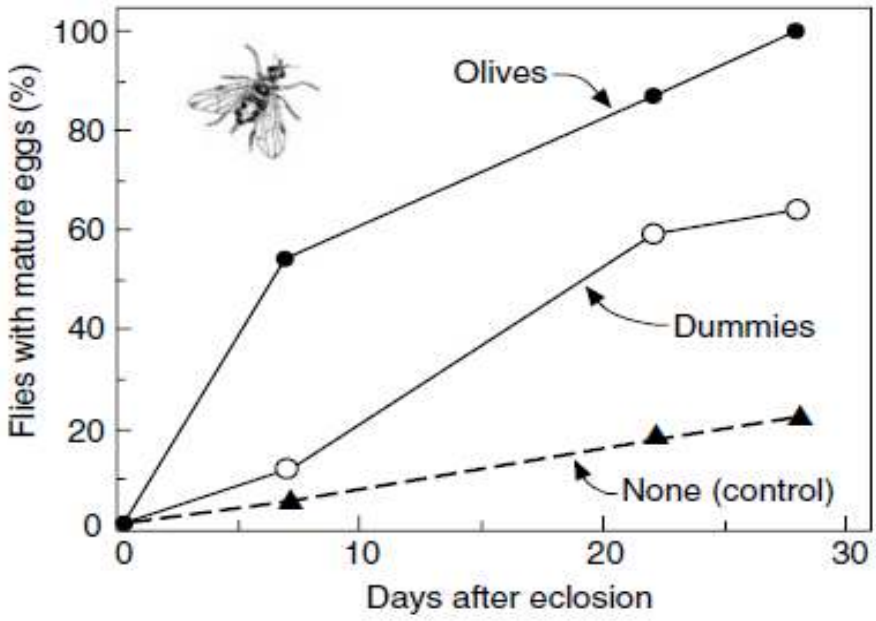
الشكل(9-5): نشاط الجراد الصحراوي في وضع البيض وتأثير العمر ونوع البيض في وضع البيض. جميع الحشرات تم تغذيتها على أوراق اللهانة حيث تم تغذية مجموعة منها على أوراق لهانة قديمة فقط او على أوراق لهانة مكتملة النمو، مجموعة أخرى تغذت على أوراق لهانة قديمة مدعمة بـ 1 مايكروغرام من حامض الجبرليك لكل جرادة في اليوم والمجموعة الأخيرة تم تغذيتها على أوراق لهانة قديمة معاملة خارجياً بـ مايكروغرام من الـ Eugenol في اليوم السابع بعد أخر انسلاخ (عن Ellis وآخرون، 1965) [10].

في سوسة الفاصوليا *Acanthoscelids obtectus* وجد ان رائحة العائل لم تكن مؤثرة في تكوين البيض وان عملية التبويض Oogenesis تم تحفيزها بعد تحسس الحشرة بملامسها بذور الفاصوليا او اوراق نبات الفاصوليا او قرناتها. ودليل ذلك ان صبغ بذور الفاصوليا او تغطية الملامس الفكية لم تحدث أي عملية تبويض مما يدل على ان الملامس تلعب دوراً حاسماً في استقبال المنبه الذوقي Gustatory stimuli [31]. مما سبق يتضح ان الإشارات الشمية او الذوقية تلعب دور مهماً في تنبيه عملية النضج الجنسي (الشكل 9-6). في ذباب الجوز *Rhagoletis juglandis* مثلاً.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الجدول (9-2): تأثيروجود العائل النباتي بعد 3 أيام على عملية التبويض Oogensis في إناث الـ *Plutella xylostella* (عن Hillyer و Thorstinson، 1969) [17].

No. off emales	Stimulus	Mean no. of eggs per ovariole
47	Control (no plant)	2.4
38	Cabbage plant	5.7
32	Allyl isothiocyanate 0.1 ml	4.3
31	0.2 ml	5.1



الشكل (9-6): نضج بيض أنثى ذبابة الزيتون *Dacus oleae* بوجود او غياب ثمار الزيتون او الثمار الزائفة (كرات شمعية ذات لون برتقالي) (عن Kaveos و Tzanakakis، 1990) [19].

وجد ان نمو البيض يبدأ مبكراً ويتقدم بسرعة عند وجود ثمار الجوز، كما لوحظ حدوث زيادة في نمو البيض عند تعريض الحشرات لكرات صفراء تشبه ثمار الجوز مما يثبت ان المنبه البصري او اللمسي لثمار العائل تعد منبهات ينتج عنها تغييرات فسلجية في إناث ذبابة الجوز تؤدي الى تسريع عملية نمو البيض. (الجدول 9–3) يشير الى أمثلة أخرى في هذا المجال. إن تأثيرات العائل النباتي وكما سبق شرحها سواء بالنسبة للحشرات العاشبة المتخصصة وللجراد الصحراوي متعدد العوائل الغذائية قد تعتبر عملية توقع من قبل الامهات لتوفر الكمية الكافية من الغذاء لذريتها. ان المرونة في توقيت عملية التكاثر والنمو تساهم في عملية التكيف للتغيرات غير المتوقعة في توفر العائل النباتي.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

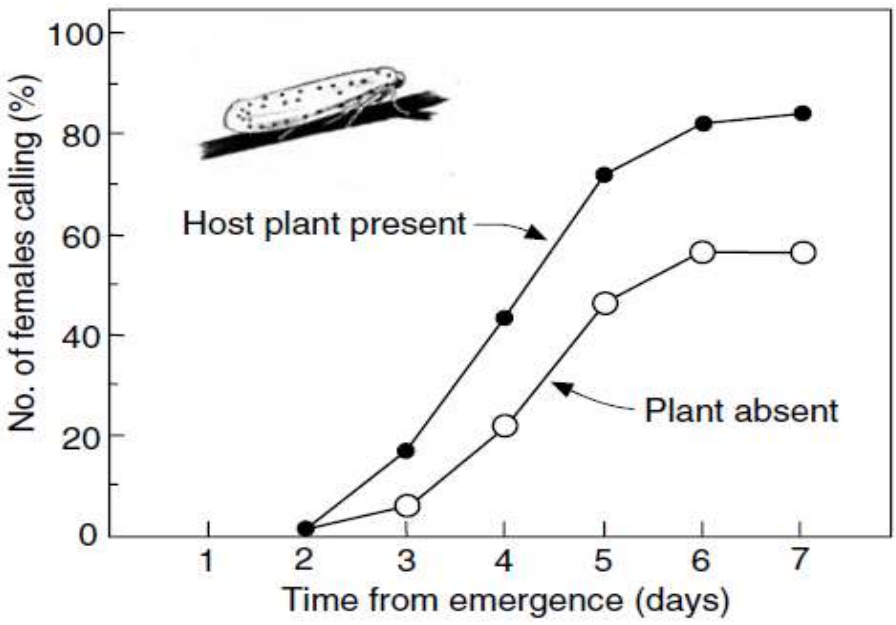
الجدول (3-9): الحشرات التي تحدث فيها عملية التبويض بواسطة عملية التنبه بفعل الكايرومونات المنطلقة من عوائلها النباتية.

Reference	Host plant	Host range	Insect species
			Orthoptera Acrididae
10	Various	G	*Schistocerca gregaria*
			Homoptera Aphalaridae
Oleaceae 32	Oleaceae	S	*Euphyllura philly*reae
			Lepidoptera Plutellidae
*	Leek	S	Acrolepiopsis assectella
17, 29	Brassicaceae	S	*Plutella xylostella*
			Pyralidae
25	Sunflowers	S	*Homoeosoma electellum*
			Gelechiidae
*	Beet	S	*Scrobipalpa ocellatella*
*	Potato	S	*Phthorimaea operculella*
*	Grains	S	*Sitotroga cerealella*
			Tortricidae
*	Larch	S	*Zeiraphera diniana*
			Diptera Tephritidae
*	Apiaceae	S	*Philophylla heraclei*
*, 19	Olive fruits	S	*Dacus oleae*
			Chloropidae
*	Grasses	S	*Oscinella frit*
			Coleoptera Bruchidae
*, 31	Bean seeds	S	*Acanthoscelides obtectus*
6	Peanut (seeds)	S	*Careydon serratus*

ثانياً) سلوك التزاوج Mating behavior:- إن علماء الحشرات الهواة الذين يربون العث Moths داخل أقفاص تربية يعرفون منذ فترة طويلة ان التزاوج يتم تحفيزه من

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

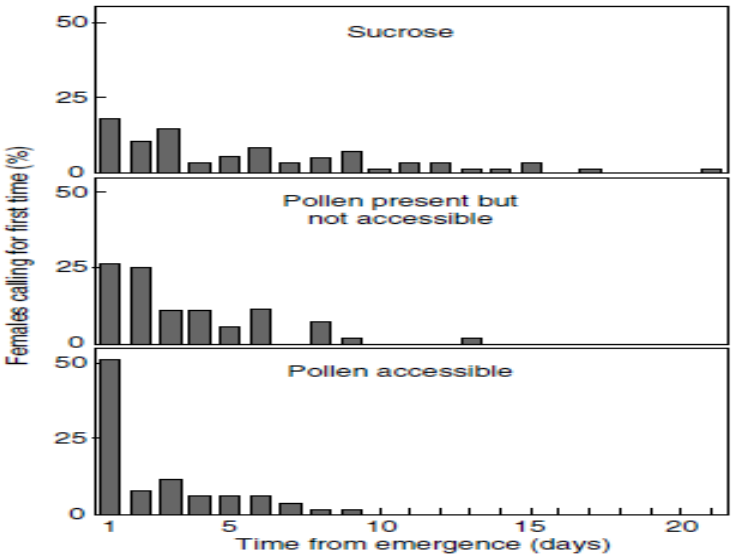
خلال وجود العائل او العوائل النباتية. الباحثان Riddiford و Williams أشارا إلى أن أول تجربة برهنت على تأثير العوائل النباتية في عملية التزاوج في العثة *Antheraea polyphemus* [37] حيث أن التزاوج في هذه الحشرة يحدث فقط بوجود أبخرة أوراق البلوط ومنذ ذلك الوقت فإن أمثلة عديدة تم توثيقها حيث تقوم إناث العث ببدء إطلاق الفيرمونات او المناداة وهي بأعمار صغيرة في بداية الليل وعادة تستهلك وقت أكثر في المناداة عندما تكون بالقرب من عوائلها النباتية [24 و36 و47]. في العثة المعروفة بالاسم *Yponomeuta cagnagellus* التي تعيش لفترة طويلة هذه العثة تصل الى النضج الجنسي بعد أسبوع واحد من بزوغها من طور العذراء، وان أبخرة العائل النباتي تعمل في هذه الحالة كمطلق لسلوك المناداة او الاستدعاء Calling. اما في حالة غياب مادة العائل فإن المناداة او الاستدعاء للتزاوج يتأخر اوقد يثبط بشكل دائم (الشكل 9-7) [16] في هذه الحالة فإن العلاقة بين رائحة العائل المناسب وعمر الأنثى الذي بدأت عنده باستدعاء الذكر قد يساهم في عملية تخصص الاستدعاء ضمن أنواع الجنس *Yponomeuta*، وكما أنها قد تشجع عملية العزل التكاثري بين الأنواع المستترة والتي تستخدم أنواع نباتية مختلفة كغذاء لليرقات [26].



الشكل (9-7): سلوك الاستدعاء في إناث العثة *Yponomeuta evonymellus* بوجود او غياب العائل النباتي (عن Hendrikse و Vas- Bunnemyer، 1987) [16].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

إن روائح النبات قد تؤثر في ذكور الحشرات ايضاً ففي العديد من ذكور الأنواع الحشرية ليلية النشاط وجد انها تستجيب بقوة لجاذبات الإناث الجنسية عندما تختلط مع أبخرة الأوراق الخضراء [11] تتداخل مع الفيرمونات على مستوى المستقبل الكيميائي وتعمل على تحوير حساسية مستقبل الفيرمونات [28 و42]. لقد أظهرت التجارب الحقلية وجود زيادة في الاستجابة للفيرمون الجنسي عندما يخلط مع أبخرة النبات ان ذكور العث الـ *Spodoptera exigua* كمثال انجذب أكثر الى المصائد الحاوية على طعم خليط من فيرمون الأنثى ومركبات أبخرة النبات العائل مقارنة بأعداد الذكور المنجذبة الى المصائد الحاوية على الفيرمون فقط، هذه النتائج تدلل على ان أبخرة بعض العوائل النباتية تشجع الاستجابة باتجاه الإناث المستدعية من على عوائلها النباتية. في بعض الأحيان هناك جزء متخصص من العائل النباتي قد يعمل على تسريع سلوك الاستدعاء لدى الأنثى كما في عثة زهرة الشمس *Homoeosoma electellum* التي تفضل وضع البيض على زهرة الشمس حديثة التفتح. إن معظم إناث هذه الحشرة تبدأ بالاستدعاء Calling خلال اليوم الأول من بزوغها، وعند غياب حبوب اللقاح فإن سلوك الاستدعاء قد يتأخر لفترة تزيد عن اسبوعين (الشكل 9-8).

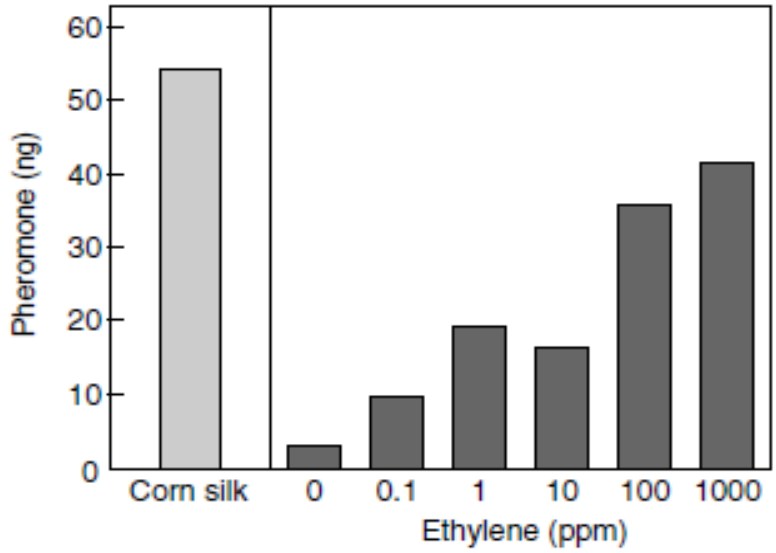


الشكل(9-8): العمر الذي يبدأ عنده عث زهرة الشمس ببدء سلوك الاستدعاء لأول مرة. حشرات تركت مع السكروز فقط واخرى مع السكروز وحبوب لقاح زهرة الشمس ولكنه غير متوفر لها بشكل مباشر اما المجموعة الثالثة فتركت مع السكروز وحبوب اللقاح المتيسرة لها (عن Mcneil و Delisle، 1989 b) [25].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

إن اليرقات حديثة الفقس لعث زهرة الشمس تحتاج إلى حبوب لقاح حرة والتي تكون متوفرة خلال فترة قصيرة وعليه فإن بدء الإناث باستدعاء الذكور آو تأخيره استناداً إلى توفر حبوب اللقاح بعض يعني ان للإناث القدرة على تحديد وقت الاستدعاء بما يتناسب وتوفر حبوب اللقاح لذريتها [25].

إن معرفتنا حول أي مركب من مركبات النبات الكيميائية الذي يقوم بتحفيز او تنبيه سلوك الاستدعاء ليعمل كـ كايرومون Kairomone لازالت قليلة جداً، على عكس من ذلك فإن هناك وجهات نظر جديدة تم الحصول عليها من علم الفسلجة الذي أشار إلى وجود آليات تسيطر على إنتاج الفيرمون وبدء سلوك الاستدعاء [34]. إن إناث دودة عرانيص الذرة *Helicoverpa zea* كالعديد من الأنواع الأخرى تستطيع ان تحدد مكان العائل النباتي قبل التزاوج. وبمجرد ان تجد المصدر الغذائي المناسب لذريتها تبدأ بإنتاج الفيرمون وإطلاقه. اما سلوك الاستدعاء فإنه يحفز بواسطة الأبخرة المنبعثة من خيوط الذرة، أن بعض مكونات هذه الأبخرة المعزولة ومنها مثلاً Phenylacetaldehyde تعطي او تظهر نفس الاستجابة. كذلك فإن الاثلين وهو هرمون نباتي يسرع من نضوج الفاكهة كان مؤثراً في سلوك الاستدعاء (الشكل 9-9).

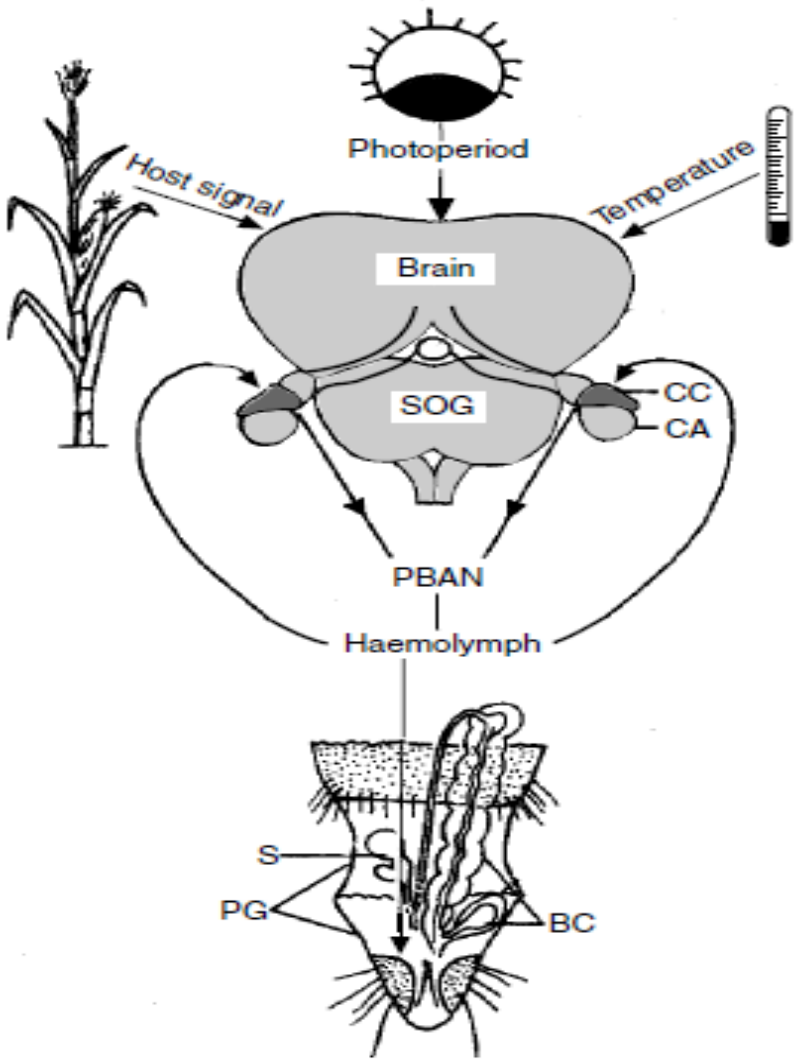


الشكل(9-9): إنتاج الفيرمون (Z-11-hexadecenal) (بالنانوغرام / أنثى / 18 ساعة) في الـ *Helicoverpa zae* بوجود خيوط الذرة (إلى اليسار) او تراكيز مختلفة من الاثلين (إلى اليمين) (عن Raina وآخرون، 1992) [36].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

أن مركب الاثيلين يجب ان يعمل كإشارة شائعة للنبات العائل وذلك لان يرقات *H.zea* تتغذى على الأجزاء الثمرية للعديد من النباتات المختلفة [36] وقد وجد ان معاملة الفم وقرون الاستشعار بنترات الفضة والمعروفة بأنه يثبط استجابات الاثيلين في النبات وبذلك يعمل على تثبيط او خفض إطلاق الفيرمون بوجود الاثيلين، مما يدل على اشتراك مستقبلات الاثيلين في الجهاز الشمي للإناث. عند تنبه روائح العائل النباتي لإناث دودة عرانيص الذرة فإن الإناث تبدأ عملية التصنيع الحيوي للفيرمون بواسطة الغدة القلبية Corpora cardiaca التي تفرز ببتيد عصبي Neuropeptide (PBAN) الذي يحفز انتاج الفيرمون في الغدد البطنية (الشكل 9-10) [33 و36]. إن مادة الـ (PBAN) تعمل مباشرة على خلايا غدة الفيرمون عبر دورة الكالسيوم ادينوسين مونوفوسفيت Adenosine Monophosphate (CAMP) كمرسال ثاني. إن المركب الأخير ينبه الماكنة الكيموحيوية التي تنتج الفيرمون [3]. ليس لجميع الحشرات القدرة على تنظيم عملية التصنيع الحيوي للفيرمون باستخدام مادة الـ (PBAN). إن خنافس القلف كمثال تزيد من التصنيع الحيوي للفيرمون بعد تغذيتها على أشجار العائل عن طريق هرمون الشباب الذي يتطلق من الـ Corpora allata [46].

إن الأمثلة السابقة كافية لبيان أن عدد من الإناث العذارى لعدد من أنواع حرشفية الأجنحة تعمل في البداية على تحديد مكان عائلها الغذائي قبل ان تبدأ بجذب الذكور. إن عملية التزاوج تطلق عملية وضع البيض. بهذه الطريقة فإن الحشرات التي تعيش لفترة قصيرة تستطيع ان تستثمر وبشكل مثالي الوقت ومصادر الطاقة المتاحة لها.



الشكل (9-10): شكل تخطيطي يمثل السيطرة الهرمونية العصبية على إنتاج الفيرمون الجنسي في إناث الـ *Helicoverpa zea* إن الـ (Neuropeptide PBAN) المنشط للتصنيع الحيوي للفيرمون يتم إنتاجه في العقدة العصبية تحت المريئية (SOG) ثم ينقل الى الـ Copora cardiaca (CC). ان العوامل الخارجية مثل رائحة النبات، فترة الإضاءة ودرجة الحرارة تنظم انطلاق الـ (PBAN) من الـ Corpora cardiaca الى الهيموليمف حيث يقوم بتنبيه انتاج الفيرمون في غدد الفيرمون البطنية (Pg). BC = *Burra copulatrix*، S = *Spermatheca*، CA = *Corpora allata* (عن Raina، 1988) [35].

الخلاصات Conclusion

خلال العقود الخمسة الماضية من القرن العشرين تراكم كم كبير من الدراسات والمراجع حول دور المركبات الكيميائية في اختيار العائل النباتي من قبل الإناث الواضعة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

للبيض وفي تمييز اليرقات الجائعة لغذائها (انظر الفصل السادس والسابع) وذلك مقارنة بدور العوائل النباتية في توقيت نمو الحشرات والتي لم تأخذ نفس الاهتمام من قبل الباحثين. لقد تم في هذا الفصل الإشارة إلى شرح بعض الأمثلة حول الحشرات التي تمكنت ان تكيف دورة حياتها مع دور حياة عوائلها النباتية. وذلك بالرغم من ان بضعة أمثلة من هذا النمط حول تأثير النبات في الحشرات هي أمثلة معروفة، من وجهة النظر التصنيفية مما يشير الى انها ظاهرة شائعة (انظر الجدول 9-3) إن تأثير النباتات في الحشرات لا يقتصر على الحشرات التي تعود لمجاميع تقسيمية مختلفة بل ان تأثير النباتات قد يمتد ليشمل الأطوار المختلفة للحشرة. إن الطفيليات الحشرية التي تعيش على عوائلها من الفقريات والحشرات العاشبة لابد ان تستخدم او تستقبل إشارات معينة من عوائلها، مع وجود أجهزة تنظم هذه العملية والتي تختلف عن تلك الطفيليات. إن الحشرات المتطفلة تستطيع ان توظف هرمونات عوائلها بشكل مثالي كإشارات داخلية لكي تزامن دورة حياتها مع دورة حياة العائل، إذ ان براغيث الأرنب تستخدم هرمون العائل لكي تكيف دورات تكاثره مع دورات حياة عائله. إن الحشرات العاشبة تعتمد على إشارات والتي ترتبط بمركبات فسلجية معروفة. إن الإشارات النباتية هي بمثابة إعلان عن وجودها اوهي بمثابة إعلان تفصيلي حول حالة النبات الفسيولوجية. هذه الإشارات هي في الغالب إشارات كيميائية واحياناً قد تكون هذه الإشارات هي هرمونات نباتية.

إن هوية معظم المركبات الكيميائية النباتية لازالت غير واضحة الى حد كبير وغير محددة الهوية، كذلك لازلنا غير قادرين على تحديد الطريقة التي تستخدمها الحشرات في تعقب تلك المركبات او الإشارات وهذا يعني الحاجة الى المزيد من البحث. ان سلسلة الأحداث التي تأخذ طريقها بداخل الحشرة تترك ايضاً العديد من الأسئلة، الا أن هناك أدلة اليوم على ان جميع هذه العمليات تتم عن طريق نظام الغدد الصماء.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

References المصادر

1. Akino, T., Nakamura, K.I., and Wakamura, S. (2004). Diet-induced chemical phytomimesis by twig-like caterpillars of *Biston robustum* Butler (Lepidoptera: Geometridae). Chemoecology, 14, 165–74.
2. Bull, D.L. and Adkisson, P.L. (1960). Certain factors influencing diapause in the pink bollworm *Pectinophora gossypiella*. Journal of Economic Entomology, 53, 793–8.
3. Choi, M.Y. and Jurenka, R.A. (2004). PBAN stimulation of pheromone biosynthesis by inducing calcium influx in pheromone glands of *Helicoverpa zea*. Journal of Insect Physiology, 50, 555–60.
4. Danilevski, A.S. (1965). Photoperiodism and seasonal development of insects. Oliver & Boyd, London.
5. Danks, H.V. (1987). Insect dormancy: an ecological perspective. Biological Survey of Canada, Ottawa.
6. Delobel, A. (1989). Influence des gousses d'arachide (*Arachis hypogea*) et de l'alimentation imaginale sur l'ovoge´ne`se, l'accouplement et la ponte chez la bruche *Careydon serratus*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 52, 281–9.
7. Deng, J.-Y., Wei, H.-Y., Huang,Y.-P., and Du, J.-W. (2004). Enhancement of attraction to sex pheromones of *Spodoptera exigua* by volatile compounds produced by host plants. Journal of Chemical Ecology, 30, 2037–45.
8. Dettner, K. (1989). Chemische O¨ kologie. Ein interdisziplina ¨res Forschungsgebiet zwischen Biologie und Chemie. Zeitschrift fu¨r Umweltchemie und O¨ kotoxikologie, 4, 29–36.
9. De Wilde, J., Bongers, W., and Schooneveld, H. (1969). Effects of hostplant age on phytophagous insects. Entomologia Experimentalis et Applicata, 12, 714–20.
10. Ellis, P.E., Carlisle, D.B., and Osborne, D.J. (1965). Desert locusts: sexual maturation delayed by feeding on senescent vegetation. Science, 149, 546–7.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

11. Goehring, L. and Oberhauser, K.S. (2002). Effects of photoperiod, temperature, and host plant age on induction of reproductive diapause and development time in *Danaus plexippus*. Ecological Entomology, 27, 674–85.
12. Greene, E. (1989). A diet-induced developmental polymorphism in a caterpillar. Science, 243, 643–6.
13. Hardie, J. and Lees, A.D. (1985). Endocrine control of polymorphism and polyphenism. In Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology, Vol. 8 (ed. G.A. Kerkut and L.I. Gilbert), pp. 441–490. Pergamon Press, Oxford.
14. Hare, J.D. (1983). Seasonal variation in plant–insect associations: utilization of *Solanum dulcamara* by *Leptinotarsa decemlineata*. Ecology, 64, 345–61.
15. Harrewijn, P. (1978). The role of plant substances in polymorphism of the aphid *Myzus persicae*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 24, 198–214.
16. Hendrikse, A. and Vos-Bu¨nnemeyer, E. (1987). Role of the host-plant stimuli in sexual behaviour of the small ermine moths (Yponomeuta). Ecological Entomology, 12, 363–71.
17. Hillyer, R.J. and Thorsteinson, A.J. (1969). The influence of the host plant or males on ovarian development or oviposition in the diamondback moth *Plutella maculipennis* (Curt.). Canadan Journal of Zoology, 47, 805–16.
18. Kawada, K. (1987). Polymorphism and morph determination. In Aphids, their biology, natural enemies, and control; world crop pests, Vol. 2A (ed. A.K. Minks and P. Harrewijn), pp. 255–268. Elsevier, Amsterdam.
19. Koveos, D.S. and Tzanakakis, M.E. (1990). Effect of the presence of olive fruit on ovarian maturation in the olive fruit fly, *Dacus oleae*, under laboratory conditions. Entomologia Experimentalis et Applicata, 55, 161–8.
20. Koveos, D.S. and Tzanakakis, M.E. (1993). Diapause aversion in the adult olive fruit-fly through effects of the

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

host fruit, bacteria, and adult diet. Annals of the Entomological Society of America, 85, 668–73.
21. Lachmann, A.D. and Papaj, D.R. (2001). Effect of host stimuli on ovariole development in the walnut fly, *Rhagoletis juglandis* (Diptera, Tephritidae). Physiological Entomology, 26, 38–48.
22. Landolt, P.J. and Phillips, T.W. (1997). Host plant influences on sex pheromone behavior of phytophagous insects. Annual Review of Entomology, 42, 371–91.
23. Lees, A.D. (1961). Clonal polymorphism in aphids. Symposia of the Royal Entomological Society of London, 1, 68–79.
24. McNeil, J.N. and Delisle, J. (1989a). Are host plants important in pheromone-mediated mating systems of Lepidoptera? Experientia, 45, 236–40.
25. McNeil, J.N. and Delisle, J. (1989b). Host plant pollen influences calling behavior and ovarian development of the sunflower moth, *Homoeosoma electellum*. Oecologia, 80, 201–5.
26. Menken, S.B.J., Herrebout, W.M., and Wiebes, J.T. (1992). Small ermine moths (Yponomeuta): their host relations and evolution. Annual Review of Entomology, 37, 41–66.
27. Numata, H. and Yamamoto, K. (1990). Feeding on seeds induces diapause in the cabbage bug, *Eurydema rugosa*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 57, 281–4.
28. Ochieng, S.A., Park, K.C., and Baker, T.C. (2002). Host plant volatiles synergize responses of sex pheromone-specific olfactory receptor neurons in male *Helicoverpa zea*. Journal of Comparative Physiology A, 188, 325–33.
29. Pittendrigh, B.R. and Pivnick, K.A. (1993). Effects of a host plant, *Brassica juncea*, on calling behaviour and egg maturation in the diamondback moth, *Plutella xylostella*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 68, 117–26.
30. Polga´ r, L.A. and Hardie, J. (2000). Diapause induction in aphid parasitoids. Entomologia Experimentalis et Applicata, 97, 21–7.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

31. Pouzat, J. (1978). Host plant chemosensory influence on oogenesis in the bean weevil, *Acanthoscelides obtectus* (Coleoptera: Bruchidae). Entomologia Experimentalis et Applicata, 24, 601–8.
32. Prophetou-Athanasiadou, D.A. (1993). Diapause termination and phenology of the olive psyllid, *Euphyllura phillyreae* on two host plants in coastal northern Greece. Entomologia Experimentalis et Applicata, 67, 193–7.
33. Rafaeli, A. (2001). Neuroendocrine control of pheromone biosynthesis in moths. International Review of Cytology, 213, 49–92.
34. Rafaeli, A. (2005). Mechanisms involved in the control of pheromone production in female moths: recent developments. Entomologia Experimentalis et Applicata, 115, 7–15.
35. Raina, A.K. (1988). Selected factors influencing neurohormonal regulation of sex pheromone production in *Heliothis* species. Journal of Chemical Ecology, 14, 2063–9.
36. Raina, A.K., Kingan, T.G., and Mattoo, A.K. (1992). Chemical signals from host plant and sexual behavior in a moth. Science, 255, 592–4.
37. Riddiford, L.M. and Williams, C.M. (1967). Volatile principle from oak leaves: role in sex life of the polyphemus moth. Science, 155, 589–90.
38. Robert, P.C. (1986). Les relations plantes–insects phytophages chez les femelles pondeuses: le roˆ le des stimulus chimiques et physiques. Une mise au point bibliographique. Agronomie, 6, 127–42.
39. Scheltes, P. (1978). The condition of the host plant during aestivation–diapause of the stalk borers *Chilo partellus* and *Chilo orichalcociliella* in Kenya. Entomologia Experimentalis et Applicata, 24, 479–88.
40. Sethi, S.L. and Swenson, K.G. (1967). Formation of sexuparae in the aphid *Eriosoma pyricola*, on pear roots. Entomologia Experimentalis et Applicata, 10, 97–102.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

41. Steinberg, S., Podoler, H., and Applebaum, S.W. (1992). Diapause induction in the codling moth, *Cydia pomonella*: effect of larval diet. Entomologia Experimentalis et Applicata, 62, 269–75.
42. Stelinski, L.L., Miller, J.R., Ressa, N.E., and Gut, L.J. (2003). Increased EAG responses of tortricid moths after prolonged exposure to plant volatiles: evidence for octopamine-mediated sensitization. Journal of Insect Physiology, 49, 845–56, 1083.
43. Sutherland, O.R.W. (1967). Role of host plant in production of winged forms by a green strain of pea aphid *Acyrthosiphon pisum* Harris. Nature, 216, 387–8.
44. Sutherland, O.R.W. and Mittler, T.E. (1971). Influence of diet composition and crowding on wing production by the aphid *Myzus persicae* Journal of Insect Physiology, 17, 321–8.
45. Tanzubil, P.B., Mensah, G.W.K., and McCaffery, A.R. (2000). Diapause initiation and incidence in the millet stem borer, *Coniesta ignefusalis* (Lepidoptera: Pyralidae): the role of the host plant. Bulletin of Entomological Research, 90, 365–71.
46. Tillman, J.A., Seybold, S.J., Jurenka, R.A., and Blomquist, G.J. (1999). Insect pheromones—an overview of biosynthesis and endocrine regulation. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 29, 481–514.
47. Yan, F., Bengtsson, M., and Witzgall, P. (1999). Behavioral response of female codling moths, *Cydia pomonella*, to apple volatiles. Journal of Chemical Ecology, 25, 1343–50.
48. Zannou, E.T.,Glitho, I.A.,Huignard, J., andMonge, J.P. (2003). Life history of flight morph females of *Callosobruchus maculatus* F.: evidence of a reproductive diapause. Journal of Insect Physiology, 49, 575–82.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الفصـل العاشر
علم بيئة العيش لفترة سوية

تمهيد
تأثيرات النباتات في الحشرات
تأثيرات العاشبات في النباتات
تداخل الحشرة – النبات فوق وتحت سطح الأرض
تداخل الحشرة – النبات والكائنات الدقيقة
تداخل الحشرة – النبات والفقريات
تداخل غير المباشر للأنواع في المجتمعات
مرونة الأنماط المظهرية وتداخلات الأنواع
قوى المنتج ضد قوى المستهلك
شبكات الغذاء وشبكات المعلومات الكيميائية
المجتمعات
علم البيئة الجزيئي
الخلاصات
المصادر

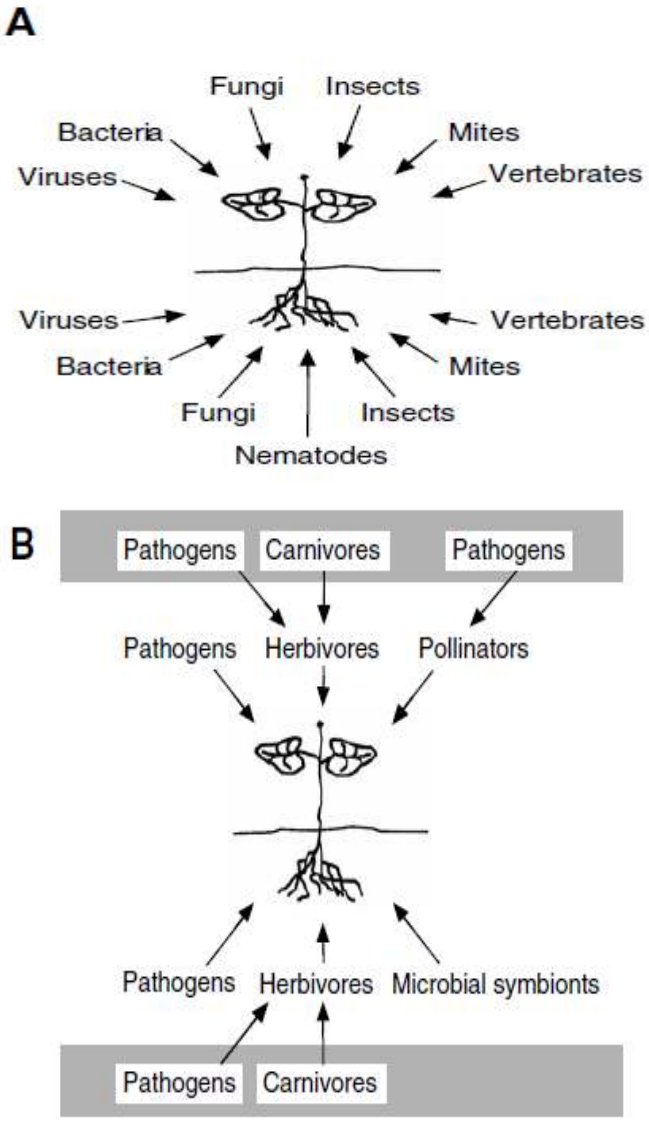
تمهيد

إن من الأهداف المركزية لعلم البيئة هو معرفة كيف تتداخل الكائنات الحية مع عوامل البيئة أو المحيط الحيوي وغير الحيوي وكيف يمكن لتلك التداخلات ان تشرح أو تفسر تركيب وديناميكية مجتمعات الكائنات الحية (117 و141). إن هذه الأشكال من التساؤلات يمكن البحث فيها بمستويات مختلفة من الأنظمة الحيوية، ولكن هناك تحدي مهم لعلماء البيئة وهو كيف يمكن الربط بين ما سبق التساؤل عنه. مثال ذلك ان علماء بيئة المجتمعات يقومون بتحليل كيف تتذبذب تركيبه الأنواع المكونة للمجتمعات ضمن سياق النشاط السكاني، إضافة إلى ان علماء السلوك يبحثون في كيفية استجابة الحشرات المفردة لعوامل البيئة الحيوية وغير الحيوية وفيما إذا تم فهم تلك الاستجابات في سياق التكاليف والفوائد في مفهوم درجة ملائمتها لإنتاج الذرية، والصفات الفردية التي تؤثر في تداخلاتها مع الكائنات الأخرى، لذلك فإن النشاط السكاني وتركيبة المجتمع السكانية تعد من المحددات لعملية التداخل في الكائن المفرد وذلك على مستوى الخلية والأدنى من الخلية. إن السؤال الأخر الذي يجب ان يجيب عليه علم البيئة هو كيف يمكن للتعبير الجيني أن يؤثر في حياتية الأفراد والتداخلات بين الأفراد ضمن المجاميع السكانية واخيراً فإن العمليات المجتمعاتية تشكل عنواناً مهماً في علم الحياة خلال القرن الحادي والعشرين.

في الفصل الثاني من الكتاب لاحظنا ان كل نبات يشكل غذاءاً لمدى من الأنواع الحشرية العاشبة. بالإضافة إلى ان اللاحمات من مفصليات الأرجل قد تسكن النباتات أو تستخدم منتجات النبات. والأكثر من ذلك فإن مجتمعات الحشرات على النباتات تتجابه مع مدى واسع من الكائنات الأخرى التي تهاجم النبات تتراوح ما بين كائنات دقيقة مثل الفايروسات والبكتريا والفطريات والديدان الثعبانية والاكاروسات إلى الحيوانات الفقرية مثل الطيور واللبائن (الشكل 10–1) كذلك فإن كل من الكائنات السابقة ترتبط بشكل أو بأخر مع مضاداتها Antagonists. اخيراً فإن النباتات تتداخل مع النباتات المنافسة على مصادر الحياة ومع المتعايشات Symbionts مثل الـ Mycorhizae أو بكتريا العقد الجذرية. لذلك، فإن مجتمعات الحشرة – النبات هي

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

حالة معقدة. إن تداخلات النباتات مع الحشرات يحدث فوق وتحت سطح الأرض، كما تعمل البيئة على تداخل النباتات مع الحشرات بشكل واسع وعميق. في هذا الفصل سنحاول استكشاف كيف تتداخل النباتات والحشرات فيما بينها وكيف تؤثر الكائنات الأخرى في تلك التداخلات واخيراً فإننا سنحاول شرح كيف ان التداخلات الغذائية المتعددة بين النباتات والحشرات يمكن أن تكون ضمن الشبكات الغذائية والمجتمعات وكذلك كيف تؤثر تداخلات الحشرة – النبات في النشاط السكاني للمجتمات كما أنها تتأثر بالنشاط السكاني لتلك للمجتمعات.

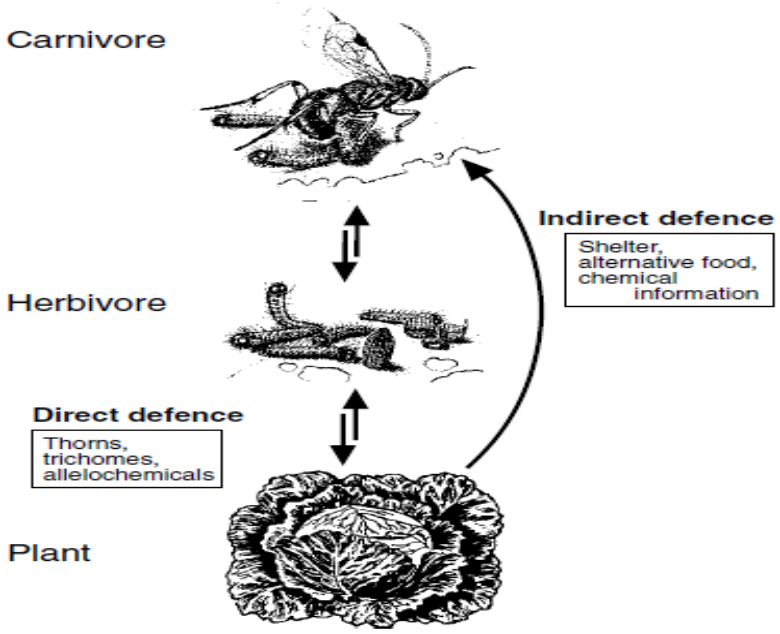


الشكل (10-1): النباتات تعيش في مجتمعات معقدة (A) النباتات تصاب بمدى واسع من الكائنات (B) لكل نوع من الكائنات المهاجمة أعداء طبيعية فضلاً عن علاقتها مع المتعايشات والملقحات.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

تأثيرات النباتات في الحشرات Effect of plants on insects

في الفصل السابق لاحظنا تأثير النباتات وبطرائق مختلفة في الحشرات العاشبة. ان النباتات ليس غذاء فقط، ولكنها ايضاً تؤثر من خلالها بالحشرات العاشبة. مثال ذلك التراكيب الطبيعية للنبات بأبعادها التركيبية الثلاثة والمعلومات الكيميائية. والأكثر من ذلك أنها قد تتداخل بطرائق متشابهة مع الملقحات Pollinatoes والحشرات اللاحمة، والأخيرة ايضاً تتأثر وتؤثر بالتداخلات مع العاشبات [36 و148]. إن درجة سكن اللاحمات على النباتات يمكن ان تتأثر بمواصفات النبات. بمعنى أخر فإن النباتات توفر حيز أو مكان خالي من الأعداء أو مليء بالأعداء للعاشبات الحشرية، وعليه فإن النبات قد يوفر دفاعات مباشرة أو غير مباشرة. إن الدفاعات المباشرة تعتمد على الصفات النباتية التي تؤثر في الجوانب الحيوية للحشرات العاشبة مثل التوكسينات أو الأشواك. وبالمقابل فإن الدفاعات غير المباشرة تحسن من أداء الحشرات اللاحمة، مثال ذلك البحث عن ملجأ أو غذاء بديل أو كيميائيات المعلومات (الشكل 10-2) [35]. إن الصفات النباتية التي تجعل النبات مكان مليء بالأعداء الطبيعية يمثل وسيلة دفاعية غير مباشرة في النبات ضد الحشرات العاشبة.



الشكل (10-2): النباتات تستطيع الدفاع عن نفسها من العاشبات بشكل مباشر من خلال تأثيرها في العاشبات أو بشكل غير مباشر من خلال تشجيعها لتأثير الأعداء الطبيعية للعاشبات.

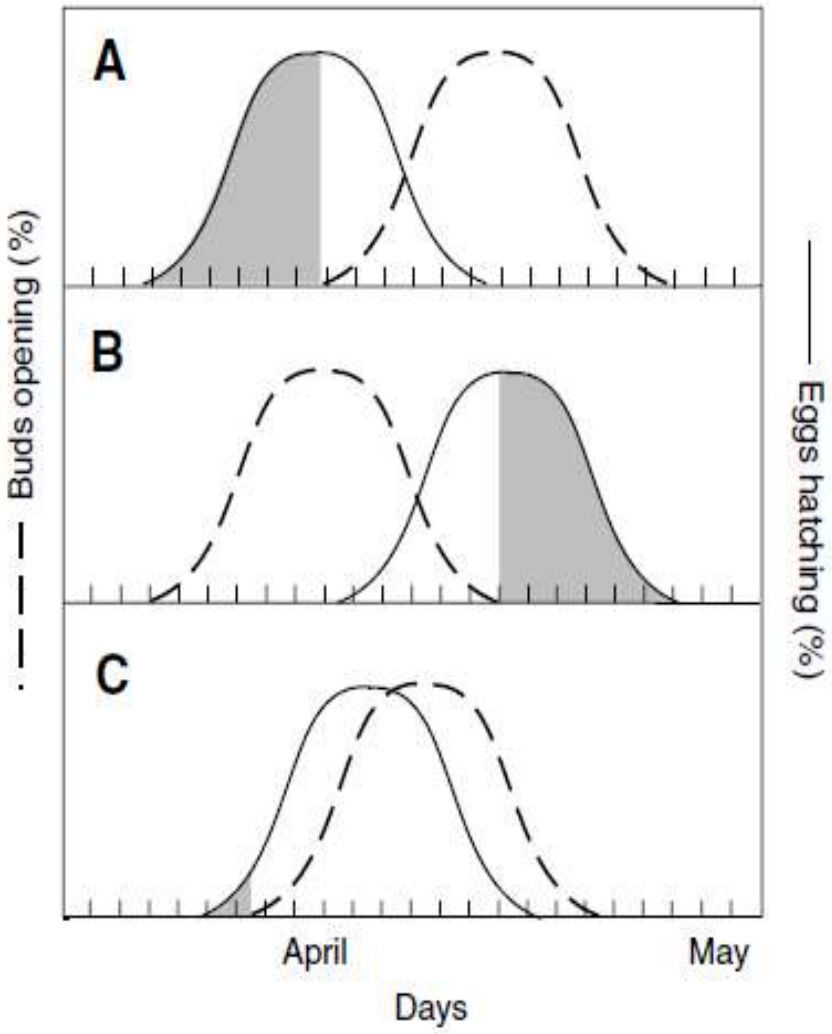
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

إن الملقحات الزائرة للنبات خلال فترة التزهير حيث تقوم النباتات بتنبيه الملقحات من خلال العديد من الصفات منها الإشارات البصرية والروائح والجوائز أو المكافئات الغذائية (الفصل الثاني عشر) والأكثر من ذلك فإن الأزهار قد تمثل مكاناً مليء بالأعداء أو قد يكون خالي من الأعداء بالنسبة للملقحات، وهذا قد يؤثر بدروه على نجاح عملية التلقيح. إن كل عملية تداخل قد تحور التداخلات الأخرى ضمن المجتمع ولذلك فإنه لا يمكن اعتبار تداخلات الفرد مقتصرة على الفرد. في هذه الفقرة سيتم بيان صفات النبات المفرد في اللاحمات والملقحات. إن تأثيرات النباتات في الحشرات اللاحمة قد تتم مباشرة من خلال الصفات النباتية. مثل تأثير الشعيرات الدقيقة على حركة الحشرات اللاحمة (أنظر الفصل الثالث)، إضافة إلى ذلك فإن النباتات قد تؤثر في اللاحمات بشكل غير مباشر من خلال تأثيراتها في العاشبات. مثال ذلك فإن نوع النبات قد يؤثر في حجم الحشرات العاشبة وهذا قد يؤثر في اختيار الطفيل لوضع البيض. أن تأثيرات النبات على حجم العائل قد تؤثر في تداخلات العاشبات مع الطفيليات وهذا يكون له عاقبة على مجتمع الطفيل [93]، ويمكن إجمال تأثيرات النباتات في الحشرات فيما يأتي:-

أولاً) تأثير البيئة بالنبات Plant phenology:- إن تأثير العوامل البيئية في الجوانب الحياتية للعوائل النباتية تعد عاملاً محدداً لأداء الحشرات العاشبة، إذ ان التغيرات المناخية مثلاً قد تكسر التزامن الموجود بين الحشرة ودورة حياة النبات وهذا قد يؤثر بقوة في نشاط سكان الحشرة مثال ذلك فإن معظم حشرات حرشفية الأجنحة المتغذية على المجموع الخضري مثل يرقات العثة الشتوية *Operophthera brumata* القادرة على مهاجمة اشجار البلوط نوع *Quercus robur* مباشرة بعد تفتح البراعم وحتى تمدد أو تفتح أول مجموعة من أوراق القوغ (الشكل 10-3)، إذ يتبين من الشكل انه إذ كان تفتح البراعم قبل فقس البيض (B) أو أن فقس البيض قبل تفتح البراعم (A) فان نسبة كبيرة من اليرقات ستجوع، لذلك فإن التوقيتين السابقين يجب ان يتزامنا أو يتوافقا بدقة (C).إن أداء اليرقات الجيد يلاحظ من خلال سقوط الأوراق (الشكل 10-4) [45 و46] مما سبق يتضح ان الأشجار التي تفتح براعمها بوقت

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

مبكر أو متأخر جداً فإنها تهرب من الإصابة بهذه اليرقات وهو ما يسمى بالهروب الفينولوجي Phenological escape.إن أهمية دورة حياة العائل النباتي في البيئة التي يوجد فيها العائل النباتي في هذا النظام على ضوء التغيرات المناخية تم إيضاحها حديثاً. إن حرارة الربيع ازدادت خلال الـ 25 سنة الماضية ومن دون أي انخفاض في حدوث نوبات تساقط الثلوج في الشتاء، وأن أنواع مختلفة قد تستجيب بطرائق مختلفة، إن التغيرات المناخية أدت إلى ضعف التزامن بين فقس بيض عثة الشتاء وبين تفتح براعم البلوط في هولندا، مما ادى إلى حدوث تغيرات في العلاقة بين العوامل غير الحيوية المؤثرة في البلوط وتاريخ حياة عثة الشتاء [179].



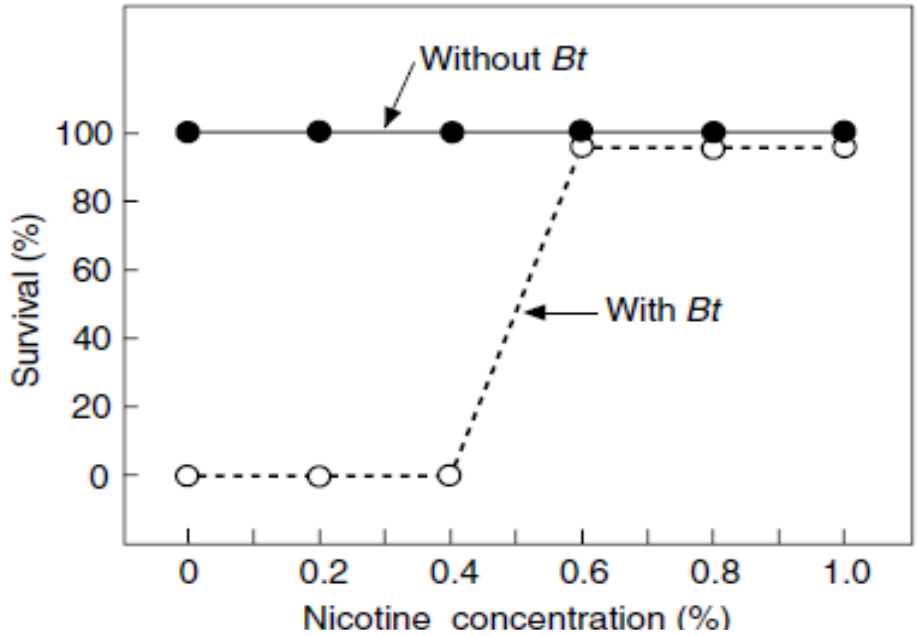
الشكل(10-3) توقيت العثة الشتوية *Operophthera brumata* لفقس البيض وتفتح براعم القوغ (المساحات المظللة تمثل جوع اليرقات (عن Feeny،1976) [45].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

ثانياً) كيمياء النبات Plant chemistry:- إن تأثيرات مركبات الايض الثانوية النباتية في الحشرات العاشبة قد تم الإشارة اليها في الفصل الخامس. إذ أن من الواضح ان لهذه الكيميائيات القدرة على إيقاف نمو وتطور الحشرات العاشبة، كما انها قادرة على قتل هذه الحشرات من خلال تأثيرها السام كما قد تستطيع الحشرات العاشبة عزل هذه المركبات داخل أجسامها. إن حدوث أي من التأثيرات السابقة يمكن ان توفر في التداخلات بين الحشرات العاشبة واعدائها الطبيعية عندما تعمل السابقة يعتمد على نوعية الخليط الذي تتكون منه مركبات الايض الثانوية إن أي من التأثيرات السابقة يمكن ان تؤثر في التداخلات بين الحشرات العاشبة واعدائها الطبيعية عندما تعتمد السابقة على إيقاف نمو طور حشري معين فإن ذلك يؤدي إلى اطالة فترة ذلك الطور مما يجعله أكثر عرضة أو حساسية لهجوم الطفيليات والمفترسات. مثال ذلك خنفساء الأوراق من جنس *Galerucella* تتعرض لنسبة موت عالية على نبات الطرفة بفعل الأعداء الطبيعية مما يجعل الخنفساء تنمو أو تزداد أعداد ها بنسبة منخفضة [57]. اما عندما يتشارك نوعان حشريان في طفيل شائع فإن النوع الحشري الذي تنمو أعداده ببطيء يفنى من المنطقة كنتيجة لنسبة الموت العالية التي يحدثها الطفيل في ذلك النوع [19]. إن مركبات النبات السامة قد تستخدم مصلحة أو دفاعات الحشرات العاشبة المتخصصة، حيث إن العاشبات المتخصصة تتحمل عادة مستويات عالية من السموم الحيوية (Toxins) وهي في الغالب تعمل على عزل مركبات النبات الدفاعية. وتكون نتيجة ذلك حماية جيدة ضد الأعداء الطبيعية كالمسببات المرضية والطفيليات والمفترسات. إن ما سبق يمكن توضيحه من خلال تأثيرات النيكوتين في التداخلات بين نبات التبغ ودودة التبغ *Manduca sexta* وهي من العاشبات المتخصصة وحشرة *Trichoplusia ni* وهي من العاشبات العامة والمسبب المرضي البكتيري *Bacillus thuringiensis*. إن الحشرة العاشبة العامة *T.ni* تتأثر سلباً بالنيكوتين الموجود بالنبات، فيما يكون تأثير النيكوتين قليل جداً في دودة التبغ المتخصصة على نبات التبغ. كما وجد أن التراكيز العالية من النيكوتين في النبات تكون مفيدة للحشرة العاشبة المتخصصة عند تعرضها للمسبب المرضي *B.thuringiensis*. وإن اليرقات

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

المتغذية على غذاء يحوي تراكيز عالية من النيكوتين تكون نسبة الموت فيها منخفضة بسبب البكتريا *B.thuringiensis* مقارنة بنسبة الموت المرتفعة في اليرقات المتغذية على غذاء ذو محتوى منخفض من النيكوتين (الشكل 10-5). إن سبب ذلك يرجع إلى أن النيكوتين المحجوز في أجسام دودة التبغ قد يعمل على حمايتها من الأعداء الطبيعية. إن العاشبات المتخصصة تكون محمية بشكل أفضل من الأعداء الطبيعية العامة أكثر من الأعداء الطبيعية المتخصصة [7].



الشكل(10-5): بقاء يرقات الـ*Manduca sexta* حية لغاية التعذير المرباة على بيئة تحوي ستة تراكيز من النيكوتين حاوية على بكتريا *B.thuringiensis* مقارنة بأخرى خالية من البكتريا (عن Krischik وآخرون، 1988) [85].

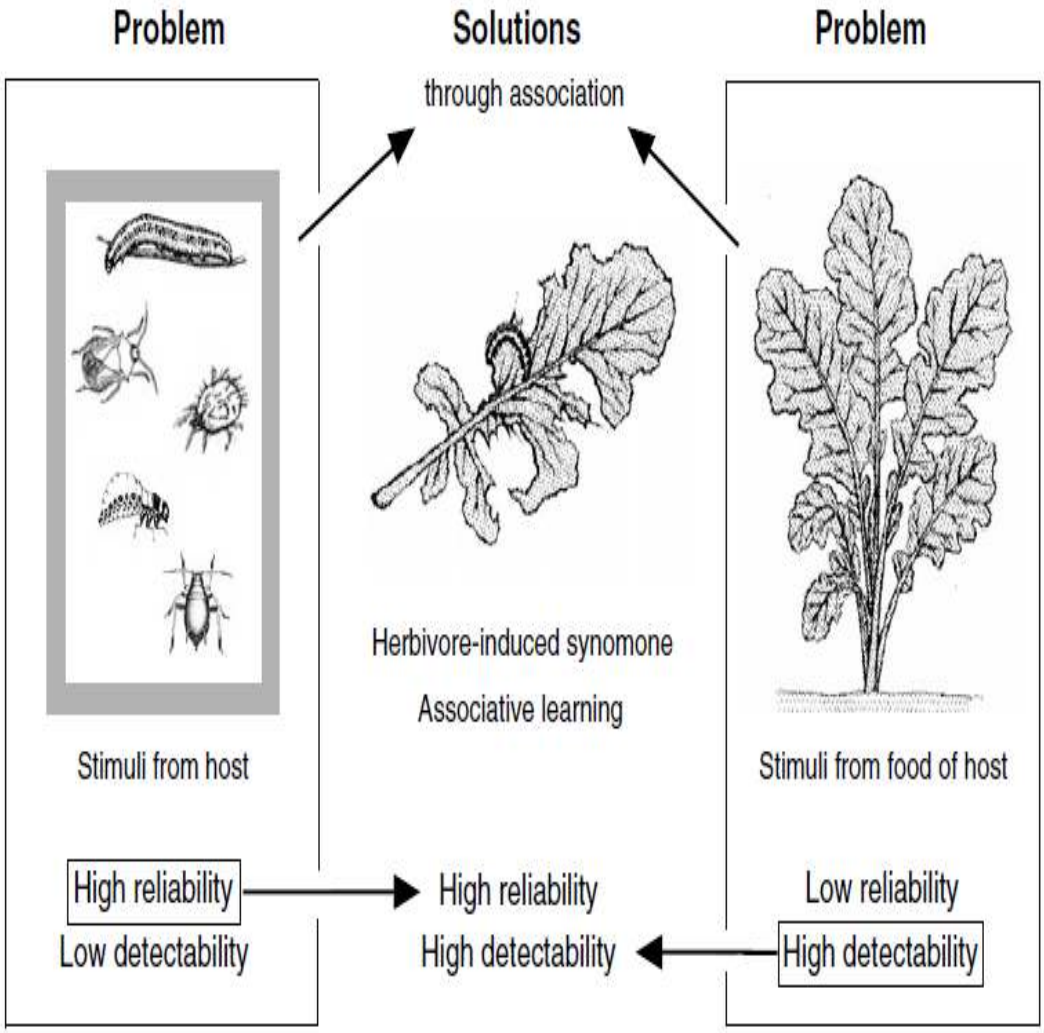
إن للحشرات العاشبة القدرة على حث التغيرات العامة في كيمياء النبات والتي تضم كمثال التوكسينات أو السموم الحيوية وخافضات الهضم (انظر الفصل الرابع). إن الأضرار الميكانيكية أو أضرار العاشبات لنباتات التبغ أدت إلى حدوث زيادة واضحة في تركيز النيكوتين هذه التراكيز العالية تعمل على حماية النباتات من العاشبات غير المتكيفة للنيكوتين [5]، مما سبق يتضح ان الحشرات المتخصصة قد تستثمر مركبات النبات الدفاعية لصالحها ضد أعداءها الطبيعية وذلك من خلال حجز المركبات السامة في أجسامها. ان من الممتع ملاحظة ان النباتات قد تقلل من سوء استخدام

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

كيميائياتها الدفاعية. إذ أن نباتات التبغ البرية عندما تهاجم من قبل الحشرات العاشبة المتخصصة *M.sexta* أظهرت حث ضعيف للنيكوتين [78]. إن الحشرات العاشبة قد تستحث مركبات ايض النبات الثانوية التي تعمل لصالح تأثير اللاحمات ضد الحشرات العاشبة وبذلك فإن هذه المركبات تعمل لصالح النبات. مثال ذلك فإن الحشرات العاشبة تستحث كميات كبيرة وتغيرات نوعية في انبعاث الأبخرة النباتية التي تجذب اللاحمات ألعدوه للحشرات العاشبة من الطفيليات والمفترسات [25 و163]. إن عملية وضع البيض ايضاً من قبل الحشرات العاشبة قد تعمل على حث عملية انبعاث الأبخرة النباتية الجاذبة للطفيليات والمفترسات [70]، إن هذه الأبخرة توفر حلا لمشكلة مهمة في مجال الرعي أو البحث عن العائل (الشكل 10-6) وهي مشكلة الوثوق أو التعويل على المكتشف Reliability – Detectability [175] إن الكيميائيات المنبعثة من الحشرة العاشبة الضحية تمثل الإشارة الأكثر موثوقية بالنسبة لمفصليات الأرجل اللاحمة لتحديد موقع الحشرة العاشبة، على الرغم من ان العاشبات هي مكون صغير من مكونات البيئة وهي واقعة تحت ضغط انتخابي يعمل على خفض الإشارات المنبعثة عنها والتي يمكن استخدامها من قبل اعدائها الطبيعية. وبالمقابل فإن الإشارات المنبعثة من العوائل الغذائية للعاشبات هي الأكثر توفراً وذلك لان كتلة النبات تمثل جزءاً كبيراً من البيئة، وذلك بالرغم من انخفاض موثوقيتها في التدليل على وجود الحشرات العاشبة، ماعدا في حالة العاشبات الحاثة لانطلاق الأبخرة النباتية. إن العاشبات الحاثة للأبخرة النبات ليست متخصصة لنوع النبات ولكنها قد تكون متخصصة لنوع الحشرة العاشبة الحاثة لأبخرة النباتية وأعمارها اليرقية ايضاً، لذلك فإن العاشبات الحاثة لأبخرة النبات تمثل إشارات يمكن تعقبها والاعتماد عليها في تحديد هوية وكثافة العاشبات المتغذية [175] إن الوجه الأخر للعملة هو ملاحظة ان العاشبات الحاثة لأبخرة النبات قد تجذب عاشبات أخرى وذلك استناداً إلى حقيقة ان النباتات المتضررة أكثر وضوحاً للعاشبات من النباتات غير المتضررة وذلك لان الأبخرة المنطلقة من النباتات غير المتضررة تكون قليلة. إن عثة اللهانة القياسة *Trichoplusia ni* كمثال انجذبت لأبخرة نبات اللهانة المصابة بيرقات نفس النوع

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

ولكن بمجرد وصول العثة إلى مصدر الرائحة تبدأ بوضع البيض على نباتات اللهانة السليمة القريبة من النباتات المتضررة [87]. مما سبق يتضح أن حث التغيرات في كيمياء النبات له تأثيرات كبيرة على تركيبة الحياة الحشرية في المجتمع [153 و154].



الشكل (10-6): إن رعي مفصليات الأرجل اللاحمة تجابه بمشكلة الوثوق بالمكتشف – Reliability Detectability المرتبطة بالمعلومات الكيميائية المتوفرة من الكائنات عند المستوى الغذائي الأول والثاني، إن العلاقات هي مفتاح الحل في هذه المشكلة (عن Vet وآخرون، 1991) [174].

ثالثاً) مظهر النبات Plant morphology:- إن لمظهر أو شكل النبات تأثير في وجود ونشاط الحشرات العاشبة فضلاً عن الحشرات اللاحمة (انظر الفصل الثالث) والنتيجة المنطقية لذلك هو ان شكل النبات يؤثر نسبياً في مساهمات الحشرات العاشبة واللاحمة في مجتمعاتها الموجودة على النبات، هذه المساهمات لها تأثير معنوي في

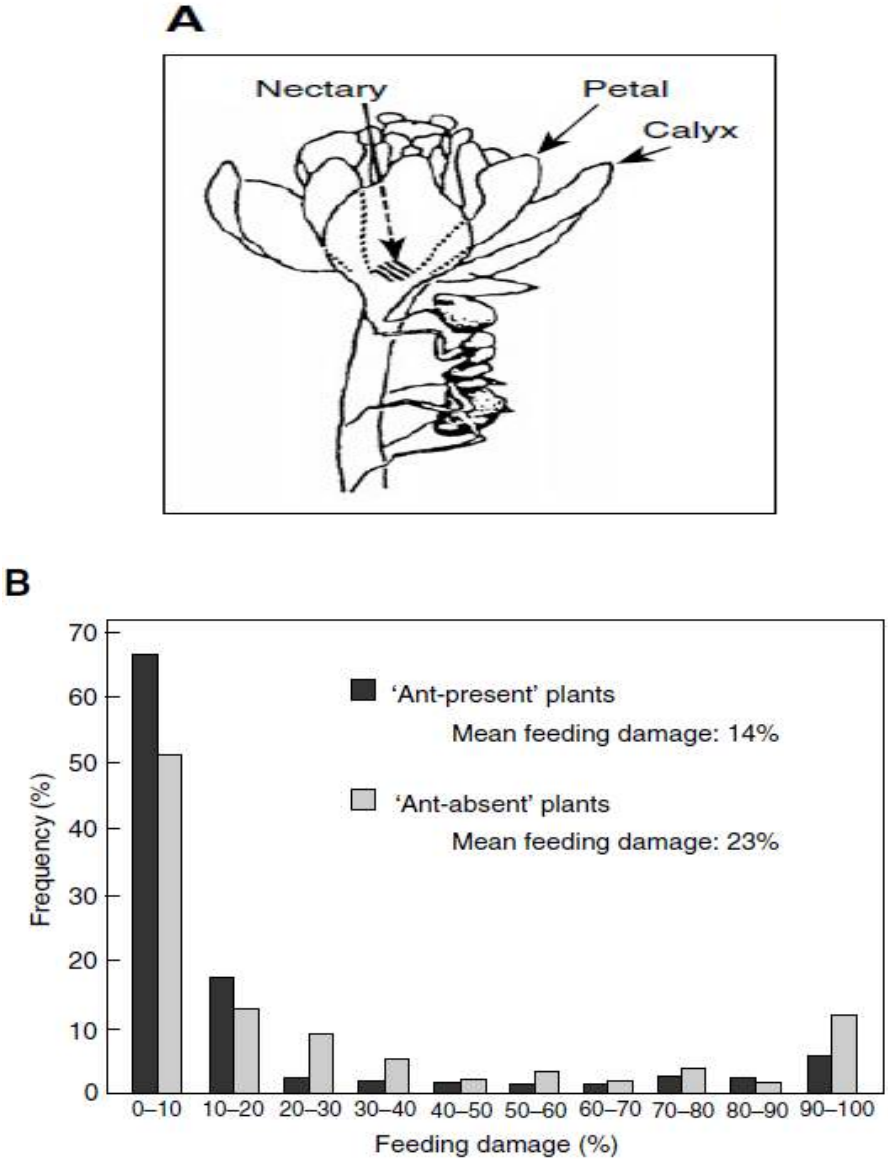
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

النشاط السكاني لتلك المجتمعات فضلاً عن تأثيرها في التداخلات بين الحشرات العاشبة واللاحمة، مثال ذلك ان طفرة بسيطة تحدث تغييراً في معمارية شكل نبات اللوبيا كان لها تأثيرات كبيرة في النشاط السكاني لحشرات اللوبيا. أما على نباتات اللوبيا البرية فإن حشرات المنْ تمكنت من الهروب من مفترساتها من الدعاسيق بشكل أفضل من حشرات المنْ الموجودة على نباتات اللوبيا المعرضة للطفرة الوراثية، حيث أن أعداد المنْ على الصنف البري كانت اعلى بكثير من تلك الموجودة على النباتات ذات الطفرة وسبب ذلك يرجع إلى تساقط المفترسات من على نباتات اللوبيا بشكل كبير [80].

رابعاً) الغذاء البديل Alternative food:- لجذب الملقحات فإن النباتات تزود أزهارها بالرحيق وذلك بالرغم من ان الرحيق وحبوب اللقاح قد يستهلكان ايضاً من قبل الحشرات العاشبة واللاحمة. إن الحشرات اللاحمة مثل النمل تعد زائرات اعتيادية للأزهار حيث تقوم بجمع الرحيق (الشكل 10-7 A). في دراسة لـ Yano أوضح ان النباتات الزهرية من الصليبيات ومنها النبات *Roripa indica* تتم زيارته من قبل النمل ولفترة طويلة وبالمقابل يقوم النمل بحماية النبات من الحشرات التي تعمل على إسقاط الأزهار [190] كما يعمل على حماية النبات من يرقات الـ *Pieris rapae* حيث يقوم بقتلها ونقلها إلى أعشاشه مما يؤدي إلى خفض الأضرار التي يمكن ان تسببها اليرقات لتلك النباتات (الشكل 10 -7 B). إن النمل الزائر للأزهار ليس له تأثير في عملية التلقيح، إذ وجد أن النباتات بوجود النمل أو عدم وجوده كانا متساويان بإنتاج البذور لذلك فإن إنتاج الأزهار للرحيق يمكن أن يحمي بشكل غير مباشر النباتات من الحشرات العاشبة. إن حبوب اللقاح يمكن أن تستخدم كغذاء من عدة مجاميع من مفصليات الأرجل المفترسة مثل أسد المنْ والدعاسيق والبق المفترس من نصفية الأجنحة وحلم الـ Phytoseiids المفترس. هذه اللاحمات قد تجمع حبوب اللقاح من الازهار، إضافة إلى تغذيتها على حبوب اللقاح الموجودة على الأوراق الواقعة أسفل الأزهار والتي تتساقط على حبوب اللقاح. إضافة لما سبق فإن حبوب اللقاح هي مصدر غذائي للحشرات الملقحة مثل النحل والنمل والنحل الطنان، وهي مصدر غذاء

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

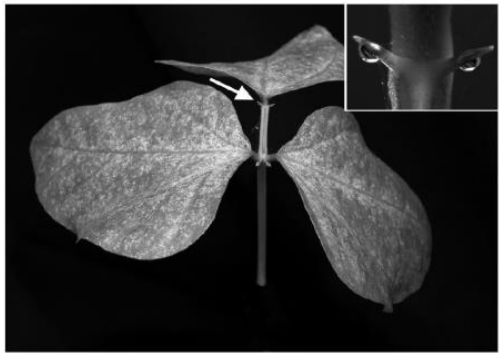
ايضـاً للحشـرات العاشـبة مثـل فراشـات عائلـة Lycaenidae وخنـافس عـائلتي Coccinellidae و Chrysomelidae والعديد من أنواع الثربس، لذلك، فإن حبوب اللقاح هي واسطة لمدى من التداخلات وقد يتعجب الفرد من ناتج هذه التداخلات على مستوى النبات المفرد وبمجرد توفر الدليل حول نظام العلاقة بين العاشبات واللاحمات المكونـة من نبات الخيار وثربس الأزهار الغربي *Frankliniella occidentalis* والحلم المفترس *Iphisseius degenerans* [171].



الشكل (10-7): (A) النمل *Lasius niger* يجمع الرحيق من ازهارنبات الـ *Roripa indica* (B) وجود النمل *Lasius niger* ادى الى خفض الحشرات على نبات *R.indica* وخاصة يرقات الـ *Pieris rapae* (عن Yano، 1994).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

إن كلا الحشرتين الثربس والمفترس تمكنتا من التغذية على حبوب اللقاح والتكاثر باستخدام حبوب اللقاح كغذاء في تجربة أجريت داخل البيت الزجاجي وجد أن إضافة حبوب لقاح نبات ذيل القط Cattail لورقة ناضجة من كل نبات أدت إلى زيادة أعداد المفترس بشكل واضح والذي أدى بدوره إلى انخفاض أعداد الثربس. في مقابل ذلك فإن المفترس بدأ بالتجمع على الأوراق التي تم إضافة حبوب اللقاح اليها عند انخفاض أعداد الثربس. لذلك، وبالرغم أن من النبات ينتج حبوب اللقاح من اجل التكاثر، فإن لحبوب اللقاح دور إضافي يتمثل في الدفاع غير المباشر عن النبات ضد الحشرات العاشبة. ومع ذلك فإن الوجه الأخر للعملية يتمثل في زيادة اللاحمات العامة من مفصليات الأرجل للأزهار حيث تصبح الازهار مكاناً كثيفاً بالأعداء وهذا يدفع الملقحات إلى تعلم كيف تتجنب مثل تلك الازهار، مثال ذلك نجد ان النحل تعلم كيف يتجنب الازهار الحاملة للنحل الميت والعناكب [43]. إن بإمكان النباتات تجهيز اللاحمات برحيق إضافي إضافة إلى رحيق الأزهار والذي ينتج من غدد الرحيق على الأوراق وسويقاتها (الشكل 10-8) مثال ذلك أن إنتاج هذا الرحيق يتم حثه من قبل الحشرات العاشبة أو الجروح الميكانيكية. مثال ذلك النمل نوع *Macaranga tanarius* [66] المرتبط بنبات فاصوليا ليما البرية *Phaseolus lunatus* [67] هذه النباتات تنتج رحيق غير زهري من النباتات من خلال عمليات الحث التي تتم بواسطة العديد من الاستجابات، وإن إنتاج هذا الرحيق يتم موضعياً أكثر منه جهازياً ويحدث جهازياً في الأوراق الحديثة [154]. إن مفصليات الأرجل اللاحمة مثل النمل والطفيليات والحلم المفترس والعناكب هي مستهلكات معروفة جداً لهذا النوع من الرحيق [10 و83 و131].



الشكل (10-8): إفرازات غدد الرحيق غير الزهرية الموجودة على أوراق الفاصوليا ليما المصابة بالحلم العنكبوتي *Tetranychus urticae* (عن Smid، Dicke).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

تأثيرات العاشبات في النباتات Effects of herbivores on plants

من الواضح ان الحشرات العاشبة تؤثر في النباتات وذلك لأنها تستهلك أنسجة النبات. إن الحشرة العاشبة قد تعمل على موت النبات عندما يكون في مرحلة البادرة لكنها نادراً ما تؤدي إلى موت النباتات كاملة النمو إن للحشرات العاشبة مدى واسع من التأثيرات على صفات النبات ومن دون ان تتسبب في قتل النباتات [27]. إن تحوير صفات النبات قد تعمل على تغيير نمو المجموع الخضري ونمو الجذور والتزهير وإنتاج البذور، والعاشبات تعمل ايضاً على تغيير العديد من الصفات النباتية مثل كيمياء النبات ومظهر النبات أو شكله كما قد تغير إنتاجه من الرحيق غير الزهري. إن إحدى التغيرات المظهرية الواضحة التي تسببها الحشرات العاشبة هو تكوين الأورام من قبل بعض الحشرات غشائية الأجنحة وغمدية الأجنحة (انظر الفصل الثالث). إن الحشرات العاشبة التي تتغذى على الأنسجة المرستيمية القمية تحور شكل النبات نتيجة ذلك، مثال ذلك وجد ان ضرر العاشبات للأنسجة المرستيمية القمية لنبات الـ *Crisium pitcheri* أدى إلى حدوث نمو تعويضي في النبات بحيث أصبح النبات متعدد التورد Multi – Rosetted [142] وعادة تكون لها القدرة على إعادة النمو بشكل أكبر عندما يحدث الضرر مبكراً خلال الموسم [160 و166]. إن لمختلف الحشرات العاشبة القدرة على التأثير تكاثر النبات. إن مفترسات البذور أو الحشرات المتغذية على الازهار مثل العديد من أنواع الحشرات ذات الجناحين وحرشفية الأجنحة وغمدية الأجنحة التي أظهرت تأثيراً واضحاً في هذا المجال، والأكثر من ذلك فإن الحشرات المتغذية على أوراق وجذور وسيقان النبات يمكن ان تعمل على خفض إنتاجية النبات من البذور، فضلاً عن تأثير الحشرات الماصة لعصارة اللحاء والخشب في خفض إنتاجية النبات من البذور [27]. إن خفض انتاجية النبات من البذور يرجع إلى تأثر النبات بتغذية العاشبات حيث تعمل على خفض المصادر المتاحة لنمو الازهار وإنتاج البذور، وان من خلال تأثيرها في صفات الازهار والمجموع الخضري والتي بدورها تؤثر في نسبة الملقحات الزائرة. مثال ذلك فإن بق الرغوة الذي يتغذى على نباتات الـ *Rudbeckia hirta* أدى إلى خفض إنتاج الازهار وكذلك زيادة الملقحات [61]. إن

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الملقحات التي تجمع حبوب اللقاح ورحيق الازهار تقوم بنقل حبوب اللقاح بين الازهار وقد تعمل مفترسات البذور على نشر بذور النبات. مثال ذلك وجد ان العديد من النباتات الاستوائية تجهز بذورها بتراكيب غنية بالزيت تسمى Elaiosomes او أجسام النمل التي تحفز النمل لنقل البذور لأعشاشها للتغذية [21]. إن تأثيرات الحشرات العاشبة في النشاط السكاني للنباتات وانتشارها هي تأثيرات قليلة [25]، ولكن في السنوات العشرة الأخيرة توفرت العديد من الأدلة التي تشير إلى ان هذه التأثيرات هي أكبر بكثير من المتوقع. مثال ذلك وجد ان إزالة حشرات الازهار والحشرات المستهلكة للبذور من نبات الـ *Crisium conescens* أدت إلى حدوث زيادة في إنتاج البذور وزيادة أعداد البادرات الموجودة حول النباتات المحمية من الحشرات المتغذية على الازهار زيادة أعداد النباتات المزهرة. لذلك، فإن إزالة الحشرات المتغذية على الازهار ادى إلى زيادة فترة حياة نبات *C.conescens* [91]. والأكثر من ذلك فإن الحشرات العاشبة قد تؤثر في انتشار النباتات ايضاً. إذ أن النبات *Cardamine cordifolia* من العائلة الصليبية يرتبط أو يتحدد وجوده في المساحات الظليلة في بيئته المحمية في منطقة وسط جبال روكي وان الحشرات العاشبة توجد بكثافة في المناطق المشمسة أكثر من وجودها في المناطق المظللة وهذا يعد عاملاً رئيساً في وجود النباتات في الأماكن الظليلة [92]. لقد تم اقتراح نموذج لدراسة الظروف التي يمكن ان تؤثر عندها الحشرات العاشبة في النشاط السكاني للنباتات هذا النموذج لازال في حاجة إلى المزيد من الدراسات. إن العاشبات يمكن ان تؤثر بالنباتات بشكل غير مباشر وذلك من خلال تأثيرها في الحشرات اللاحمة. إن العديد من أنواع المنْ يلازمه النمل الذي يقوم بجمع الندوة العسلية ويقوم النمل بدوره في حماية المنْ وفي نفس الوقت يقوم بحماية النبات من مهاجمة العاشبات الأخرى. إن وجود المنْ إذا يكون في مصلحة النبات من خلال قيام النمل بلعب دور الحارس الشخصي للنبات. في دراسة لـ Vrieling واخرون [182] وجدوا أن إصابة نبات الـ*Senecio jacobaea* بالمنْ المتخصص *Aphis jacobaeae* تنتج عنه زيادة النمل الذي يرعى المنْ والذي يعمل على حماية النبات من مهاجمة يرقات الـ *Tyria jacobeae* المتخصصة في التغذية على نبات الـ

Senecio jacobaea والتي لا تتأثر بالدفاعات المباشرة للنبات. وبالمقابل فإن المنْ *A.jacobaea* يتأثر سلباً بالدفاعات الكيميائية لنبات *S.jacobaea* مثل مركبات الـ Pyrolizidine alkaloids.لذلك فإن وجود المنْ كان سلبياً في خفض أعداد يرقات الـ *T.jacobaea* المتكيفة لدفاعات عائلها النباتي الكيميائية [182].

تداخل الحشرة – النبات فوق وتحت سطح الأرض

Above - ground and below – ground insect – plant interaction

إن معظم أو جميع التداخلات بين الحشرات والنبات والتي سبق الإشارة اليها هي تداخلات فوق سطح الأرض. اما الدراسات الخاصة بالتداخلات الحشرية – النباتية تحت سطح الأرض فهي قليلة ونادرة، ألا أن أعدادها في زيادة مستمرة وبسرعة. إن العديد من الظواهر المعروفة عن التداخلات الحشرية – النباتية فوق سطح الأرض تحدث نفسها تحت سطح الأرض. إن مركبات الايض الثانوية تؤثر في الحشرات العاشبة الموجودة تحت سطح الأرض وإن للعاشبات القدرة على إحداث تغييرات في مركبات الايض الثانوية للنبات. إن المثال الأول عن قدرة العاشبات على حث انطلاق المركبات الجاذبة للاحمات، إذ لوحظ ان تغذية يرقات سوسة العنب السوداء على جذور العنب عملت على حث انبعاث المركبات الجاذبة للديدان الثعبانية المتغذية على الحشرات [173]. الأكثر من ذلك، فإن تداخلات الحشرة – النبات على الأجزاء النباتية الهوائية وتلك الموجودة تحت سطح الأرض هي أجزاء مرتبطة جهازياً وبذلك فهي تتأثر بالتغييرات التي تحدث في أي جزء من النبات [17 و104]. ونتيجة ذلك فإن العاشبات الموجودة فوق وتحت سطح الأرض قد تتنافس مع بعض، إذ وجد أن التداخل بين سوسة الرز المائية *Lissorhoptrus oryzophilus* المتغذية على جذور الرز وبين دودة الخريف القارضة *Spodoptera frugiperda* المتغذية على المجموع الخضري للرز يمثل حالة تنافس غير تبادلية [16]. الأكثر من ذلك، فإن العاشبات تحت سطح الأرض قد تحور صفات النبات التي تؤثر بشكل غير مباشر في الحشرات التي تتغذى على المجموع الخضري من خلال تأثيرها في الأعداء الحيوية للحشرات العاشبة على

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

المجموع الخضري. مثال ذلك فإن تغذية يرقات الخنافس الطقطاقة على الجذور ادى إلى زيادة إنتاج الرحيق على المجموع الخضري بعشرة أضعاف مقارنة بما تنتجه النباتات السليمة، وإن زيادة إنتاج الرحيق يعني زيادة أعداد الحشرات اللاحمة التي تزور النباتات السليمة [183]. دراسة تجريبية اظهرت ان الحشرات العاشبة تحت سطح الأرض تؤثر في نسبة واتجاه تعاقب وثراء الأنواع النباتية المكونة للغطاء النباتي [30]. إن العاشبات التي تتغذى على المجموع الخضري للتبغ تعمل على زيادة تركيز النيكوتين في أوراق التبغ وذلك نتيجة حث إنتاج النيكوتين في جذور التبغ [4]. إن للحشرات العاشبة فوق سطح الأرض القدرة على التأثير في الفطريات المتعايشة مع النبات تحت سطح الأرض حيث وجد أن الحشرات العاشبة على المجموع الخضري لنبات *Plantago lanceolota* ادى إلى خفض استعمار فطريات الـ Mycorrhizae لجذور النبات وهذا بدوره يقلل من كمية الضرر على الأوراق وعليه فإن هناك نوع من التداخل المتناظر بين الحشرات العاشبة والفطريات المتعايشة مع النبات [48]. إن الفصل بين التداخلات الحشرية – النباتية التي تحدث فوق وتحت سطح الأرض هو فصل اصطناعي لأغراض الدراسة أكثر منها حقائق علمية [167].

تداخل الحشرة – النبات والكائنات الدقيقة

Microogranisms and insect – plant interaction

توجد الكائنات الدقيقة بشكل واسع الانتشار في النظام البيئي، ولكنها توجد كلاعب غير منظور. الا انها شائعة الحضور في التداخلات الحشرية – النباتية، وان هناك زيادة في الاهتمام حول دور هذه الكائنات في السنوات الأخيرة [8 و34 و76]. إن الكائنات الدقيقة الممرضة للنبات تستثمر نفس المصادر التي تستخدمها الحشرات العاشبة. وإن العديد من التداخلات بين المجموعتين معروفة [112]. لقد تمكنت النباتات من تطوير دفاعات مستحثة ضد الحشرات العاشبة والكائنات الدقيقة، إذ أن بعض الكائنات الممرضة للنبات تسهل من وجود العاشبات، فيما كائنات ممرضة اخرى قد تعيق العاشبات من مهاجمة النباتات. مثال ذلك وجد أن العاشبات غالباً ما تستحث دفاعات النبات من خلال مسار الـ Octadecanoid (انظر الفصل الرابع)، فيما تستحث

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الممرضات النباتية ومن خلال مسار الـ Salicylate الدفاعات النباتية. إن هذه المسارات الحاثة للدفاعات النباتية تتداخل فيما بينها سلبياً. إن مسار الـ Octadecanoid يعمل على استحثاث الدفاعات في نباتات الطماطة ضد الحشرات العاشبة ذات الأجزاء الفم القارضة، كما يعمل هذا المسار على زيادة حساسية النباتات للمسببات المرضية. اما المسار الـ Salicylate فيكون تأثيره عكس تأثير مسار الـ Octadecanoid [152]. الأكثر من ذلك، فإن الحشرات العاشبة تعمل بدورها على تنشيط مسار الـ Salicylate كما ان الكائنات الدقيقة قد تنشط بدورها مسار الـ Octadecanoid [97 و107 و113 و186]. لذلك، فإن أنواع مختلفة من التداخلات يمكن ان تحدث نتيجة ذلك، أي نتيجة التداخل بين العاشبات والنبات والكائنات الدقيقة. ان تنشيط مسار الـ Salicylate بواسطة العاشبات قد يمكنها من أضعاف الدفاعات النباتية ضد العاشبات نفسها فيما تنشط دفاعات النبات ضد الميكروبات المرضية المنافسة للعاشبات [47 و107]. إن النباتات تحمل ايضاً العديد من الكائنات الدقيقة المتعايشة مع النبات مثل فطريات الـ Mycrorrhiza وبكتريا العقد الجذرية والتي تؤثر في القيمة الغذائية للنبات أو مستوى التوكسينات كذلك فإن الكائنات الدقيقة توجد داخل الخلايا أو كمتعايشات بداخل الحشرات العاشبة التي تعود لرتب نصفية الأجنحة وغمدية الأجنحة [42] (انظر الفصل الخامس). هذه الكائنات الدقيقة تجهز الحشرات العاشبة بالعناصر الغذائية الأساسية مثل الأحماض الامينية. إضافة إلى ذلك فإن الميكروبات المتعايشة داخلياً الثانوية فقد تم تسجيل وجودها حديثاً في حشرات المنْ والذباب الأبيض [23 و29] كما ان المايكروبات المتعايشة في القناة الهضمية للعديد من الحشرات مثل نطاطات الحشائش العاشبة قد تساهم في هضم الطعام وإنتاج المحفزات الحاثة للدفاعات النباتية، وان منتجات هذه الكائنات التي تخرج من براز الحشرات قد تستثمر كـ كايرومونات من قبل الطفيليات. مثال ذلك وجود البكتريا *Klebsiella* في براز العثة *assectella Acrlepiopsis* هذه البكتريا تنتج الكبريت ونواتج هدم مركبات ايض النبات الثانوية والتي تستخدم كـ كايرومون من قبل الطفيل *Diadromus pulchellus* [155]. إن الكائنات الدقيقة تلعب دور الكائنات الممرضة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

ايضاً في التداخلات ما بين الحشرات والنباتات. إن دور المايكروبات الممرضة في الحشرات العاشبة هو دور معروف وتم دراسته بشكل جيد من وجهة النظر التطبيقية لمكافحة الآفات الحشرية، مع التركيز على البكتريا الممرضة للحشرات *Bacillus thuringiensis* (انظر الفصل الثالث عشر). إن النباتات يمكن ان تؤثر في ديناميكية التداخل بين الحشرات العاشبة وممرضاتها. مثال ذلك عند تغذية يرقات عثة الشتاء *Operophtora brumata* على البلوط، فإن اليرقات تقتل فوراً بواسطة الفايروس Nucleopolyhedrovirus (NPV) وتنتج هذه اليرقات المزيد من الفايروسات عند تغذيتها على نبات بيسيه سيتكا spruce Sitka أو نبات الـ Heather [121]. الأكثر من ذلك، فإن خنافس أوراق الخردل الصغيرة *Phaedon cochleariae* تنموببطيء عند تغذيتها على أوراق اللهانة الصينية المصابة بالفطر الممرض *Alternaria brassicae* مقارنة باليرقات المرباة على النباتات السليمة والتي تجعل اليرقات أكثر حساسية للفطر الممرض للحشرات *Metarhizium anisopliae* [129].

إن الكائنات الدقيقة هي من العوامل المخفية أو غير المنظورة المؤثرة في أداء الحشرات اللاحمة. لذلك فإن موضوع المسببات المرضية للمفترسات والطفيليات الحشرية لم ينل الاهتمام الكافي لحد ألان [18] خاصة وانه لا يوجد ما يبرر عدم إصابتها بالكائنات المرضية. مثال ذلك فايروس الـ Baculovirus الذي يصيب الطفيل *Microplitis corceipes* يؤثر في قدرة الطفيل على الطيران وبالتالي التأثير في قدرته على البحث عن عائله الحشري [62]. إن إصابة الطفيل بالفايروس ادى إلى خفض نشاط الطفيل وتشوه أجنحته. كذلك فإن مرض الحلم المفترس *Phytoseiulus persimilis* يتعارض مع استجابته للأبخرة المنبعثة من النباتات نتيجة تغذية العاشبات [135]. إن الحلم المفترس المصاب بالمسببات المرضية لا يستطيع التمييز بين الأبخرة المنبعثة من النباتات المصابة بفريسته وبين الأبخرة المنبعثة من النباتات السليمة. إن المايكروبات المتعايشة واسعة الانتشار في الطفيليات الحشرية ومن المحتمل وجودها في المفترسات من مفصليات الأرجل. لقد تم تسجيل المايكروب

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

Wolbachia الذي يؤثر في طريقة تكاثر عوائله من الحشرات ومن ثم التأثير في نسبة زيادة سكان الحشرة المصابة بالـ *Wolbachia* والتي بالنتيجة تؤثر في النشاط السكاني للعلاقة بين العائل وأعدائه الطبيعية من طفيليات ومفترسات.

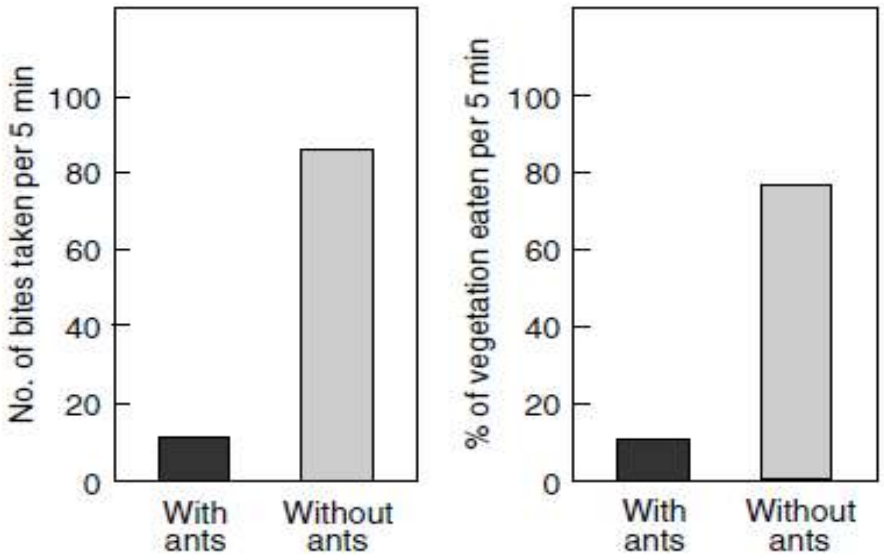
تداخل الحشرة – النبات والفقريات

Vertebrates and insect –plant interaction

إن الدراسات الخاصة بالتداخلات الحشرية النباتية تستبعد عادة التداخلات مع الفقريات، وذلك بالرغم من ان للفقريات العاشبة تأثيرات مهمة مباشرة وغير مباشرة. مثال ذلك ان للفقريات العاشبة تأثيرات واضحة على النشاط السكاني للنبات أكثر من الحشرات العاشبة. إن العاشبات الفقرية لها تأثير كبير على تركيبة المجتمعات النباتية وبذلك فهي تؤثر على تركيبة غذاء الحشرات العاشبة [125] وهذا بدوره يؤثر بفاعلية في تركيبة المجتمع الحشري، والأكثر من ذلك، فإن الفقريات العاشبة قد تفترس عرضياً الحشرات العاشبة هناك العديد من الأمثلة عن التأثير السلبي للعاشبات الفقرية على الحشرات العاشبة، مثال ذلك وجد أن الفقريات العاشبة تعمل على خفض أعداد الحشرات من دون التأثير في التنوع الحشري [54 و120] أو أن الفقريات يمكن ان تخفض أعداد الحشرات بشكل غير مباشر وذلك من خلال التأثير في شكل أو معمارية النبات [49]. هذه التأثيرات غير المتناظرة من قبل العاشبات قد تدفع الحشرات إلى اختيار الحشرات العاشبة لاماكن بين النباتات أو ضمن النبات والتي تكون غير مفضلة للاستهلاك من قبل العاشبات الفقرية [187 و191]. إن الفقريات مثل الطيور المتغذية على الحشرات يمكن ان تشجع نمو النباتات من خلال افتراسها للحشرات القارضة [96] وأن بإمكان الطيور التمييز من على بعد بين النباتات المتضررة والسليمة وذلك اعتماداً على الإشارات المنبعثة من النباتات المتضررة من دون الاعتماد على الأضرار الرئيسة التي تسببها الحشرات [94]. إن بعض الدراسات اظهرت أن الحشرات قد يكون لها تأثير سلبي قوي في العاشبات الفقرية، مثال ذلك ان النمل الذي يضع أعشاشه في نبات الاكاسيا الشوكي *Acacia derpanolobium* يحسن من دفاعات هذا النبات ضد اللبائن التي ترعى العشب حيث تعمل على إيقاف تغذيتها على الأشجار الحاملة للنمل

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

(الشكل 10–9) [143].إن الصفات النباتية مثل الأشواك قد لا يكون لها تأثير قوي في اللبائن العاشبة، مما يؤكد أهمية النمل في الدفاع عن الأشجار ضد الفقريات العاشبة. إن العاشبات الفقرية تؤثر في النبات ايضاً من خلال دورة العناصر الغذائية، إذ أنها قد تعمل على تسريع أو إبطاء تلك الدورة. إن العاشبات الفقرية تعد من أكثر العوامل أهمية في دورة العناصر الغذائية وذلك لكبر أحجام أجسامها. إن الحشرات العاشبة ايضاً قد تعمل على تسريع دورة العناصر الغذائية وزيادة إنتاجية النبات [9]، الا انه لازال لحد الان لا نعرف كيف تؤثر الفقريات واللافقريات على دورة العناصر الغذائية فضلاً عن تأثيرها في انسجة التربة. إن التداخلات بين الفقريات والحشرات على النبات لا زالت غير معروفة بشكل جيد على مستوى الحقل.



الشكل(10-9): متوسط عدد القضمات ومتوسط نسب المجموع الخضري المأخوذ من قبل الماعز من أشجار الاكاسيا في حالة وجود وعدم وجود النمل على الأشجار (عن Stapley، 1988) [143].

تداخل غير المباشر للأنواع في المجتمعات

Indirect species interaction in communities

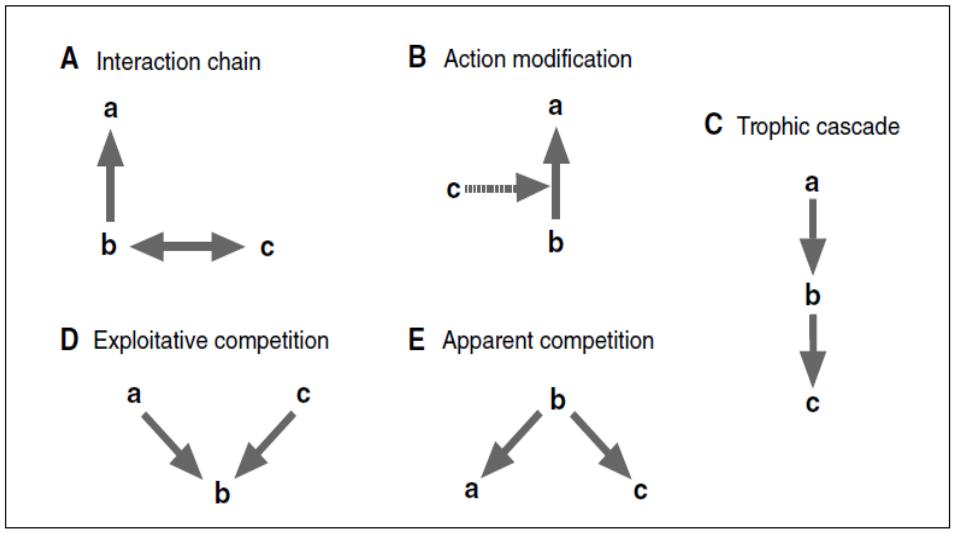
بعيداً، عن التداخلات الفيزيائية المباشرة بين الكائنات الحية، فإن المجتمعات تتميز بالعديد من التداخلات غير المباشرة. هذه التداخلات قد تحدث بين نوعين بواسطة نوع ثالث مثال ذلك وجود نوعين من النبات يشتركان بوجود نوعين من الحشرات العاشبة يفضل التغذية على أحد النوعين. فإذا كان أحد النوعين متحمل للحشرة العاشبة والنوع

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الأخر حساس، فإن زيادة أعداد الحشرة العاشبة على النوع النباتي المتحمل سيكون له تأثير سلبي على النوع النباتي الحساس، وعليه فإنه سيكون هناك تداخل غير مباشر بين نوعي النبات. هناك امثلة أخرى عديدة حول تأثير الحشرات العاشبة في المنافسة الحاصلة بين نوعين من النبات. مثال ذلك في تجربة حقلية تم رش مبيد حشري على مساحة خضراء تحوي نوعين من الأعشاب هما *Holcus mollis* و*Galium saxatile* وقد عمل مبيد الحشرات على استبعاد حشرة المنْ نوع *Hocaphis holci* وهذا ادى إلى زيادة القدرة التنافسية لحشيشة *H.mollis* وانخفاض أعداد عشبة الـ *Galium saxatile* نتيجة هذه المنافسة [26]. إن التداخلات الفيزيائية المباشرة اعتبرت ومنذ فترة طويلة التداخلات الأكثر أهمية في الأنظمة البيئية، وأن هذه التداخلات تقود إلى حدوث العديد من العمليات مثل التعارض والاستهلاك والموت والتكاثر وجميعها لها تأثير مباشر في النشاط السكاني للكائن الحي. اما التداخلات غير المباشرة فقد اصبحت اليوم أكثر وضوحاً وازدادت أهميتها بشكل كبير. مثال ذلك عند وجود يرقات ذباب مايوفي مجرى مائي فإنها تستشعر وجود مفترسها من خلال كيميائيات المعلومات Infochemicals حيث تقوم نتيجة ذلك بتحديد أماكن تغذيتها على الطحالب وتقضي اغلب وقتها مختفية خوفاً من وقوعها ضحية لمفترساتها. لهذه العملية تأثير ايجابي على الكتلة الحيوية للطحالب وتكاثرها [100]. في دراسة أخرى للتداخلات بين العثة الناخرة للأوراق من جنس *Phyllonorycter* وطفيلياتها اظهرت وجود عدد كبير من التداخلات غير المباشرة والمؤثرة وان أقوى هذه التداخلات غير المباشرة كان بين أنواع الناخرات التي تهاجم نفس النوع النباتي وذلك لتداخل طفيلياتها [130]. إن قوة التداخلات غير المباشرة كمعدل تعد ضعيفة مقارنة بالتداخلات المباشرة. إن ضعف التداخلات غير المباشرة يرجع إلى عدم قدرة هذه التداخلات على حذف أو إضافة نوع وعدم قدرتها على التأثير معنوياً في النوع المستهدف [13]. بغض النظر عن ضعف التداخلات غير المباشرة كمعدل فإن التباين في قوة ضعف التداخلات قد يكون كبير وعادة أكبر من التباين الموجود في التداخلات القوية واحياناً قد تكون أكبر من متوسط قيمة التداخلات القوية. إن ما سبق يعني انه في بعض المناسبات قد تكون

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

التداخلات الضعيفة أكثر قوة من اقوى التداخلات وعليه فإنه يجب عدم إهمال التداخلات الضعيفة [13].



الشكل(10-10): أنواع مختلفة من التداخلات غير المباشرة بين الأنواع(A) النوع C يؤثر في النوع a من خلال سلسلة من التداخلات المباشرة تضمن حدوث تغير في وفرة النوع b.(B) النوع c يؤثر في النوع a بطريقة غير مباشرة من خلال تحوير عائل النوع a والتداخل مع النوع b. (E-C) ثلاثة أنواع شائعة من التأثيرات البسيطة غير المباشرة: (C) وفرة الغذاء Trophic cascade (D) المنافسة الاستغلالية Exploitive Competition. (E) المنافسة الظاهرة أو الواضحة Apparent Comeptition (عن Wooton، 1994) [188].

إن التداخلات غير المباشرة قد تحدث من خلال الطريقتين الآتيتين:-

1-) إحداث تغيير في كثافة أحد الأنواع والذي يؤثر في النوع الثاني من خلال تأثيره العددي على النوع الوسيط الذي يؤثر بشكل مباشر على النوع الثاني (الشكل 10-10 A).

2-) قيام النوع الوسيط بتحوير خصوصية التداخل بين نوعين آخرين (الشكل 10-10 B).

التداخلات غير المباشرة يمكن أن يتوسطها العديد من المميزات مثل المظهر والكيمياء والسلوك. لقد تم تمييز عدة أنواع من التداخلات غير المباشرة (الشكل 10-10 E-C) [188].

وفيما يأتي عرض لاهم الأنواع الشائعة من التداخلات غير المباشرة:

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

أولاً) المنافسة الاستغلالية Exploitative competition:- هذا النوع من المنافسة (الشكل 10-10 D) يحدث عند تنافس نوعين على نفس المصدر من دون أن يحدث بينهما أي تداخل أو تقاطع فيزيائي. هذا النوع من التنافس يمثل حالة مركزية في علم بيئة المجتمعات لفترة طويلة. إن التنافس بين الأنواع اعتبر من المنافسات غير المهمة بين الحشرات العاشبة [149] وذلك لان النباتات تعتبر بيئة صغيرة أو نوخ (Niche) مفتوح للحشرات العاشبة. إن أعداد النوخ الشاغرة يمكن الحصول عليها من خلال مقارنة وجود الحشرات العاشبة المتخصصة على نفس النوع النباتي في المناطق الجغرافية المختلفة (الشكل 10-11) الذي يظهر فيه نبات السرخس *Pteridium aquilinum* المستغل أو المستثمر بدرجات مختلفة في ستة مناطق جغرافية مختلفة حيث يتضح مما سبق:-

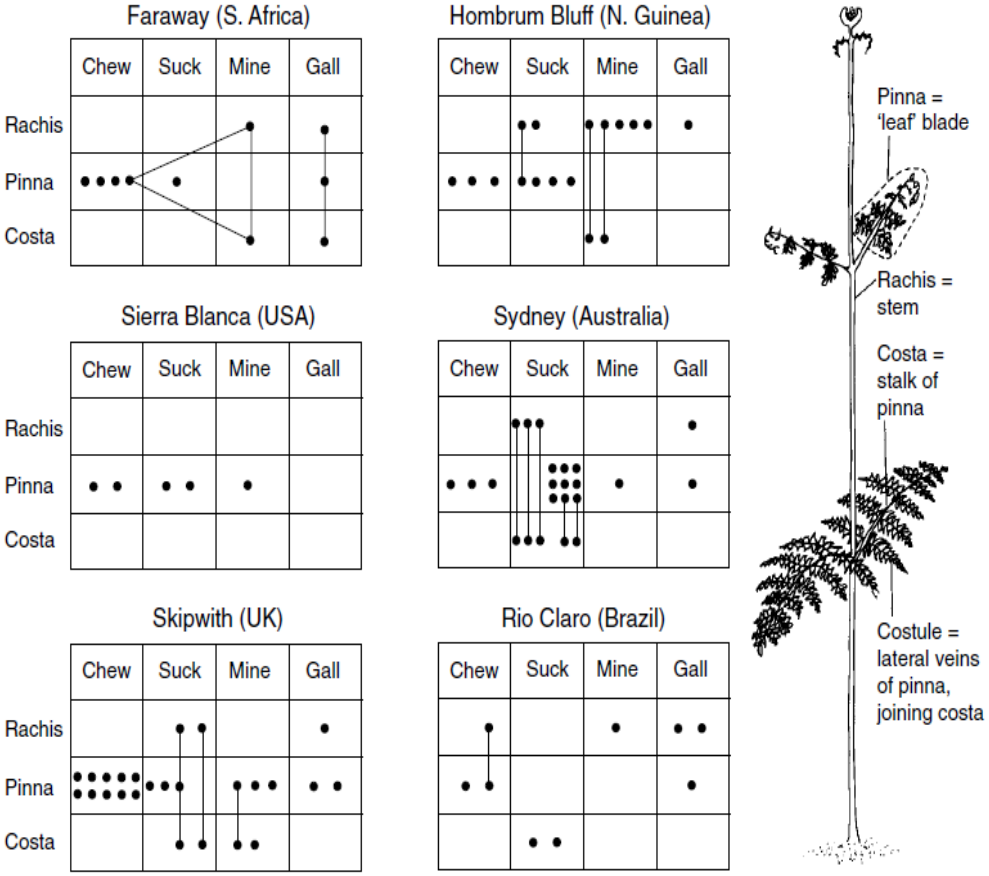
1-) إن هناك عدة أماكن Niches شاغرة على نبات السرخس مثال ذلك بيئة شمال أمريكا مقارنة بسرخس بيئة انكلترا.

2-) إن نفس المصدر يمكن أن يستغل من قبل عدة أنواع من الحشرات (مثال ذلك عشرة أنواع في انكلترا تقرض في نصل ورقة السرخس).

الباحث Lawton وآخرون لخصوا ما سبق بالقول إن استعمار أو احتلال نبات السرخس من قبل الحشرات العاشبة خلال فترة النشوء هي عملية مقيدة أو محددة بشكل كبير بالتداخلات بين أنواع العاشبات [89] مع ذلك، فإن هناك أدلة حديثة كثيرة تشير إلى ان التنافس بين الأنواع يمكن ان يصبح أكثر أهمية بين الحشرات العاشبة [28 و33] في دراسة مقارنة لـ 104 دراسة لأنظمة النبات والعاشبات ومراجعة 193 حالة تنافس بين أزواج من الأنواع المختلفة [32]. أظهرت ان ثلاثة أرباع التداخلات امتازت بانها حالات تنافس بينها وان نسبة تداخلات المنافسة كانت الأعلى بين الحشرات الماصة للعصارة مقارنة بالحشرات القارضة للأوراق، وكذلك هي الأعلى (أي التداخلات) بين المجاميع الحشرية المتقاربة تقسيمياً مقارنة بالمجاميع الحشرية غير المتقاربة. إن حفارات السيقان وحفارات الخشب والمتغذيات على الثمار والبذور تشكل نسبة عالية من التنافس بين الأنواع (الجدول 10-1). إن التكرار العالي للتنافس بين

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الأنواع سجل في العاشبات المتغذية على الثمار والبذور وقد يرجع ذلك إلى كثرة الدراسات المختبرية (8 من 21 دراسة على العاشبات المتغذية على الثمار والبذور) مع ذلك، فإن 166 حالة من أصل 193 هي دراسات حقلية، لذلك فإن هذه البحوث اظهرت أن التنافس بين الأنواع يمكن ان يحدث بشكل متكرر.



الشكل(10-11): مواقع وأنواع التغذية في مفصليات الأرجل العاشبة التي تهاجم نبات السرخس *Pteridium aquilinum* في ستة أجزاء مختلفة من العالم. كل نقطة تشير إلى نوع من مفصليات الأرجل مواقع تغذية الحشرات التي تستغل أكثر من جزء نباتي تم ربطها بخط (عن Lawtan واخرون، 1993) [89].

وذلك بالرغم من انه يجب ان يبقى في الذهن أن دراسات التداخل بين الأنواع ذات الكثافات المنخفضة هي مسالة لازالت قيد الدراسة. إن الدفاعات المستحثة لها تأثيرات جهازية وقد تعمل لفترة طويلة. إن ما سبق يوضح أن المنافسة بين الأنواع يمكن أن تحدث بالمقاييس المؤقتة وهذا مالم يسبق اخذه بنظر الاعتبار. مثال ذلك حشرات المنْ المتغذية على الجذور تتنافس مع المنْ المسبب للأورام من دون ان يكون بينها أي اتصال فيزيائي[104].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الجدول (10-1): تكرار التنافس بين أنواع الحشرات العاشبة ذات الأنماط المختلفة من التغذية. (عن Denno واخرون، 1995) [33].

Feeding style	% interactions with interspecific competition	No. of interactions Investigated
Sap feeding	88	48
Stem boring	94	14
Wood boring	93	15
Seed and fruit feeding	100	21
External leaf feeding	57	53

ثانياً) المنافسة الظاهرة Apparent competition:- إن المنافسة الظاهرة أو الواضحة تحدث بين نوعين من الكائنات يتداخلان من خلال اشتراكهما مع مفترس (الشكل 10-10 E). إن الالية في هذا التنافس هوان كثافة أحد مصادر النوع تؤثر في كثافة النوع المستهلك وهذا بدوره يؤثر في كثافة مصدر النوع الثاني[72] مثال ذلك عندما تزداد كثافات سكان المنْ نتيجة تسميد عوائله الغذائية مما يتسبب في انخفاض أعداد سكان النوع الاخر من المنْ الموجود بالقرب من النوع الأول من المنْ وذلك بسبب زيادة أعداد الدعاسيق المفترسة [105]. إن المنافسة الظاهرة اعتبرت لفترة طويلة من أنواع المنافسة النادرة، الا ان عدد الأمثلة حول هذه المنافسة بدأ بالزيادة [22 و105]. حالة خاصة من المنافسة الظاهرة قد تحدث عند وجود غذاء بديل للحشرات اللاحمة مثل حبوب اللقاح. مثال ذلك افتراس المنْ الموجود على الجت من قبل الدعسوقة المفترسة *Coleomegilla maculate* يكون أعلى عندما يتم زراعة الجت بعد نبات الـ *Dandelions*. وذلك لان تغذية الدعسوقة على حبوب لقاح نبات الـ *Dendelions* يتسبب في بقاء أعداد جيدة من الدعاسيق والتي تعمل على خفض أعداد منْ الجت فيما بعد (الشكل 10-12) [63]. كذلك فإن المنافسة الظاهرة يمكن ان تحدث بين الأنواع النباتية نتيجة تداخلها واشتراكها مع أحد الأنواع العاشبة.

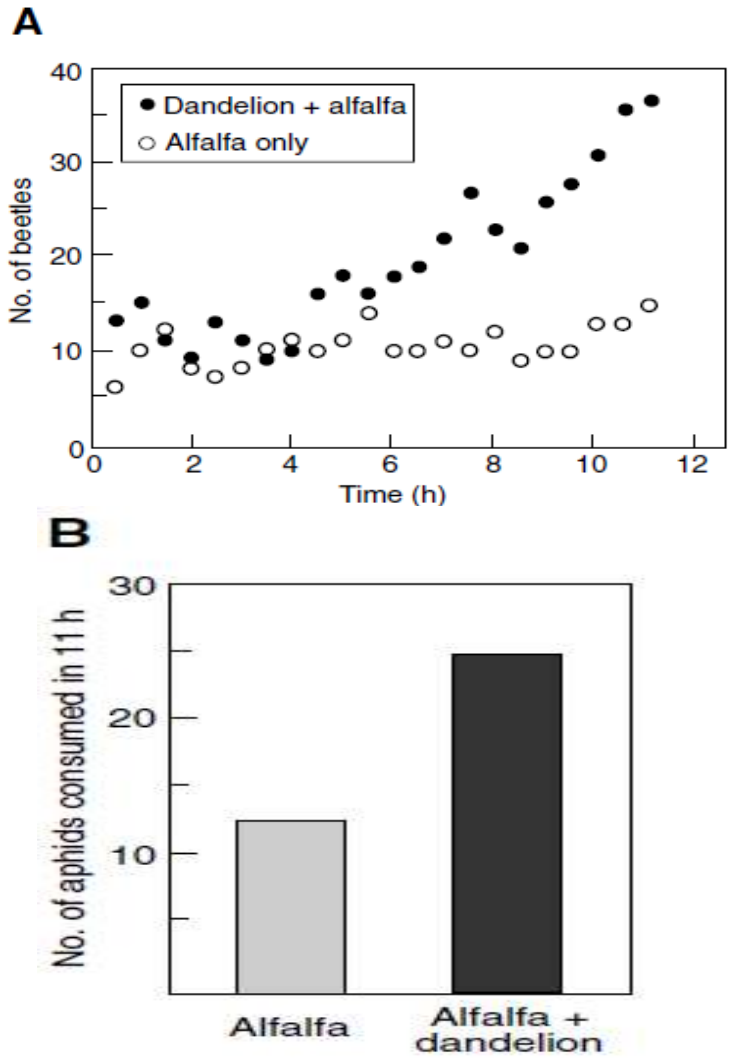
ثالثاً) وفرة الغذاء Trophic cascade:- إن وفرة الغذاء كما يظهر في الشكل (10-12 C) هو بؤرة لدراسات ديناميكية شبكة الغذاء Food –Web، ومن الأمثلة الشائعة حول التأثيرات غير المباشرة لوفرة الغذاء، وإن تداخل غذائي واحد له تأثيرات

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

في التداخلات الغذائية اللاحقة في السلسلة الغذائية وعليه فإن وفرة الغذاء تحدث عندما تتسبب التغيرات الحاصلة في وفرة اللاحمات والتي تغير بدورها من انتشار وتوفر النباتات (110 و115 و132). إن وفرة الغذاء يوفر القواعد لفرضية العالم الأخضر، هذه الفرضية تقول إن تأثيرات المفترسات في سكان الحشرات العاشبة تنتج عنه بقاء وفرة من النباتات الحية التي تجعل العالم اخضر[58]. إن حدوث وفرة غذائية يتم بالاعتماد على القوة النسبية للعلاقة بين العاشبات واللاحمات وتداخلات العاشبات مع النبات وكذلك على عدد الارتباطات في شبكة الغذاء. إن إزاحة اللاحمات من مفترسات وطفيليات يمكن التعويض عنه من خلال تحوير التداخلات الغذائية الأخرى في شبكة الغذاء. إن حدوث وفرة في الغذاء قد تم مناقشته بشكل كبير في المراجع الخاصة بعلم البيئة. إن موضوع وفرة الغذاء تم ايضاحه ايضاً في الأنظمة المائية والتي هي اقل أهمية مما عهدناه في الأنظمة الأرضية (114 و150). وسبب ذلك يرجع إلى ان الدفاعات المضادة للعاشبات في النباتات الأرضية تضعف نسبياً من تأثير العاشبات على النباتات مقارنة بتأثير اللاحمات على العاشبات. والأكثر من ذلك فإنه يعتقد ان وفرة الغذاء عادة تكون محددة أو مرتبطة بالمجتمعات ذات التنوع المنخفض (قليلة الأنواع) إن الأنظمة البيئة الأرضية تمتاز بأنها ذات شبكات غذائية عالية التشابك وعليه فإن تأثير نوع واحد سيتوزع من خلال ارتباطات مختلفة في الشبكة الغذائية (150). مصادر حديثة أوضحت ان وفرة الغذاء هي أكثر شيوعاً مما كان يعتقد. الباحث Schmitz واخرون قاموا بتحليل 41 دراسة في مجال الوفرة الغذائية في الأنظمة الأرضية، فضلاً عن 60 اختبار مستقل. وأن العاشبات في جميع الحالات كانت من مفصليات الأرجل (122). لقد لخص الباحث Schmitz وجماعته نتائج دراستهم بالقول ان حالات الوفرة الغذائية شائعة، وذلك لان إزاحة اللاحمات يؤثر في متغيرات النباتات مثل الضرر، الكتلة الحيوية للنبات وتكاثر النبات وذلك في 45 من أصل 60 اختبار. إن تأثيرات اللاحمات تكون أقوى وذلك عند قياس استجابة النبات على أساس الضرر وليس على أساس الكتلة الحيوية للنبات أو التكاثر. إن التأثيرات الضارة للنبات لا يمكن ان تترجم دائماً على انها تأثيرات على تكاثر النبات وذلك لان

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

النبات قد يعوض الضرر أو قد يظهر تحملاً لضرر العاشبات. في العديد من الحالات وجد ان هناك حالات تخفيف لوحظت عند مقارنة التأثيرات على العاشبات بالتأثيرات على النباتات، وإن التأثيرات المباشرة للاحمات على العاشبات اقوى من التأثيرات غير المباشرة على النباتات. إن بعض هذه الحالات يمكن تفسيرها من خلال بعض دفاعات النبات المضادة للعاشبات. إن الاقتراح الأكثر تعقيداً هوان شبكات الغذاء تقلل من قوة وفرة الغذاء قد تكون شائعة، الا أن أهمية تأثيراتها لازالت في حاجة إلى تثبيت، خاصة في مجال الدراسات على المقياس الزمني المناسب [77 و98].



الشكل(10-12): (A) أعداد الدعسوقة المفترسة *Coleomegilla maculate* الملاحظة في أقفاص احدها يحوي نباتات جت مصابة بالمنْ فيما القفص الأخريحوي نباتات جت مصابة بالمنْ ولكنها مختلطة مع نباتات *Dandelion* غير مصابة بالمنْ.(B) عدد المنْ المستهلك خلال التجربة على نباتات الجت لوحدها أو المختلطة مع الـ *Dandelion* (عن Harmonواخرون،2000) [63].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

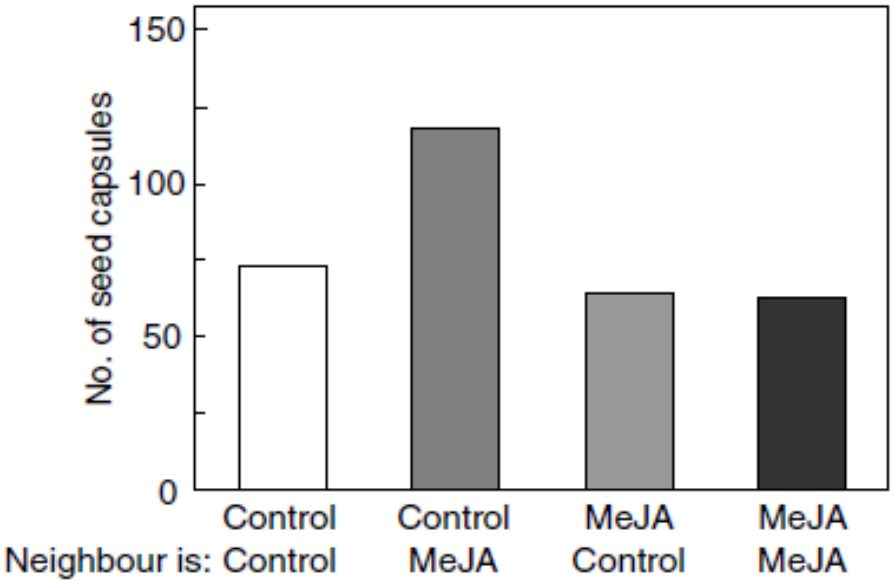
مرونة الأنماط المظهرية وتداخلات الأنواع

Species interaction and phenotypic plasticity

إن تداخلات الأنواع كما نتخيل غالباً هي تداخلات ثابته وان جميع المجاميع السكانية للكائنات لها نفس الصفات وتتداخل بنفس الطريقة مع الكائنات الأخرى ومع ذلك، فإن الكائنات تكون بأنماط مظهرية مرنة، مما يمكنها من إظهار انماط مختلفة، وذلك اعتماداً على عوامل البيئة الحيوية وغير الحيوية [2]. إن مرونة المظهر تحدث في الأنواع عند جميع المستويات الغذائية. مثال ذلك إن تغذية الحشرات العاشبة قد تستحث تغييرات كيميائية وفيزيائية في عوائها الغذائية وهذه التغيرات المظهرية يمكن ان تعتمد على نوع العاشب المسبب للضرر (انظر الفصل الرابع). إن الاستجابات النباتية المستحثة تؤثر في التداخلات بين النبات واللاحمات وبين النباتات المتنافسة [36]. مثال ذلك، إن استحثاث الدفاعات في نباتات التبغ البرية نتيجة تغذية دودة التبغ *Manduca sexta* يكلف نبات التبغ البري كثيراً وذلك عند تنافسه مع نباتات التبغ المجاورة على نفس المصادر حيث ان نباتات التبغ التي تم استحثاث دفاعاتها تتم ببطيء مقارنة بالنباتات المجاورة غير المستحثة (غير المصابة بدودة التبغ) كما ينخفض انتاجها من البذور. الا أن الممتع في ذلك أن تنافس النباتات المستحثة مع بعضها نمت بشكل سريع وأنتجت بذور بقدر البذور التي أنتجتها النباتات غير المستحثة (الشكل 10-13) ان الالية التي تفسر ما سبق غير معروفة لحد الان، الا ان المعلومات أظهرت ان نباتات التبغ غير المتضررة تمتلك فرصة الاستفادة عند نموها بعد جيرانها من النباتات المستحثة. إن التغيرات في الانماط المظهرية للحشرات العاشبة يمكن أن تحدث بسبب النباتات. إن سلوك البحث في العاشبات يتأثر بتركيب المجتمع الذي توجد فيه. وإن العاشبات تتمكن من تنمية أسلوب البحث عن عوائل نباتية معينة، وذلك اعتماداً على خبرتها خلال سلوك الرعي، وينتج عن ذلك سلوكيات مختلفة في اختيار العائل في البيئات المختلفة (أنظر الفصل الثامن) [111] مثال ذلك لفيرومون التأشير على حجم Tephritidaeوجد ان استجابة ذبابة الفاكهة من عائلة الثمرة وكثافة الثمار البديلة [118]. إن تغير الانماط المظهرية للحشرات العاشبة يمكن

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

ان يحدث ايضاً بسبب الحشرات اللاحمة. إذ أن وجود اللاحمات قد يتسبب في إحداث بعض التغيرات السلوكية في الحشرات العاشبة مثل سلوك التجنب أو الابتعاد Avoidance behaviour أو إحداث تغيير في توزيع أو تقسيم وقت الرعي ووقت الاختباء فضلاً عن احداث بعض التغيرات المظهرية [38]. مثال ذلك وجد أن خنفساء تقل تغذيتها عندما Howardi *Diabrotica undecimpunctata* الخيار المبقعة ، ولكن ليس عند *Hogna helluo* تتعرض لمعلومات كيميائية من العنكبوت الذئب تعرضها لمعلومات من ثلاثة أنواع اخرى من المفترسات الأقل خطراً [139].



الشكل (10-13): عدد الكبسولات الملئية بالبذور والمنتجة من نباتات التبغ *Nicotiana attenuate* التي تعرضت لمعاملات مختلفة واختلفت عن معاملة جيرانها من النباتات. إن النباتات المعاملة بالـ Methyl jasmonate (MeJA) لاستحثاث الدفاعات أو المعاملة بمعاملة المقارنة المناسبة. إن نباتات المقارنة المتنافسة مع النباتات المستحثة اظهرت نسبة تكاثر عالية المعنوية مقارنة بالمعاملات الأخرى (عن Van Dam و Baldwin، 1988) [165].

إن الحشرات اللاحمة تظهر صفات مختلفة، استجابة للتغيرات الحاصلة في المصائد الغذائية المتوفرة واعدائها الطبيعية [71 و176] إن الخبرة السابقة للحشرات اللاحمة يمكن ان يؤثر في سلوك الرعي للحشرات اللاحمة خلال الأطوار المختلفة [176]. مثال ذلك وجد أن الطفيليات يمكن عن طريق التعلم المرتبط Associative Learning إن تستجيب لأبخرة النبات المستحثة بواسطة الحشرات العاشبة حيث تحدد على ضوء ذلك

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

سلوك الرعي على أنواع نباتية معينة [162]. إن النتيجة المنطقية لمرونة الانماط المظهرية، هوان التداخلات في النظام البيئي هي تداخلات معقدة وأن ظواهر التداخل المسجلة لأحد الأنظمة البيئية ليس بالضرورة ان تكون موجودة في نظام بيئي اخر. إن التداخلات لا تتأثر فقط بالنمط الوراثي بل تتأثر ايضاً بالحالة الفسلجية والمعلومات المتاحة للحشرة فضلاً عن حالة المصادر المتاحة والأعداء الطبيعية [119].

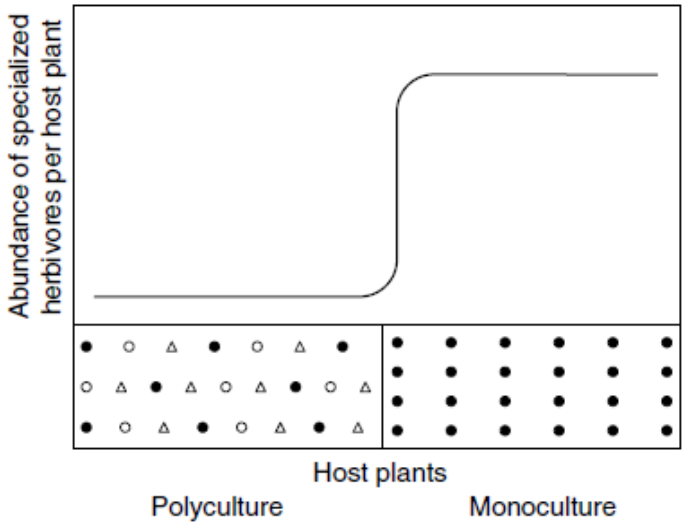
قوى المنتج ضد قوى المستهلك

Producerses versus consumers forces

لقد تم وخلال فترة طويلة مناقشة موضوع القوى التي تحكم المجتمعات بشكل مكثف، وفيما إذ كانت هذه القوى تتعلق بالمنتج والمستهلك [74 و185] وذلك لان هذه القوى تفسر اهم العوامل المؤثرة في التأثيرات الناتجة عن تنوع النبات في الحشرات العاشبة خاصة في موضوع الزراعة المفردة (نفس المحصول) ضد الزراعة المتعددة أو المختلطة Polyculture. في الزراعة المفردة تكون نسبة الحشرات العاشبة المتخصصة على نبات النوع الواحد أعلى من نسبتها في الزراعة المختلطة بالنسبة لنفس النوع النباتي (الشكل 10-14). إن فرضية تركيز المصادر الغذائية Resources Concentration Hypothesis تضغط باتجاه ان يكون شكل العلاقة من نوع العلاقة الانتاجية المنتج وذلك لان الحشرات غالباً ما تكون موجودة ومستمرة في البقاء على العوائل التي تنمو بكثافة وبصورة نقية (محصول واحد) وهذا يعني وجود نسبة عالية من الحشرات المتخصصة العاشبة. [127]. إن فرضية الأعداء Enemy Hypothesis تضغط باتجاه قوى الاستهلاك والتنبؤ بان هناك وفرة كبيرة وتنوع في الحشرات اللاحمة في مجتمعات النبات الأكثر تنوعاً مما يتسبب في خفض أعداد الحشرات العاشبة [127]. الباحث Hariston وجماعته لاحظوا أن العالم اخضر بالرغم من وجود عدد كبير من الأنواع الحشرية العاشبة التي يتم تنظيم تعدادها من قبل الأعداء اللاحمة [58] مع ذلك، فإن باحثون آخرون دعموا أهمية قوى الإنتاج (المنتج). مثال ذلك وجد أن استجابات النبات المستحثة تم تسجيلها على أساس انها المسبب الرئيس لدورات النشاط السكاني للعثة الخريفية *Epittita autumnata* [64]،

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

فضلاً عن تأثيرها في استحثاث المقاومة ضد العاشبات (انظر الفصل الرابع للاختلاف بين الدفاع والمقاومة).



الشكل (10-14): تأثير الزراعة المتعددة ضد الزراعة المفردة في وفرة العاشبات المتخصصة على النوع النباتي الممثل بالبقع السوداء (عن Strong وآخرون، 1984) [149].

إن قوى المنتج تعملان على تنظيم وتحريك التذبذبات في سكان الحشرات العاشبة في غياب العوامل الأخرى المعتمدة على الكثافة [164]. في السنوات العشرة الماضية أصبح واضحاً ان كلا القوتين (المستهلك) و(المنتج) هي قوى أساسية مرتبطة. هذه النظرية الجديدة ظهرت بموازاة التأثيرات الناتجة عن التداخلات غير المباشرة والتي تظهر ان تأثيرات يؤثر في المنتج وبالعكس[1 و72 و188]. مثال ذلك وجد أن قوى الإنتاج مثل نوعية النبات يمكن ان تؤثر في تركيبة مجتمعات الحشرات وهذه قد تؤثر لاحقاً في قوى المستهلك. الأكثر من ذلك، فإن النباتات لها العديد من الصفات التي يمكن ان تؤثر في كفاءة اللاحمات في خفض أعداد الحشرات العاشبة [35 و116]. مثال ذلك، وجد أن الصفات النباتية مثل وجود الـ Domatia (الملاجئ) أو الأبخرة النباتية المستحثة بواسطة العاشبات، يمكن أن تعمل على زيادة تأثير اللاحمات في العاشبات وتفسير، ما سبق يرجع إلى ان قوى الانتاج والاستهلاك تتجه إلى التباين وهي مسألة مهمة في تحديد تأثيرها في الحشرات العاشبة [55 و78 و126] مثال ذلك، وجد أن الحشرات العاشبة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

يجب ان تقرر فيما إذ كانت ستقبل حالاً العائل الذي تقابله لوضع البيض أو البحث عن عائل أفضل. إن اتخاذ القرار الأفضل يعتمد على كثافة وانتشار العوائل النباتية وكذلك على التباين في نوعية العائل النباتي من جهة وتوزيع وانتشار اللاحمات والتباين في مجازافات الموت التي قد تسببها اللاحمات من جهة أخرى مثال ذلك، عندما تكون هناك مجاعة بسبب استهلاك العائل النباتي بالكامل من قبل اللبائن العاشبة، فإن الحشرات العاشبة تبذل جهداً أكبر لنشر ذريتها على نباتات عائلها الغذائي حتى لو كانت تلك النباتات ذات قيمة غذائية اقل [126]. إن أحد العناوين المهمة في مجال مناقشة قوى الانتاج والاستهلاك ترتبط بالأخص في الحشرات العاشبة وهو لماذا معظم الحشرات العاشبة هي أنواع متخصصة؟ أو متغذيات متخصصة؟ [14 و75 و134] لفترة طويلة كان الاعتقاد بان الإجابة على هذا السؤال يمكن ان تتم فقط من خلال كيمياء النبات. إذ أن النباتات تتباين بشكل كبير في محتواها من مركبات الايض الثانوية، وأن الحشرات تستطيع ان تلتف على تلك الكيميائيات المعقدة بالتخصص على عدد محدود من العوائل النباتية المتقاربة والتي تمتاز باحتوائها على عدد محدود من مركبات الايض الثانوية. الا ان الباحثان Bernys و Graham جاءوا بأدلة عن دور اللاحمات في تخصص الحشرات العاشبة [14] حيث ذكرا ان الحشرات العاشبة تكون محمية بشكل جيد من أعدائها الطبيعية وذلك من خلال قدرتها على اتخاذ القرارات السريعة الخاصة بتحديد مكان تغذيتها، فضلاً عن سرعة قراراتها بقبول أو رفض العائل النباتي، والتغذية لفترات قصيرة، هذه السلوكيات تساعد الحشرات في تجنب الوقوع في قبضة المفترسات والطفيليات[15]. إن أهمية تجنب الحشرات العاشبة للتداخل مع اعدائها الطبيعية خلال عمليات الرعي والبحث عن الغذاء بدأ يأخذ حيزاً من اهتمام الباحثين. مثال ذلك وجد أن فراشات الجنس *Pieris* تفضل التغذية على نبات قد لا يشكل غذاءاً مثالياً لها وذلك بسبب خلوه من الأعداء بدلاً من عائلها المفضل وهو اللهانة الذي تزوره مجموعة من الطفيليات المسببة لموت الحشرة [102] نفس الظاهرة سجلت في خنفساء الأوراق *Oreina elongate* [6]. لقد أصبح من

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الواضح اليوم أن اختيار العائل الغذائي من قبل الحشرات العاشبة يتم من خلال نوعية الغذاء الذي يوفره العائل النباتي للحشرة، ودرجة المجازفة من مهاجمة الأعداء الطبيعية للحشرة العاشبة على ذلك العائل، لذلك فإن قوى المنتج والمستهلك هي ليست بدائل ولكنها قوى مكملة لبعضها البعض.

شبكات الغذاء وشبكات المعلومات الكيميائية

Food webs and infochemcal webs

إن الأنواع في الأنظمة البيئية ترتبط مع بعضها من خلال الروابط بين المستهلك ومصادر الغذاء وكذلك من خلال الروابط التي تتوسطها المعلومات الكيميائية. إن شبكات الغذاء تمثل العلاقات الغذائية بين مجاميع من الأنواع المتداخلة، بينما مجاميع العلاقات الناتجة عن المعلومات الكيميائية تسمى شبكات المعلومات الكيميائية Infochemical Webs. إن شبكة الغذاء المدعمة أو المحاطة بشبكة المعلومات الكيميائية تمتلك ارتباطات أكثر مما في شبكة الغذاء، وذلك لان الكائنات التي لا تمتلك تداخلات غذائية قد ترتبط من خلال المعلومات الكيميائية وفيما يأتي عرض لنوعي الشبكات:-

أولاً) شبكات الغذاء Food webs:- إن التحليل الشامل لشبكة غذاء كاملة يزودنا بالمشاكل الرئيسة وذلك بسبب العدد الكبير من الأنواع المشتركة في هذه الشبكة. لذلك، نجد ان معظم تحليلات شبكة الغذاء تكون محددة بمجموعة من الأنواع المتداخلة مع بعضها بقوة. هناك ثلاثة أنواع رئيسة من شبكات الغذاء أمكن تمييزها، هي:-

1-) شبكات الغذاء المرتبطة Connectance food webs:- هذه الشبكات ذات روابط غذائية من دون ان تكون هناك معلومات كمية حول التكرار النسبي للارتباطات الغذائية.

2-) الشبكات الغذائية شبة الكمية Semiquantative webs:- وهي الشبكات التي تضم معلومات عن الوفرة النسبية للارتباطات الغذائية.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

3-) الشبكات الغذائية الكمية Quantative webs:- هذه الشبكات تعبر عن جميع الارتباطات الغذائية في نفس الوحدات [130]. لإيضاح درجة تعقد الشبكات الكمية، فسيتم اخذ شبكة الغذاء للأنواع التابعة للجنس *Phyllonorycter* وطفيلياتها كمثال على أربعة أنواع نباتية مختلفة (الشكل 10-15) [130] لمدة سنتين حيث تم تربية 12 نوع من الجنس *Phyllonorycter* أخذت من أربعة أنواع من الأشجار. هذه الأنواع العاشبة تطفل عليها 27 نوعاً من لطفيليات. إن تركيب شبكة الغذاء تأثرت بقوة بالعائل النباتي. وهنا ينبغي ان نفهم ان شبكة الغذاء هي الانطلاق المفاجئ للنشاط السكاني للمجتمع والذي يتباين مع الوقت، وذلك بسبب عدم تزامن النشاط السكاني أو بسبب تباين عدد الأجيال لكل نوع، لذلك فإن هناك تباين مؤقت في حركيات أو نشاط شبكة الغذاء. إن مجموع أعداد أفراد الـ*Phyllonorycter* المقدرة في مساحة الدراسة (10 ألاف م^2) خلال سنتي الدراسة بلغ بحدود 75 مليون فرد. وعليه فإن عدد التداخلات المتوقعة بين أنواع الـ *Phyllonorycter* وأنواع الطفيليات هي (12 X 27 = 324) بينما التداخلات الملاحظة بينهما بلغت 132 أي ما نسبته 41% اما عدد التداخلات المتوقعة بين أنواع الأشجار وعدد الأنواع الحشرية فهي (4 X 12 =48) بينما التداخلات الملاحظة بين أنواع الأشجار وأنواع الحشرات العاشبة بلغت 12 فقط بنسبة 25% [130] وهنا من الضروري ملاحظة انه بالرغم من الجهد المبذول في بناء هذه الشبكات الغذائية فإن هناك جزء صغير من المجتمع المحلي لم يتم إدخاله في هذا المثال وهي:=

a -) مفترسات ومسببات أمراض الـ *Phyllonorycter*.

b -) أنواع عاشبة أخرى واعدائها الطبيعية.

c -) أنواع نباتية أخرى وعاشباتها واعدائها الطبيعية.

إن شبكات غذائية أخرى قد تضم المستوى الغذائي الرابع وهو الطفيليات المفرطة Hyperparasitoids (106) فضلاً عن دراسة شبكات غذاء الملقحات النباتية بشكل منفصل [101]. ولكن التداخلات المباشرة وغير المباشرة بين الحشرات العاشبة أو اللاحمة وبين الملقحات يمكن ان تحدث ايضاً [43 و148]. في شبكات الغذاء المرتبطة

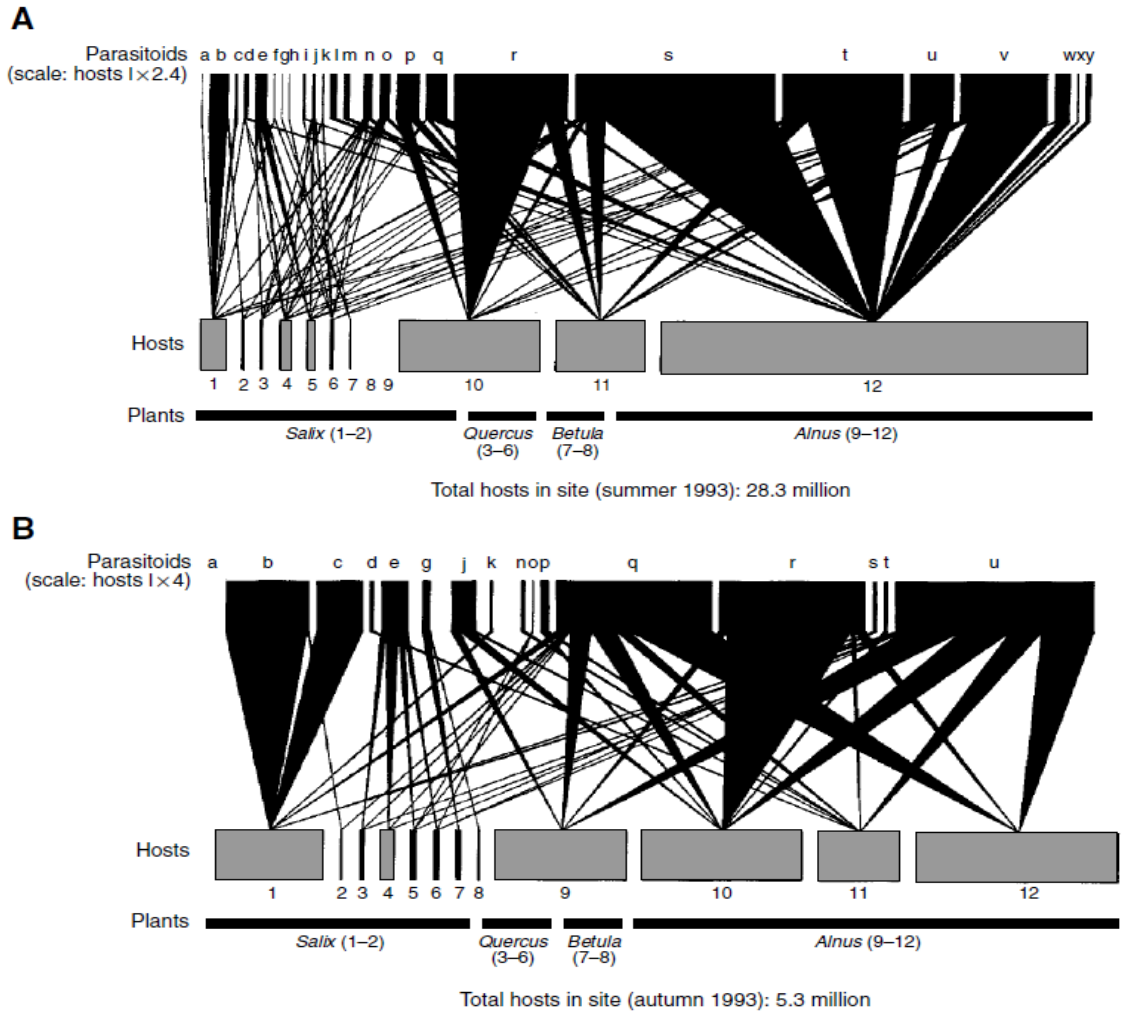
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

المعتمدة على مصدر الغذاء Source – Based Connectance Web يمكن وصف التداخلات الغذائية بين العاشبات والطفيليات والمفترسات ومسببات الأمراض المرتبطة بالنبات المسمى رتم المكانس (Broom) في جنوب انكلترا. وجد أن هناك 154 مرتبة تقسيمية مع 370 علاقة أو رابط غذائي. هذه الشبكة الغذائية المرتبطة لا توضح التفاصيل حول تكرار الارتباطات الغذائية. لكنها توفر معلومات عن مدى الأنواع العاشبة مع أعدائها الطبيعية المختلفة مظهرة ان هناك ارتباطات عالية (تحسب بقسمة عدد الروابط الغذائية الملاحظة على أعلى عدد من الروابط المحتملة) في تحت شبكة المفترس مقارنة بتحت شبكة الطفيل. وإن المفترسات تستهلك معنوياً أنواع أكثر مما تفعله الطفيليات. إن تحليل شبكة الغذاء الكمية يمكن أن يستخدم للحصول على القوة الكامنة في التداخلات المباشرة وغير المباشرة التي تربط بين قيام الباحث Omacini واخرون بالمقارنة بين شبكة المنْ والطفيل على نبات الشوفان الايطالي النامي من بذور مصابة بالكائن الداخلي Endophyte المعروف بالاسم *Neotyphodium* ونباتات شوفان من بذور غير مصابة بالـ Endophyte [109] حيث اظهرت الدراسة ان وجود الـ Endophyte أثر في الوفرة النسبية للمنْ فضلاً عن تأثيرها في تعقيد الشبكة الغذائية. أما على نباتات الشوفان النامية من البذور السليمة فقد كان التعقيد في الشبكة الغذائية أكبر وذلك نتيجة زيادة عدد التداخلات الغذائية لكل نوع وزيادة عدد الروابط غير المباشرة من خلال مشاركة الطفيليات.

ثانياً) شبكات المعلومات الكيميائية Infochemical webs:- إن كل فرد أو عضو في الشبكة الغذائية ينتج مركبات كيميائية معلوماتية Infochemicals وتؤثر في التداخلات المباشرة. إن المستهلكات من الحشرات العاشبة تسعى إلى استثمار المعلومات الكيميائية المنبعثة من مصادر غذائها، وكذلك فإن مصادر الغذاء تحاول هي الأخرى استثمار المعلومات الكيميائية القادمة من اعدائها الحيوية. مثال ذلك وجد أن الحشرات العاشبة تستخدم أبخرة النبات لتحديد موقع عوائلها الغذائية [36 و178] (انظر الفصل السادس)، كاستخدام المعلومات الكيميائية القادمة من اعدائها الطبيعية لتتجنبها ولا تصبح وجبة غذائية لها [38] والأكثر من ذلك، فإن المعلومات الكيميائية

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

المنطلقة في البيئة يمكن ان تستثمر من قبل أي كائن يوجد في المجتمع لتلبية احتياجاته. ونتيجة ذلك فإن المعلومات الكيميائية تعمل كوسيط في التداخلات غير المباشرة. مثال ذلك، وجد ان الحشرات العاشبة الحاثة لأبخرة النبات قد تعمل على طرد أو جذب الحشرات العاشبة، وهي بذلك تؤثر بشكل غير مباشر في التداخلات ما بين الحشرات اللاحمة والعاشبة وذلك من خلال جذب الحشرات اللاحمة. إن الاستجابات المختلفة التي تظهرها الأنواع المختلفة من اللاحمات قد تحدد درجة تنافسها على نفس مصدر الغذاء أو على تداخلها مع المفترسات المعترضة أو المعيقة.

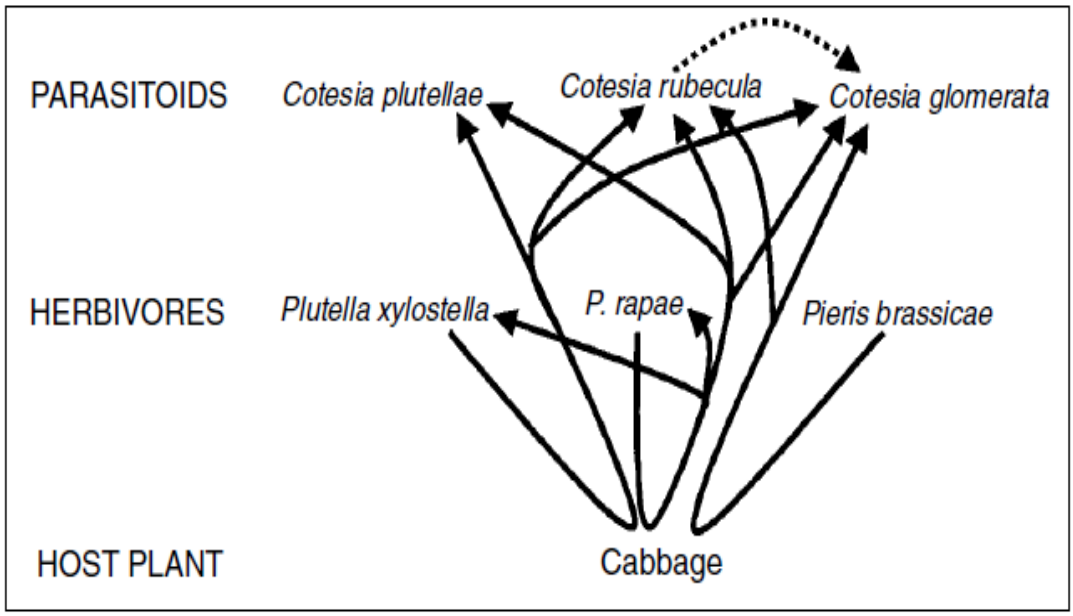


الشكل(10-15): الشبكات الكمية للعائل النباتي والطفيليات لجيلين لناخرات أوراق من جنس *Phyllonorycter* وطفيلياتها في مكان من جنوب انكلترا 12 من الجنس *Phyllonorycter* اخذت الأرقام (1-12) تم ترتيبها من أربعة أنواع من الأشجار. أصيبت الحشرات بـ 27 نوع من الطفيليات أخذت الأحرف (a-y). إن الأرقام بين الأقواس تمثل أرقام أنواع الحشرات التي تتغذى على تلك الشجرة. إن عرض العمود يمثل الشجرة والحشرة العاشبة ونوع الطفيل وهي منسوبة إلى النوع الأكثر عدداً في صيف 1993 (عن Rott و Godfray، 2000).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

إن اللاحمات من مفصليات الأرجل تعتمد بدرجة كبيرة على الأبخرة النباتية المنطلقة نتيجة تغذية العاشبات وذلك في تحديد أماكن وجود فرائسها من الحشرات العاشبة أو تحديد مكان بيئتها الدقيقة عن بعد. إن الحشرات العاشبة المنتجة للمعلومات الكيميائية تلعب دوراً مؤثراً ضمن المسافات القصيرة والأكثر من ذلك، فإن الحشرات العاشبة الحاثة للأبخرة النباتية يمكن ان تؤثر في التداخلات الموجودة على النباتات المجاورة ما بين العاشبات والنبات فضلاً عن التداخلات بين العاشبات واللاحمات وذلك من خلال تأثيرها في الانماط المظهرية للنباتات المجاورة. إن المعلومات الكيميائية تؤثر في جميع انماط السلوك في المجتمع وان نوع واحد من السلوك يمكن ان يتأثر بمدى من المعلومات الكيميائية المنطلقة من مصادر مختلفة. مثال ذلك، وجد ان العاشبات الواضعة للبيض يمكن ان تستخدم المعلومات الكيميائية لتمييز النباتات وتحديد نوعيتها قبل ان تقوم بوضع البيض، وذلك بوجود العاشبات المنافسة [132 و169]. التي توفر لها الحماية [187] وبوجود الأعداء الطبيعية [38]. إن نظرية الرعي المثالي Optimal Foraging Theory تفترض ان الحيوانات هي كائنات تعرف كل شيء Omniscient وهذا يمنحها القدرة على اتخاذ القرارات وهذا ما يزيد من قدرتها على التلائم مع البيئة [145] وذلك بالرغم من ان المعرفة الحشرية تعتبر غير حقيقية. أن هناك أدلة متزايدة على ان الحشرات مزودة بمعلومات جيدة عن الظروف السائدة [84 و177]. وبناء على ذلك فإن عدم اتخاذ الحشرات القرار الصحيح يمكن أن يفسر على أنه خطأ. في بعض الأحيان قد لا نكون مدركين للمعلومات التي اعتمدت عليها الحشرة لاتخاذ قرارها مثال ذلك، وجد ان كاملات الحشرات العاشبة يمكن ان تختار أماكن وضع البيض التي تشجع ذريتها على المدى البعيد لكي تصبح أكثر انسجاماً وتوافقاً مع البيئة المحيطة بها [97]. وباختصار فإن شبكات الغذاء تقوم على أساس شبكة المعلومات الكيميائية [35 و176] والتي تتأثر بها وتؤثر في التداخلات الغذائية كما يوضح في المثال حول تأثير الأبخرة النباتية المستحثة بواسطة العاشبات (الشكل 10-16). إن انبعاث المعلومات الكيميائية بواسطة الكائن الحي لا تغير فقط من نمطه المظهري وانما تعمل على تداخلات شبكته الغذائية وتركيبة مجتمعه [181].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل(10-16): شبكة معلومات كيميائية لإصابة نبات اللهانة ببرقات أنواع مختلفة من الحشرات العاشبة والتي ينتج عنها انجذاب الطفيليات كما انها أثرت في تفضيل وضع البيض من قبل بالغات العاشبات (عن Shiojiri واخرون، 2001 و2002 [136 و157] وGeervliet واخرون، 1994 و1998 [51 و52].

المجتمعات Communities

هي مجتمعات من أنواع متداخلة أو لها القدرة على التداخل فيما بينها. فعند اعتبار مجتمعات الحشرات والنباتات فإننا لا يمكن ان نحدد أنفسنا بهاتين المرتبتين التقسيميتن (الحشرات والنباتات) فقط، وذلك لان النباتات وكذلك الحشرات تتداخل مع مجاميع من الكائنات الأخرى التابعة لرتب تقسيمية تتراوح ما بين الكائنات الدقيقة واللبائن. مثال ذلك الارتباطات الموجودة بين ثمار البلوط والفراشات الغجرية والفأر والغزال والقراد ومرض ليم Lyme disease [77].إذ أن أشجار البلوط تنتج كميات كبيرة من البلوط مرة في كل 2–5 سنوات وأن ثمار البلوط تعد غذاءاً حرجاً للفأر ذو الأرجل البيضاء في شرق الولايات المتحدة الأمريكية وهذا الفأر من المفترسات الجيدة لعذارى العثة الغجرية *Lymantria dispar*.هذه الفراشات تظهر في بعض المواسم بشكل وبائي مما يتسبب في تساقط أوراق البلوط في مساحات كبيرة وعليه فإن لهذه الحشرات تأثير في أشجار البلوط وان وجود كميات كبيرة من ثمار البلوط في غابات البلوط يجذب

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الغزال ذو الذنب الأبيض إضافة إلى الفار ذو الأرجل البيضاء وكلاهما الغزال والفأر يعدان عوائل رئيسة للقراد ذو الأرجل السوداء *Ioxdes scapularis* الناقل لبكتريا السبايروكايتا *Spirochaete* المسببة لمرض ليم في الإنسان حيث يتساقط القراد من الغزال ويبدأ بالتكاثر حيث تصاب الذرية الناتجة بالبكتريا عند تغذيتها على دم الفأر ان كثافة ثمار البلوط تؤثر في أعداد الفئران والغزلان فضلاً عن تأثيره لاحقاً في وبائية الفراشة الغجرية ونقل المرض بواسطة القراد. مثال اخر من جنوب انكلترا يتمثل بقيام سكان الأرانب بحماية الثيل المزروع بالقرب من أماكن تواجدها، الا أن هذا الثيل تم إبادة معظمه بواسطة فطريات الـ Myxomatosis، وعليه فإن الثيل المتبقي ينمو بغزارة ويصبح أطول من الثيل الاعتيادي مما يتسبب في حدوث انخفاض سريع في أعداد النمل *Myrmica sabaleti* الذي يستضيف يرقات الفراشة الزرقاء الكبيرة *Maculinea arion* وهذا ادى في خمسينيات القرن الماضي إلى انقراض هذه الفراشات النادرة في انكلترا [158]. هذه الأمثلة توضح كيف ان التداخلات المباشرة وغير المباشرة بين المجاميع التقسيمية المختلفة تربط بين الأنواع النباتية المختلفة مع كافة أعضاء المجتمع. إن معظم الدراسات الخاصة بمجتمعات الحشرة – النبات تم تحديدها بالنباتات والحشرات. وإن معظم التوجهات في علم بيئة المجتمع تركزت حول فهم تركيبة المجتمع والنشاط السلوكي لأنواع ذلك المجتمع. إن تركيبية ونشاط المجتمعات تتحدد بالاستعمار Colonization والانقراض Extinction وبالتداخلات بين الأنواع. لذلك فإن التحدي المتوقع في الدراسات المستقبلية هو البحث عن كيفية تأثير التداخلات بين النباتات والحشرات العاشبة في أعضاء المجتمع الأخرى. إن الخطوة الأولى في البحث عن التداخلات بين النباتات والحشرات العاشبة هو اندماج أعضاء من مستوى غذائي جديد. إن اعضاء من المستوى الغذائي الثالث مثل الطيور أو الفقريات إضافة إلى الحشرات اللاحمة مثل المفترسات والطفيليات. إن فهم موضوع المجتمعات يمكن ان يتم من خلال الاطلاع على المحاور الاتية:-

أولاً) لماذا العديد من أنواع الحشرات العاشبة تكون نادرة؟ Why are so many herbivorous insect species rare?:- أن من الأمور الشائعة بين علماء

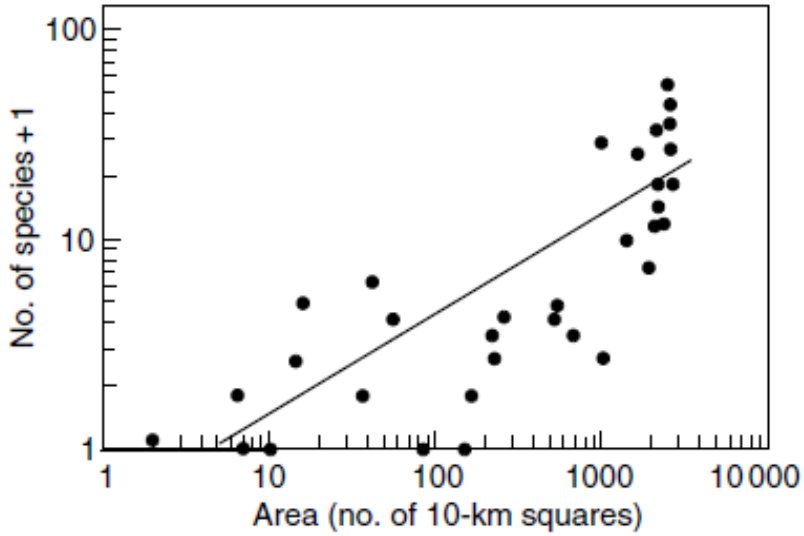
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

تصنيف الحشرات ان العديد أو معظم الأنواع في المراتب العليا للحشرات مثل الأجناس والعوائل هي أنواع نادرة. والأنواع النادرة هي الأنواع التي يصعب إيجادها أو تغيب تماماً من بعض الأماكن أو في بعض الفترات والتي يتوقع وجودها فيها حيث يمضي فيها تاريخ حياتها وحيث تتوفر فيها عوائلها الغذائية [50]. إن توضيح ما سبق يقوم على فرضية ان الحشرات العاشبة نادراً ما تكون محدودة الغذاء، ولكنها تبدو في غالب الأحيان محدودة الأعداء [58] والذي يدعم ذلك المثال الاتي:- حيث لاحظ الباحثان Root و Cappuccino في دراستهم التي استمرت ستة سنوات لتجمع من الحشرات العاشبة المرتبطة بنبات عصا الذهب *Solidago altissima* النامي بشكل طبيعي. إن من أصل 138 نوع عاشب مرتبط بهذا النبات كان هناك فقط تسعة أنواع متوفرة بأعداد جيدة على النبات، وان أعدادها نادراً ما تصل إلى كثافات تمكنها من خفض أعداد أو كثافات الأنواع الأخرى [128]. إضافة لما سبق من شرح فإن نوعية النبات العائل قد لا تكون مثالية للحشرة العاشبة (انظر الفصل الخامس للشرح المفصل لهذه النظرية). وحسب الباحث Wratten فإن تلك النظرية تفسر بالكامل لماذا تكون كثافة الحشرات العاشبة بشكل عام اقل بكثير من المصادر الغذائية المتاحة لها [189]. كذلك فإن الظروف المناخية القاسية قد تفسر هي الأخرى أسباب ندرة بعض الأنواع الحشرية العاشبة والانقراض المؤقت لتلك الأنواع في بعض المناطق كما هو ملاحظ في حالة فراشات *Euphydrias* [44]. وحتى لو افترضنا ان ندرة الأنواع تحدث نتيجة الفعل المشترك للعوامل السابقة. ومع ذلك يبقى السؤال الذي لم نجد له إجابة لحد ألان وهو لماذا تكون بعض الأنواع موجودة بوفرة فيما أنواع أخرى قريبة منها تكون نادرة؟ ان ندرة العديد من أنواع الحشرات العاشبة هي حقيقة لكن قبل تعميم تلك الحقيقة ينبغي الأخذ بنظر الاعتبار جوانب البيئة والنشوء للتداخلات ما بين الحشرات – والحشرات والنباتات [50].

ثانياً) الاستعمار Colonization:- في المقياس الجغرافي، فإن عدد الأنواع الحشرية لكل نبات يتأثر بالمساحة التي يغطيها ذلك النبات. وجغرافياً فإن النوع النباتي الواسع الانتشار يمتلك أو يحمل بشكل عام أنواع حشرية أكثر تتغذى عليه مقارنة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

بالنبات المشابه له والأقل انتشاراً (الشكل 10–17). وعلى المقياس الأصغر فإن استعمار نباتات مجموعة سكانية يتأثر ايضاً بحجم النبات إضافة إلى درجة انعزالها عن مصادر الحشرات وحجم سكان مصدر الحشرات. جميع هذه العوامل تعد من محددات الاستعمار. إن النماذج النظرية مثل نظرية توازن الجغرافيا الحيوية Biogeography لجزيرة ما التي أمكن من خلالها التنبؤ بعدد الأنواع الموجودة في الجزيرة على أن عدد الأنواع هو عامل او دليل لحجم الجزيرة وانعزالها[53] هنا النموذج يمكن تطبيقه على المساحات أو البقع الصغيرة والمحاطة بمساحات أو بقع غير مسكونة. إن المساحات أو البقع الصغيرة الحاوية على عدد قليل من الأنواع حيث أن هناك فقد لبعض وظائف النظام البيئي مثل الهدم والتحلل والتلقيح والتطفل والافتراس [144] والأكثر من ذلك هو توقع تأثر المتغذيات الخارجية والداخلية من الحشرات (الحشرات الأكثر تخصصاً) بشكل مختلف.



الشكل(10-17): عدد الأنواع الحشرية العاشبة المرتبطة بالأعشاب المعمرة في بريطانيا كعامل للمساحة الجغرافية للنباتات (عن Lawton وSchroder، 1977) [88].

في دراسة حقلية على نبات البيقة *Vicia sepium* الموجود في مناطق المروج، حيث تعد نباتات البيقة من أكثر المحددات لتنوع الحشرات داخلية التغذية Endophagous ووفرة أعدادها في قرنات نبات البيقة [86]. في تجربة منفصلة استخدمت فيها نباتات مختلفة من منطقة المروج، حيث وجد أن نجاح استعمار نبات البيقة من قبل الحشرات

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

انخفض بشكل كبير مع زيادة المسافة عن المروج (أي زيادة العزل). وقد كان تأثير المسافة عن المروج أكثر أو اقوى في الطفيليات مقارنة بتأثيرها في الحشرات العاشبة (الشكل 10-18) ونتيجة ذلك فإن نسبة التطفل على الحشرات العاشبة انخفض مع قلة المساحة المزرعة بالبيقة ومع زيادة العزل عن المروج [86]. نتائج مماثلة وجدت على مقياس أصغر عند دراسة التطفل على الخنافس الملقحة لنبات السلجم [156]. وخلاصة ما سبق هوان تركيب منظر الأرض يمكن أن يؤثر بشكل خادع في تركيبة أنواع المكان او الموقع وتداخلات الأنواع في المجتمعات.

ثالثا) نمو المجتمع Community development:- لتحليل نمو المجتمعات، لابد من تنفيذ نوعين من التجارب هما:-

1-) طريقة إزالة الحشرات باستخدام مبيدات الحشرات.

2-) طريقة إدخال النباتات إلى مناطق جديدة.

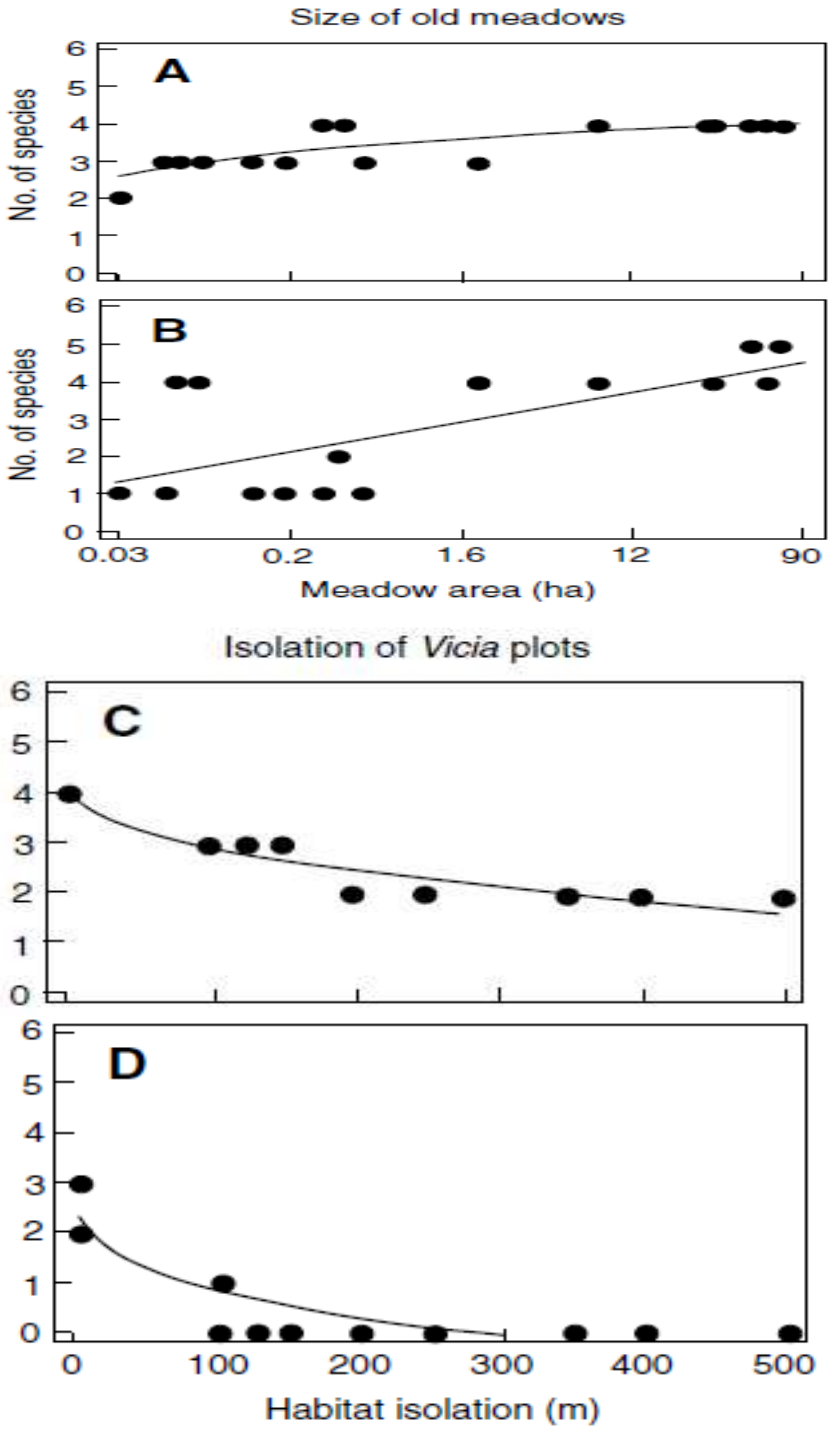
الطريقة الأولى نفذت من قبل Simberoff، و Wilson [138]. أما النوع الثاني فقد تم تحقيقه مرات عديدة من قبل البشر بشكل غير مقصود، وذلك من خلال قيام الإنسان بإدخال العديد من الأنواع النباتية إلى مناطق جديدة وتعريضها إلى حشرات المنطقة الجديدة. هذه العملية تمكننا من دراسة نمو المجتمع الحشري على عائل أو عوائل نباتية جديدة (الشكل 10-19) مثال ذلك في دراسة لشبكة غذاء على نبات رتم المكانس (Broom)، حيث وجد عند فحص تركيبة مجتمع الحشرات على نبات رتم المكانس في موقعين محليين وموقعين خارجيين Exotic وجد أن تركيبة الحشرات في الموقع الخارجي أو الجديد كان يميل لصالح الحشرات العاشبة عامة التغذية حيث كانت هي المسيطرة، أما في المواقع المحلية فإن الحشرات المتخصصة كانت هي السائدة. كما وجد عدم وجود اختلاف في معدل توفر الحشرات العاشبة العامة لكل نبات بين الموقع المحلي والخارجي. في البيئة الخارجية أو الموقع الجديد وجد ان هناك أماكن على النبات لازالت شاغرة مثل الأزهار حيث غابت العاشبات المتغذية على البذور. ان ما سبق يشير إلى ان الحشرات العاشبة العامة هي أول من يستعمر الأنواع النباتية الدخيلة. فيما تأخذ الحشرات المتخصصة فترة أطول. ان زيادة الكتلة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الحيوية للحشرات العاشبة يؤدي إلى زيادة الأعداء الطبيعية من مفترسات وطفيليات وهذا يدل ايضاً على ان الحشرات العاشبة تبدأ بالتراكم اولاً على النباتات ويعقب ذلك وصول اللاحمات. إن هذا الشكل من نمو المجتمع تم تسجيله في العديد من الأنواع النباتية الدخيلة [149]. إن أهمية نمو المجتمع تعتمد على مجتمعات الأنواع المحلية وعلى ظروف البيئة. والأكثر من ذلك، فإن العديد من المجتمعات المختلفة قد تزود أو توفر للعديد من الحشرات الفرص البيئية لاستعمار أنواع نباتية جديدة، مثال ذلك وجد في دراسة مختبرية لاستعمار نباتات الخيار من قبل الحلم العنكبوتي الموجود على نباتات فاصوليا ليما وهو عائل مفضل للحلم العنكبوتي شجع من عملية استعمار الحلم لنباتات الخيار وذلك نتيجة التكيف السريع للحلم [36] والأكثر من ذلك، فإن المجتمع النباتي الذي تحتاجه النباتات الدخيلة يمكن ان يؤثر في الأنواع الدخيلة من خلال حشراته العاشبة. وكلما زادت أعداد النوخ Niche البيئية للعاشبات من خلال تنوع النبات كلما زادت صعوبة اجتياح المجتمع من قبل العاشبات الدخيلة. والأكثر من ذلك فإن تركيبة الأنواع المتخصصة لمجتمع النبات المحلي مهمة وذلك بسبب اشتراكها بنفس أنواع العاشبات [112]. ونتيجة لاختلاف الظروف فإن تركيبة المجتمع ونموه قد يتباين بين المناطق المختلفة [161].

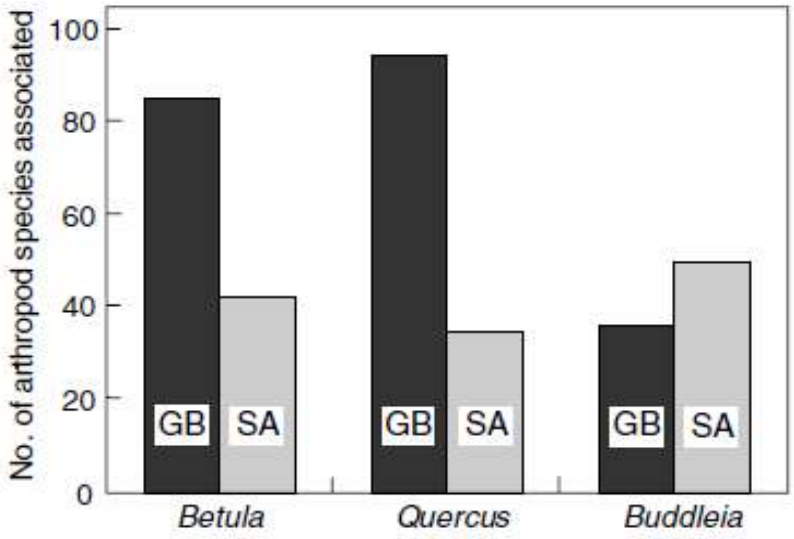
إن استقرار الحشرات العاشبة الدخيلة في البيئة الجديدة يعتمد جزئياً على درجة التنافس بين الأنواع وذلك بالرغم من اعتباره غير مهم نسبياً، مصادر حديثة أوضحت أن التنافس بين الأنواع مهم جداً خاصة بين العاشبات الماصة للعصارة [28 و33]. إن تنافس الإزاحة Displacement Competition وهي اشد أنواع المنافسة سجلت في 37 حالة في أنواع مفصليات الأرجل الدخيلة من أصل 48 حالة تم دراستها حيث تم إزاحة أنواع محلية من قبل أنواع دخيلة [122]. إضافة إلى المنافسة فإن درجة التخصص الغذائي يمكن ان تؤثر في الأعداء الطبيعية والتي تؤثر بدورها في استقرار الأنواع الحشرية الدخيلة. إن الحشرات الدخيلة تمتاز في الغالب بأنها حشرات متعددة العوائل الغذائية وتنقصها الأعداء الطبيعية.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل(10-18): (B-A) اعتماد ثراء الأنواع (التنوع) على حجم المسكن في المروج القديمة (A) عدد الأنواع الحشرية نباتية التغذية.(B) عدد الأنواع المتطفلة، مقارنة خطوط الانحدارللحشرات نباتية التغذية وطفيلياتها حيث أظهرت وجود فروقات معنوية في قيم الميل والتقاطع (D , C) اعتماد ثراء الأنواع على عزل لوح صغير من نبات البيقة (C) عدد الأنواع الحشرية نباتية التغذية.(D) عدد الأنواع المتطفلة مقارنة خطوط الانحدارلأنواع الحشرات نباتية التغذية والطفيليات أظهرت عدم وجود اختلاف في الميل مع وجود اختلاف معنوي في التقاطع (عن Kruess وTscharntke، 2000) [86].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



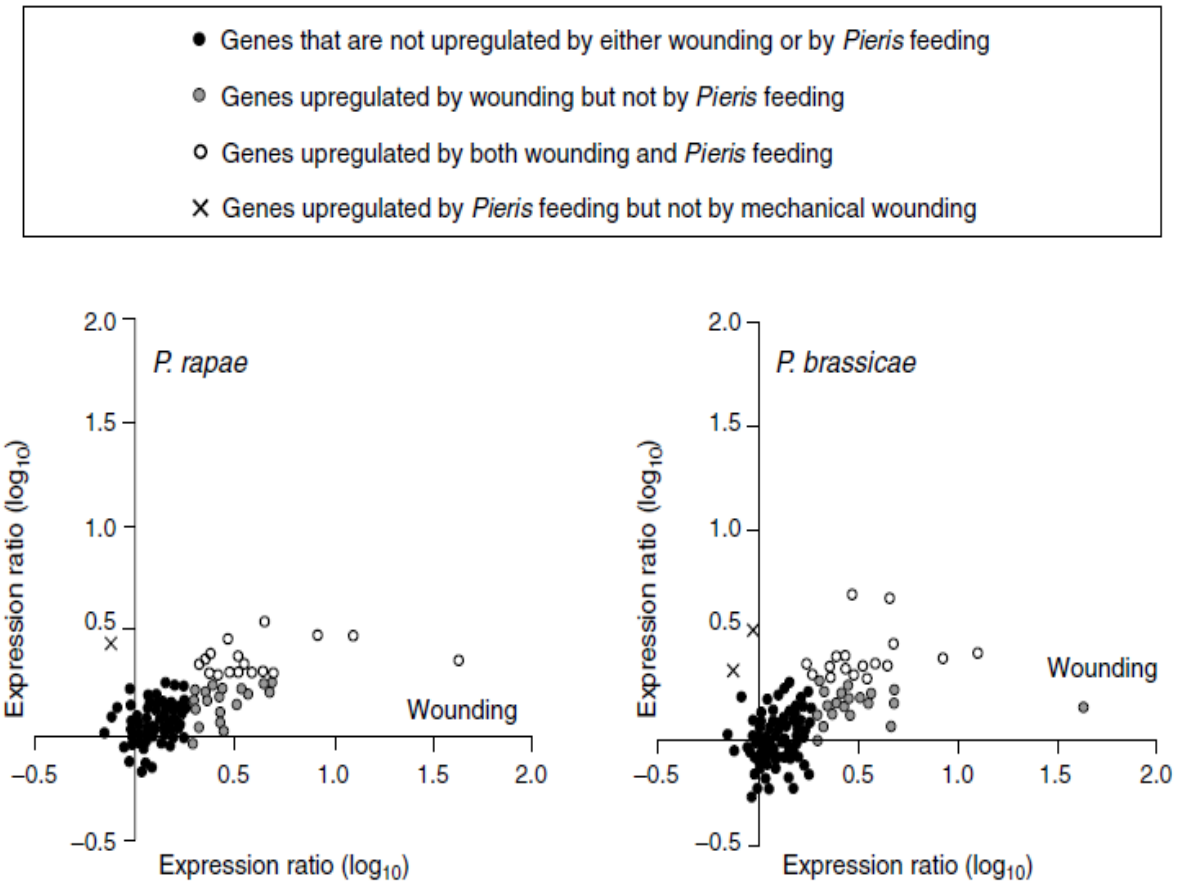
الشكل(10-19): يمثل ثلاثة أنواع من الأشجار هي: *Betula pendula* و*Quercus robur* و*Buddleia* spp هذه الأنواع وجدت في بريطانيا (GB) وجنوب افريقيا (SA). ان الموطن الأصلي للـ*Betula* والـ*Quercus* هو بريطانيا وأدخلت إلى جنوب أفريقيا اما الـ*Buddleia* فأدخلت من جنوب أفريقيا إلى بريطانيا. حيث يلاحظ ان ثراء أنواع المفصليات العاشبة على الأشجار الدخيلة كان اقل من الأشجار غير المدخلة أو الأصلية (ن Southwwod وآخرون، 1982) [140].

علم البيئة الجزيئي Molecular ecology

لقد ازداد في السنوات الأخيرة تبني علماء البيئة الطرائق الحديثة لطرح الأسئلة التي كان يصعب طرحها سابقاً. إن الطرائق الجزيئية فتحت المجال واسعاً لدراسة التداخلات بين الحشرة والنبات بعد عدة سنوات من قيام علماء الكيمياء الحياتية وعلم الحياة الجزيئي من جهة وعلماء البيئة من جهة اخرى على عزل أو فصل التداخلات الحشرية النباتية، إن طريقة العزل تعتمد على كسر التداخل فضلاً عن عمل طرائق للتكامل، مثال ذلك، هناك اليوم معرفة متزايدة حول الآليات أو الميكانيكية الجزيئية حول كيفية استحثاث الدفاعات النباتية ضد الحشرات العاشبة. إذ أن مدى واسع من الجينات تشترك في الدفاعات النباتية التي تم تحديد صفاتها فضلاً عن أن تقنية الـ CDNA Microarray تسمح لنا في رصد تعبيرات الجين عن طريق رصد الذبذبات Choreography عند استحثاث الحشرات العاشبة لتلك الجينات المسؤولة عن استحثاث المقاومة النباتية [69 و123 و124]. إن بعض المعلومات الأولية أظهرت ان تغذية يرقات الـ *Manduca sexta* على نباتات التبغ نتج عنه زيادة في تنظيم العديد

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

من الجينات المشتركة في الاستجابة للجروح والمسببات المرضية، فضلاً عن زيادة تنظيم الجينات المسؤولة عن توزيع الكاربون والناتروجين في عملية الدفاع. هذه النتائج تتفق بشكل جيد مع النظرية البيئية للمقايضة بين النمو والدفاع بالنسبة للنباتات [68]. إن مقارنة تأثيرات الجروح الميكانيكية ضد الجروح التي تسببها الحشرات العاشبة يمكن ان تظهر أي الجينات التي حدث فيها زيادة في التنظيم أو انخفض فيها التنظيم استجابة للعاشبات، هذه قد توضح النتائج فيما إذا عملت العاشبات على تحوير الدفاعات النباتية أو أن النبات استثمر محفزات العاشبات لتحريك دفاعات معينة. مثال ذلك، وجد أن وجود حشرة الـ *Pieris rapae* على نبات *Arabidopsis thaliana* لم يؤدي إلى استحثاث مدى من الجينات عالية التنظيم بواسطة الجروح الميكانيكية والتي تشترك في الدفاعات النباتية (الشكل 10–20) [123].



الشكل(10-10): مستويات التعبير لـ 150 جين لنبات الـ *Arabidopsis thaliana* بعد جرحه ميكانيكياً مقارنة بأضرار تغذية حشرتي الـ *Pieris rapae* و*P. brassicae* (عن Reymond وآخرون، 2000) [123].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

إن ما سبق يوضح ان الحشرات العاشبة تحور دفاعات النبات، هذه الظاهرة سجلت ايضاً في حشرة الـ *Manduca sexta* المتخصصة في تغذيتها على التبغ البري [78] والأكثر من ذلك فإن تقنية الـ CDNA Microarrays والتي استخدمت للكشف عن استجابات النبات للأبخرة المنطلقة من النباتات المجاورة، [2] أو الكشف عن استجابتها للأبخرة الناتجة عن النباتات نتيجة تغذية العاشبات المتخصصة مقارنة بالعاشبات العامة، وكذلك للكشف عن استجابتها للأبخرة المنطلقة من النباتات ذات المستويات الغذائية المختلفة، أو استجابتها للأبخرة الناتجة عن النباتات المصابة بالمسببات المرضية مقارنة بالإصابة الحشرية [59]. إن ما سبق يوفر لنا المعلومات الأولية حول كيفية استجابة النباتات لمعاملات معينة وفيما إذا كانت الاستجابة مختلفة تبعاً لنوع المعاملة، وهذا سيؤدي للكشف عن مشاركة شكل التعبير الجيني في التعبير عن النمط المظهري وتداخله مع بقية أعضاء أو أفراد المجتمع. مثال ذلك، وجد أن تغذية يرقات الـ *Manduca sexta* على نبات التبغ البري أدى إلى استحثاث مسار الـ Jasmonate Signalling. إن جينات هذا المسار هي من النوع عالية التنظيم Upregulated وباخماد Silencing ثلاثة جينات في مسار الـJasmonate Singalling (مثل الـ Lipoxygenase و Hydroperoxidelyase و Allene oxide synthase) إن أهمية هذه الجينات في استحثاث دفاعات نباتات التبغ يمكن بحثها أو كشفها مختبرياً[60] وفي الحقل [82]. هذه الدراسة أظهرت أن نشاط الجين Lipoxygenase بالأخص ضروري لاستحثاث الدفاعات في نبات التبغ. عند إخماد هذا الجين فإن النبات يعاني من الضرر الكبير لدودة التبغ مما يدلل على عدم استحثاث دفاعات التبغ عند تغذية اليرقات [82]. إن المعلومات الكثيفة عن علم بيئة تداخلات الحشرات ونباتات العائلة الصليبية، خاصة الأنواع التي تعود للجنس *Brassica* [24 و127 و136]. إن النبات الـ *Arabidopsis thaliana* والذي تم معرفة تعاقب جينات مجينه Genome الوراثي يعد نموذجاً مهماً في علم النبات. الا أن من المدهش ان تكون الدراسات في مجال تداخلات الحشرات مع هذا النبات محدودة. الا أن الدراسات الأولية أظهرت أن نباتات العائلة الصليبية ذات فائدة كبيرة في الدراسات

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

البيئية. مثال ذلك وجد أن نباتات الجنس *Arabidopsis* يستجيب للحشرات العاشبة بطريقة مشابهة لبقية نباتات العائلة الصليبية [171]. إن الحشرات العاشبة تستحث الدفاعات النباتية بشكل مباشر أو غير مباشر [99 و146 و168 و170] وإن مسارات نقل الإشارة المساهمة في استحثاث الدفاعات مشابهة لتلك المساهمة في استحثاث الدفاعات في النباتات الصليبية الأخرى [38]. إن نبات الـ *Arabidopsis* يمنح الباحثين فرصة ممتازة في البحث عن صفات النبات الفرد وذلك لتوفر الطفرات وأنماط الجينات المنعزلة Transgenic Genotypes والتي تختلف في عدد محدود أو مفرد من الجينات المحورة. هذه الخصائص مكنت الباحثين في أجراء أو تنفيذ الطرائق البيئية المقارنة والتي كانت تعد حلماً إلى حد قريب. إن مثل هذه الطرائق قد تم تطويرها ايضاً لأنواع نباتية أخرى، مثل التبغ البري *Nicotiana attenuate* [5]. إن تطوير طرائق جديدة لإخماد الجينات في الكائنات والتي لا يتوفر لها عدد كبير من المطفرات Mutants أدت إلى حدوث تقدم كبير في فهم دور جينات معينة في علم بيئة الكائنات [40 و82]. إن مركبات النبات الثانوية تلعب دوراً مهماً في تداخلات الحشرة – النبات (انظر الفصل الخامس) وإن تنوع أنزيمات الـ Cytochrome P450mono-oxygenases التي تشترك في عمليات التصنيع الحيوي في النبات وإزالة السمية في الحشرات [11]. إذ أن هناك أكثر من 280 جين للسايتوكروم P450 تم تسجيلها في مجين Genome نبات الـ *Arabidopsis thaliana* و 90 منها في حشرة الـ *Drosophila melanogaster*.إن عدة سايتوكرومات من P450 تشترك في التصنيع الحيوي لمركبات Furanocumarins من قبل النبات. حيث تعمل الحشرة *Papilio polyxenes* من حرشفية الأجنحة على إزالة سمية مركبات الـ Furanocoumarins الموجودة في وجبتها الغذائية باستخدام اثنين من الـ P450 على الأقل. وذلك نتيجة تنشيط جينات الـ P450 عند تعرض يرقات الحشرة لمركبات الـ Furanocoumarins.إن التعبير عن تأثير جينات الـ P450 يتم في أنسجة معينة في القناة الوسطى لليرقة وبشكل اقل في الأجسام الدهنية. إن عملية استحثاث ازالة السمية بواسطة العناصر المستجيبة لمركبات الـ Furanocumarins الموجودة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

على الجينات [12]. هذه العناصر وجدت ايضاً في النوع *Papilio canadensis* والتي نادراً ما يوجد في غذائها الـ Furanocoumarins. وتفسير ذلك هو أن يرقات *P. Canadensis* تستخدم نفس الـ P450 لإزالة سمية مركبات ايض نباتية ثانوية أخرى وان الجينات تستحث مركبات مختلفة [13].

إن التقنيات الجزيئية يمكن استخدامها لدراسة صفات وخصائص جينات سكان الحشرات العاشبة وذلك لتزويدنا بالأسس الجينية لتكيف الحشرات للدفاعات النباتية. لقد طبقت هذه التقنية في دراسة الخنفساء البرغوثية *phyllotreta nemorum* والنبات *Barbarea vulgaris* لمتابعة المجاميع الصغيرة المكونة لسكان النوع الحشري وذلك لتسجيل اختلاف جيني بين مجاميع، حشرة الخنفساء البرغوثية الموجودة على نبات الـ *B. vulgaris* الموجود بشكل بقع أو ألواح على مسافات تراوحت بين 100 متر – 1كم، أوبين مواقع تبعد ما يقارب 44 كم. وعليه فإن الاختلاف الجيني مرتبط بالمسافات الجغرافية [21]. إن الطرائق الجزيئية في علم البيئة يمكن استخدامها لتوليد أنماط مظهرية جديدة لدراسة تأثير ميزات أو صفات النبات مثل مركبات ايض الثانوية. مثال ذلك وجد ان مسار الجينات الثلاثة لتصنيع الـ Cyanogenic glycoside تم نقله من نبات الذرة البيضاء *Sorghum bicolor* إلى نبات *Arabidopsis thaliana*. إذ أدت عملية النقل هذه إلى خفض أعداد الخنفساء البرغوثية وخفض الضرر الناتج عنها إضافة إلى زيادة نسبة موت اليرقات مقارنة بنباتات المقارنة من نبات الـ *A.thaliana* مما يشير إلى ان مركبات Cyanogenic glycosides يمكن ان تحول المقاومة في نبات الذرة البيضاء إلى نبات *A.thaliana*. إن تعاقب المجينات الكاملة مكنت الباحثين من رصد مدى واسع من التعبيرات الجينية في الحالات المختلفة. إن التطور السريع في الطرائق الجزيئية ساعد في تحليل وظائف الجين البيئية [40 و82 و123].

الخلاصات Conclusions

إن علم بيئة تداخلات الحشرة – النبات تم تطويرها من علم بيئة تداخلات النبات والعاشبات إلى علم بيئة التداخلات متعددة الغذاء. تطورات حديثة شملت التداخلات

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

مع أفراد المجتمع الآخرين والتي تمتد ما بين الكائنات الدقيقة إلى اللبائن الموجودة فوق وتحت الأرض والأكثر من ذلك. فإن الدراسات البيئية في مجال التداخلات بين النبات–الحشرة سرعان ما ادخل الدراسات الميكانيكية من مستوى دون الخلية إلى مستوى الفرد، وذلك لتطوير أدوات للبحث عن تأثيرات صفات النوع على التداخلات مع أعضاء المجتمع. لقد أصبح من الواضح اليوم أن التداخلات غير المباشرة للأنواع. مثل التأثيرات غير المميتة والتأثيرات الصغيرة يمكن ان يكون لها تأثيرات معنوية على عمليات المجتمع وتركيبته. ولفهم علم بيئة التداخلات بين الحشرة – النبات، فإن هناك قوتين يجب أخذهما بنظر الاعتبار في مثل هذه الدراسات هاتان القوتان هما قوة المنتج وقوة المستهلك. لفترة طويلة تركزت الشروحات حول أي من هذه التأثيرات هي الأكثر أهمية. إن تأثير هاتين القوتين يكون متداخل عادة، لذلك فإن السؤال هو كيف يؤثر خليط القوتين في علم بيئة التداخل بين الحشرة – النبات.

إن علم الحياة الجزيئي زود علماء البيئة بأدوات مثيرة للبحث في مجال علم بيئة التداخلات بين الحشرة – النبات. وهذا يرتبط بعملية رصد المتغيرات في الأفراد للتعرض للظروف المختلفة وتعديل التجارب بما يؤدي إلى تحوير صفات الأفراد لدراسة تأثيراتها في بيئة المجتمعات. إن التطورات المستقبلية في معرفتنا في مجال علم بيئة التداخلات بين الحشرة – النبات ستكون مفيدة بشكل واسع وكبير في التكامل بين الدراسات الميكانيكية ودراسات الوظائف البيئية.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

References المصادر

1. Abrams, P.A., Menge, B.A., and Mittelbach, G.G. (1996). The role of indirect effects in food webs. In Food webs: integration of patterns and dynamics (ed. G.A. Polis and K.O. Winemiller), pp. 371–95. Chapman & Hall, New York.
2. Agrawal, A.A. (2001). Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. Science, 294, 321–6.
3. Arimura, G., Ozawa, R., Shimoda, T., Nishioka, T., Boland, W., and Takabayashi, J. (2000). Herbivory induced volatiles elicit defence genes in lima bean leaves. Nature, 406, 512–15.
4. Baldwin, I.T. (1998). Jasmonate-induced responses are costly but benefit plants under attack in native populations. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 95, 8113–18.
5. Baldwin, I.T., Halitschke, R., Kessler, A., and Schittko, U. (2001). Merging molecular and ecological approaches in plant–insect interactions. Current Opinion in Plant Biology, 4, 351–8.
6. Ballabeni, P., Wlodarczyk, M., and Rahier, M. (2001). Does enemy-free space for eggs contribute to a leaf beetle's oviposition preference for a nutritionally inferior host plant? Functional Ecology, 15, 318–24.
7. Barbosa, P. (1988). Natural enemies and herbivore– plant interactions: influence of plant allelochemicals and host specificity. In Novel aspects of insect–plant interactions (ed. P. Barbosa and D.K. Letourneau), pp. 201–29. John Wiley, New York.
8. Barbosa, P., Krischik, V.A., and Jones, C.G. (1991). Microbial mediation of plant–herbivore interactions. John Wiley, New York.
9. Belovsky, G.E. and Slade, J.B. (2000). Insect herbivory accelerates nutrient cycling and increases plant production.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 97, 14412–17.
10. Bentley, B.L. (1977). Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. Annual Review of Ecology and Systematics, 8, 407–27.
11. Berenbaum, M.R. (1995). The chemistry of defense: theory and practice. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 92, 2–8.
12. Berenbaum, M.R. (2002). Postgenomic chemical ecology: from genetic code to ecological interactions. Journal of Chemical Ecology, 28, 873–96.
13. Berlow, E.L. (1999). Strong effects of weak interactions in ecological communities. Nature, 398, 330–4.
14. Bernays, E. and Graham, M. (1988). On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. Ecology, 69, 886–92.
15. Bernays, E.A. (2001). Neural limitations in phytophagous insects: implications for diet breadth and evolution of host affiliation. Annual Review of Entomology, 46, 703–27.
16. Bezemer, T.M., Wagenaar, R., Van Dam, N.M., and Wa¨ckers, F.L. (2003). Interactions between above- and below-ground insect herbivores as mediated by the plant defense system. Oikos, 101, 555–62.
17. Bezemer, T.M., Wagenaar, R., Van Dam, N.M., Van Der Putten, W.H., and Wa¨ckers, F.L. (2004). Above- and below-ground terpenoid aldehyde induction in cotton, *Gossypium herbaceum*, following root and leaf injury. Journal of Chemical Ecology, 30, 53–67.
18. Bjørnson, S. and Schu¨ tte, C. (2003). Pathogens of mass-produced natural enemies and pollinators. In Quality control and production of biological control agents—theory and testing procedures (ed. J.C. Van Lenteren), pp. 133–65. CABI, Oxon.
19. Bonsall, M.B. and Hassell, M.P. (1997). Apparent competition structures ecological assemblages. Nature, 388, 371–3.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

20. Breeuwer, J.A.J. and Jacobs, G. (1996). *Wolbachia*: intracellular manipulators of mite reproduction. Experimental and Applied Acarology, 20, 421–34.
21. Brew, C.R., O'Dowd, D.J., and Rae, I.D. (1989). Seed dispersal by ants: behaviour-releasing compounds in elaiosomes. Oecologia, 80, 490–7.
22. Chaneton, E.J. and Bonsall, M.B. (2000). Enemymediated apparent competition: empirical patterns and the evidence. Oikos, 88, 380–94.
23. Chen, D.Q., Montllor, C.B., and Purcell, A.H. (2000). Fitness effects of two facultative endosymbiotic bacteria on the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*, and the blue alfalfa aphid, *A. kondoi*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 95, 315–23.
24. Chew, F.S. and Renwick, J.A.A. (1995). Host plant choice in Pieris butterflies. In Chemical ecology of insects (ed. R.T. Carde´ and W.J. Bell), pp. 214–38. Chapman & Hall, New York.
25. Crawley, M.J. (1989). Insect herbivores and plant population dynamics. Annual Review of Entomology, 34, 531–64.
26. Crawley, M.J. (1989). The relative importance of vertebrate and invertebrate herbivores in plant population dynamics. In Insect–plant interactions, Vol. 1 (ed. E.A. Bernays), pp. 45–71. CRC Press, Boca Raton.
27. Crawley, M.J. (1997). Plant-herbivore dynamics. In Plant ecology (ed. M.J. Crawley), pp. 401–74. Blackwell Science, Oxford.
28. Damman, H. (1993). Patterns of interaction among herbivore species. In Caterpillars. Ecological and evolutionary constraints on foraging (ed. N.E. Stamp and T.M. Casey), pp. 132–69. Chapman & Hall, New York.
29. Darby, A.C., Birkle, L.M., Turner, S.L., andDouglas, A.E. (2001). An aphid-borne bacterium allied to the secondary symbionts of whitefly. FEMS Microbiology Ecology, 36, 43–50.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

30. De Deyn, G.B., Raaijmakers, C.E., Zoomer, H.R., Berg, M.P., De Ruiter, P.C., Verhoef, H.A., et al. (2003). Soil invertebrate fauna enhances grassland succession and diversity. Nature, 422, 711–13.
31. De Jong, P.W., De Vos, H., and Nielsen, J.K. (2001). Demic structure and its relation with the distribution of an adaptive trait in Danish flea beetles. Molecular Ecology, 10, 1323–32.
32. Denno, R.F., McClure, M.S., and Ott, J.R. (1995). Interspecific interaction in phytophagous insects: competition reexamined and resurrected. Annual Review of Entomology, 40, 297–331.
33. Dicke, M. (1996). The role of microorganisms in tritrophic interactions in systems consisting of plants, herbivores, and carnivores. In Microbial diversity in time and space (ed. R.R. Colwell, U. Simidu, and K. Ohwada), pp. 71–84. Plenum, New York.
34. Dicke, M. and Vet, L.E.M. (1999). Plant–carnivore interactions: evolutionary and ecological consequences for plant, herbivore and carnivore. In Herbivores: between plants and predators (ed. H. Olff, V.K. Brown, and R.H. Drent), pp. 483–520. Blackwell Science, Oxford.
35. Dicke, M. and Van Loon, J.J.A. (2000). Multitrophic effects of herbivore-induced plant volatiles in an evolutionary context. Entomologia Experimentalis et Applicata, 97, 237–49.
36. Dicke, M. and Bruin, J. (2001). Chemical information transfer between plants: back to the future. Biochemical Systematics and Ecology, 29, 981–94.
37. Dicke, M. and Grostal, P. (2001). Chemical detection of natural enemies by arthropods: an ecological perspective. Annual Review of Ecology and Systematics, 32, 1–23.
38. Dicke, M. and Van Poecke, R.P.M. (2002). Signalling in plant–insect interactions: signal transduction in direct and indirect plant defence. In Plant signal transduction (ed. D.

Scheel and C. Wasternack), pp. 289–316. Oxford University Press, Oxford.
39. Dicke, M., Van Loon, J.J.A., and De Jong, P.W. (2004). Ecogenomics benefits community ecology. Science, 305, 618–19.
40. Dillon, R.J. (2000). Re-assessment of the role of the insect gut microbiota. Abstracts Book XXIst International Congress of Entomology, 1, 51–5.
41. Douglas, A.E. (1998). Nutritional interactions in insect–microbial symbioses: aphids and their symbiotic bacteria Buchnera. Annual Review of Entomology, 43, 17–37.
42. Dukas, R. (2001). Effects of perceived danger on flower choice by bees. Ecology Letters, 4, 327–33.
43. Ehrlich, P.R., Murphy, D.D., Singer, M.C., Sherwood, C.B., White, R.R., and Brown, I.L. (1980). Extinction, reduction, stability and increase; the responses of checkerspot butterfly (*Euphydryas*) populations to the California drought. Oecologia, 46, 101–5.
44. Feeny, P. (1970). Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. Ecology, 51, 565–81.
45. Feeny, P. (1976). Plant apparency and chemical defense. Recent Advances in Phytochemistry, 10, 1–40.
46. Felton, G.W. and Eichenseer, H. (1999). Herbivore saliva and its effect on plant defense against herbivores and pathogens. In Induced plant defenses against pathogens and herbivores. Biochemistry, ecology and agriculture (ed. A.A. Agrawal, S. Tuzun, and E. Bent), pp. 19–36. APS Press, St Paul.
47. Gange, A.C., Bower, E., and Brown, V.K. (2002). Differential effects of insect herbivory on arbuscular mycorrhizal colonization. Oecologia, 131, 103–12.
48. Gardner, S.M., Hartley, S.E., Davies, A., and Palmer, S.C.F. (1997). Carabid communities on heather moorlands in Northeast Scotland: the consequences of grazing

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

pressure for communituy diversity. Biological Conservation, 81, 175–286.
49. Gaston, K.J. (1994). Rarity. Chapman & Hall, London.
50. Geervliet, J.B.F., Vet, L.E.M., and Dicke, M. (1994). Volatiles from damaged plants as major cues in longrange host-searching by the specialist parasitoid *Cotesia rubecula*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 73, 289–97.
51. Geervliet, J.B.F., Vreugdenhil, A.I., Vet, L.E.M., and Dicke, M. (1998). Learning to discriminate between infochemicals from different plant–host complexes by the parasitoids *Cotesia glomerata* and *C. rubecula* (Hymenoptera: Braconidae). Entomologia Experimentalis et Applicata, 86, 241–52.
52. Gillespie, R.G. and Roderick, G.K. (2002). Arthropods on islands: colonization, speciation, and conservation. Annual Review of Entomology, 47, 595–632.
53. Gomez, J.M. and Gonzalez-Megias, A. (2002). Asymmetrical interactions between ungulates and phytophagous insects: being different matters. Ecology, 83, 203–11.
54. Gouinguene, S., Degen, T., and Turlings, T.C.J. (2001). Variability in herbivore-induced odour emissions among maize cultivars and their wild ancestors (teosinte). Chemoecology, 11, 9–16.
55. Gould, F. (1979). Rapid host range evolution in a population of the phytophagous mite *Tetranychus urticae* Koch. Evolution, 33, 791–802.
56. Haggstrom, H. and Larsson, S. (1995). Slow larval growth on a suboptimal willow results in high predation mortality in the leaf beetle *Galerucella lineola*. Oecologia, 104, 308–15.
57. Hairston, N.G., Smith, F.E., and Slobodkin, L.B. (1960). Community structure, population control, and competition. American Naturalist, 94, 421–5.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

58. Halitschke, R., Gase, K., Hui, D.Q., Schmidt, D.D., and Baldwin, I.T. (2003). Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. VI. Microarray analysis reveals that most herbivore-specific transcriptional changes are mediated by fatty acid-amino acid conjugates. Plant Physiology, 131, 1894–902.
59. Halitschke, R., Ziegler, J., Keinanen, M., and Baldwin, I.T. (2004). Silencing of hydroperoxide lyase and allene oxide synthase reveals substrate and defense signaling crosstalk in *Nicotiana attenuata*. Plant Journal, 40, 35–46.
60. Hamback, P.A. (2001). Direct and indirect effects of herbivory: feeding by spittlebugs affects pollinator visitation rates and seedset of *Rudbeckia hirta*. Ecoscience, 8, 45–50.
61. Hamm, J.J., Styer, E.L., and Lewis, W.J. (1988). A baculovirus pathogenic to the parasitoid *Microplitis* croceipes (Hymenoptera: Braconidae). Journal of Invertebrate Pathology, 52, 189–91.
62. Harmon, J.P., Ives, A.R., Losey, J.E., Olson, A.C., and Rauwald, K.S. (2000). *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae) predation on pea aphids promoted by proximity to dandelions. Oecologia, 125, 543–8.
63. Haukioja, E. and Hakala, T. (1975). Herbivore cycles and periodic outbreaks. Formulation of a general hypothesis. Reports from the Kevo Subarctic Research Station, 12, 1–9.
64. Heidel, A.J. and Baldwin, I.T. (2004). Microarray analysis of salicylic acid- and jasmonic acid-signalling in responses of *Nicotiana attenuata* to attack by insects from multiple feeding guilds. Plant Cell and Environment, 27, 1362–73.
65. Heil, M., Koch, T., Hilpert, A., Fiala, B., Boland, W., and Linsenmair, K.E. (2001). Extrafloral nectar production of the ant-associated plant, *Macaranga tanarius*, is an induced, indirect, defensive response elicited by jasmonic

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

acid. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 98, 1083–8.
66. Heil, M. (2004). Induction of two indirect defences benefits Lima bean (*Phaseolus lunatus*, Fabaceae) in nature. Journal of Ecology, 92, 527–36.
67. Herms, D.A. and Mattson, W.J. (1992). The dilemma of plants: to grow or to defend. Quarterly Review of Biology, 67, 283–335.
68. Hermsmeier, D., Schittko, U., and Baldwin, I.T. (2001). Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. I. Large scale changes in the accumulation of growth- and defense-related plant mRNAs. Plant Physiology, 125, 683–700.
69. Hilker, M. and Meiners, T. (2002). Induction of plant responses to oviposition and feeding by herbivorous arthropods: a comparison. Entomologia Experimentalis et Applicata, 104, 181–92.
70. Ho¨ ller, C., Micha, S.G., Schulz, S., Francke, W., and Pickett, J.A. (1994). Enemy-induced dispersal in a parasitic wasp. Experientia, 50, 182–5.
71. Holt, R.D. and Lawton, J.H. (1994). The ecological consequences of shared natural enemies. Annual Review of Ecology and Systematics, 25, 495–520.
72. Holt, R.D. (2000). Trophic cascades in terrestrial ecosystems. Reflections on Polis et al. Trends in Ecology and Evolution, 15, 444–5.
73. Hunter, M.D. and Price, P.W. (1992). Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. Ecology, 73, 724–32.
74. Jermy, T. (1988). Can predation lead to narrow food specialization in phytophagous insects? Ecology, 69, 902–4.
75. Jones, C.G. (1984). Microorganisms as mediators of plant resource exploitation by insect herbivores. In A new

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

ecology. Novel approaches to interactive systems (ed. P.W. Price, C.N. Slobodchikoff, and W.S. Gaud), pp. 53–99. Wiley, New York.
76. Jones, C.G., Ostfeld, R.S., Richard, M.P., Schauber, E.M., and Wolff, J.O. (1998). Chain reactions linking acorns to gypsy moth outbreaks and Lyme disease risk. Science, 279, 1023–6.
77. Kahl, J., Siemens, D.H., Aerts, R.J., Ga¨bler, R., Ku¨hnemann, F., Preston, C.A., et al. (2000). Herbivore induced ethylene suppresses a direct defense but not a putative indirect defense against an adapted herbivore. Planta, 210, 336–42.
78. Karban, R., Agrawal, A.A., and Mangel, M. (1997). The benefits of induced defenses against herbivores. Ecology, 78, 1351–5.
79. Kareiva, P. and Sahakian, R. (1990). Tritrophic effects of a simple architectural mutation in pea plants. Nature, 345, 433–4.
80. Kessler, A. and Baldwin, I.T. (2002). Plant responses to insect herbivory: the emerging molecular analysis. Annual Review of Plant Biology, 53, 299–328.
81. Kessler, A., Halitschke, R., and Baldwin, I.T. (2004). Silencing the jasmonate cascade: induced plant defenses and insect populations. Science, 305, 665–8.
82. Koptur, S. (1992). Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. In Insect–plant interactions, Vol. 4 (ed. E.A. Bernays), pp. 81–129. CRC Press, Boca Raton.
83. Krebs, J.R. and Kacelnik, A. (1991). Decision making. In Behavioural ecology: an evolutionary approach (ed. J.R. Krebs and N.B. Davies), pp. 105–36. Blackwell Scientific, Oxford.
84. Krischik, V.A., Barbosa, P., and Reichelderfer, C.F. (1988). Three trophic level interactions: allelochemicals, *Manduca sexta* (L.), and *Bacillus thuringiensis* var. kurstaki Berliner. Environmental Entomology, 17, 476–82.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

85. Kruess, A. and Tscharntke, T. (2000). Species richness and parasitism in a fragmented landscape: experiments and field studies with insects on *Vicia sepium*. Oecologia, 122, 129–37.
86. Landolt, P.J. (1993). Effects of host plant leaf damage on cabbage looper moth attraction and oviposition. Entomologia Experimentalis et Applicata, 67, 79–85.
87. Lawton, J.H. and Schro¨der, D. (1977). Effect of plant type, size of geographical range and taxonomic isolation on number of insect species associated with British plants. Nature, 265, 137–40.
88. Lawton, J.H., Lewinsohn, T.M., and Compton, S.G. (1993). Patterns of diversity for insect herbivores on bracken. In Species diversity in ecological communities (ed. R.E. Ricklefs and D. Schluter), pp. 178–84. University of Chicago Press, Chicago.
89. Lou, Y.G. and Baldwin, I.T. (2004). Nitrogen supply influences herbivore-induced direct and indirect defenses and transcriptional responses to *Nicotiana attenuata*. Plant Physiology, 135, 496–506.
90. Louda, S.M. and Potvin, M.A. (1995). Effect of inflorescence feeding insects on the demography and lifetime fitness of a native plant. Ecology, 76, 229–45.
91. Louda, S.M. and Rodman, J.E. (1996). Insect herbivory as a major factor in the shade distribution of a native crucifer (*Cardamine cordifolia* A. Gray, bittercress). Journal of Ecology, 84, 229–37.
92. Luck, R.F. and Podoler, H. (1985). Competitive exclusion of *Aphytis lingnanensis* by *A. melinus*: potential role of host size. Ecology, 66, 904–13.
93. Mantyla, E., Klemola, T., and Haukioja, E. (2004). Attraction of willow warblers to sawfly-damaged mountain birches: novel function of inducible plant defences? Ecology Letters, 7, 915–18.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

94. Maron, J.L. and Gardner, S.N. (2000). Consumer pressure, seed versus safe-site limitation, and plant population dynamics. Oecologia, 124, 260–9.
95. Marquis, R.J. and Whelan, C.J. (1994). Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insects. Ecology, 75, 2007–14.
96. Mayhew, P.J. (2001). Herbivore host choice and optimal bad motherhood. Trends in Ecology and Evolution, 16, 165–7.
97. McCann, K.S., Hastings, A., and Huxel, G.R. (1998). Weak trophic interactions and the balance of nature. Nature, 395, 794–8.
98. McConn, M., Creelman, R.A., Bell, E., Mullet, J.E., and Browse, J. (1997). Jasmonate is essential for insect defense in Arabidopsis. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 94, 5473–7.
99. McIntosh, A.R. and Townsend, C.R. (1996). Interactions between fish, grazing invertebrates and algae in a New Zealand stream: a trophic cascade mediated by fish induced changes to grazer behaviour? Oecologia, 108, 174–81.
100. Memmott, J. (1999). The structure of a plant– pollinator food web. Ecology Letters, 2, 276–80.
101. Memmott, J., Fowler, S.V., Paynter,Q., Sheppard,A.W., and Syrett, P. (2000). The invertebrate fauna on broom, *Cytisus scoparius*, in two native and two exotic habitats. Acta Oecologca, 21, 213–22.
102. Mitchell-Olds, T. (2001). *Arabidopsis thaliana* and its wild relatives: a model system for ecology and evolution. Trends in Ecology and Evolution, 16, 693–700.
103. Moran, N.A. and Whitham, T.G. (1990). Interspecific competition between root-feeding and leaf-galling aphids mediated by host-plant resistance. Ecology, 7, 1050–8.
104. Muller, C.B. and Godfray, H.C.J. (1997). Apparent competition between two aphid species. Journal of Animal Ecology, 66, 57–64.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

105. Muller, C.B., Adriaanse, I.C.T., Belshaw, R., and Godfray, H.C.J. (1999). The structure of an aphid– parasitoid community. Journal of Animal Ecology, 68, 346–70.
106. Musser, R.O., Hum-Musser, S.M., Eichenseer, H., Peiffer, M., Ervin, G., Murphy, J.B., et al. (2002). Caterpillar saliva beats plant defences—a new weapon emerges in the evolutionary arms race between plants and herbivores. Nature, 416, 599–600.
107. Ohsaki, N. and Sato, Y. (1994). Food plant choice of Pieris butterflies as a trade-off between parasitoid avoidance and quality of plants. Ecology, 75, 59–68.
108. Omacini, M., Chaneton, E.J., Ghersa, C.M., and Muller, C.B. (2001). Symbiotic fungal endophytes control insect host–parasite interaction webs. Nature, 409, 78–81.
109. Pace, M.L., Cole, J.J, Carpenter, S.R., and Kitchell, J.F. (1999). Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. Trends in Ecology and Evolution, 14, 483–8.
110. Papaj, D.R. (1986). Shifts in foraging behavior by a *Battus philenor* population: field evidence for switching by individual butterflies. Behavioral Ecology and Sociobiology, 19, 31–9.
111. Paul, N.D., Hatcher, P.E., and Taylor, J.E. (2000). Coping with multiple enemies: an integration of molecular and ecological perspectives. Trends in Plant Science, 5, 220–5.
112. Pieterse, C.M.J. and Van Loon, L.C. (1999). Salicylic acid-independent plant defence pathways. Trends in Plant Science, 4, 52–8.
113. Polis, G.A. (1999). Why are parts of the world green? Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. Oikos, 86, 3–15.
114. Polis, G.A., Sears, A.L.W., Huxel, G.R., Strong, D.R., and Maron, J. (2000). When is a trophic cascade a trophic cascade? Trends in Ecology and Evolution, 15, 473–5.
115. Price, P.W., Bouton, C.E., Gross, P., McPheron, B.A., Thompson, J.N., and Weis, A.E. (1980). Interactions among three trophic levels: influence of plant on

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

interactions between insect herbivores and natural enemies. Annual Review of Ecology and Systematics, 11, 41–65.
116. Price, P.W. (1997). Insect ecology. Academic Press, New York.
117. Prieur-Richard, A.H., Lavorel, S., Linhart, Y.B., and Dos Santos, A. (2002). Plant diversity, herbivory and resistance of a plant community to invasion in Mediterranean annual communities. Oecologia, 130, 96–104.
118. Prokopy, R.J. and Roitberg, B.D. (2001). Joining and avoidance behavior in nonsocial insects. Annual Review of Entomology, 46, 631–65.
119. Rambo, J.L. and Faeth, S.H. (1999). Effect of vertebrate grazing on plant and insect community structure. Conservtion Biology, 13, 1047–54.
120. Raymond, B., Vanbergen, A., Pearce, I., Hartley, S.E., Cory, J.S., and Hails, R.S. (2002). Host plant species can influence the fitness of herbivore pathogens: the winter moth and its nucleopolyhedrovirus. Oecologia, 131, 533–41.
121. Reitz, S.R. and Trumble, J.T. (2002). Competitive displacement among insects and arachnids. Annual Review of Entomology, 47, 435–65.
122. Reymond, P.,Weber,H.,Damond,M., and Farmer, E.E. (2000). Differential gene expression in response to mechanical wounding and insect feeding in Arabidopsis. Plant Cell, 12, 707–19.
123. Reymond, P., Bodenhausen, N., Van Poecke, R.M.P., Krishnamurthy, V., Dicke, M., and Farmer, E.E. (2004). A conserved transcript pattern in response to a specialist and a generalist herbivore. Plant Cell, 16, 3132–47.
124. Ritchie, M.E. and Olff, H. (1999) Herbivore diversity and plant dynamics: compensatory and additive effects. In Herbivores: between plants and predators (ed.H. Olff, V.K. Brown, and R.H. Drent), pp. 175–204. Blackwell Science, Oxford.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

125. Roitberg, B.D., Robertson, I.C., and Tyerman, J.G.A. (1999). Vive la variance: a functional oviposition theory for insect herbivores. Entomologia Experimentalis et Applicata, 91, 187–94.
126. Root, R.B. (1973). Organization of a plant–arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (Brassica oleracea). Ecological Monographs, 43, 95–124.
127. Root, R.B. and Cappuccino, N. (1992). Patterns in population change and the organization of the insect community associated with goldenrod. Ecological Monographs, 62, 393–420.
128. Rostas, M. and Hilker, M. (2003). Indirect interactions between a phytopathogenic and an entomopathogenic fungus. Naturwissenschaften, 90, 63–7.
129. Rott, A.S. and Godfray, H.C.J. (2000). The structure of a leafminer–parasitoid community. Journal of Animal Ecology, 69, 274–89.
130. Ruhren, S. and Handel, S.N. (1999). Jumping spiders (Salticidae) enhance the seed production of a plant with extrafloral nectaries. Oecologia, 119, 227–30.
131. Schmitz, O.J., Hamback, P.A., and Beckerman, A.P. (2000). Trophic cascades in terrestrial systems: a review of the effects of carnivore removals on plants. American Naturalist, 155, 141–53.
132. Schoonhoven, L.M. (1990). Host-marking pheromones in Lepidoptera, with special reference to two *Pieris* spp. Journal of Chemical Ecology, 16, 3043–52.
133. Schultz, J.C. (1988). Many factors influence the evolution of herbivore diets, but plant chemistry is central. Ecology, 69, 896–7.
134. Schu¨ tte, C., Van Baarlen, P., Dijkman, H., and Dicke, M. (1998). Change in foraging behavior of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis* after exposure to dead conspecifics and their products. Entomologia Experimentalis et Applicata, 88, 295–300.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

135. Shiojiri, K., Takabayashi, J., Yano, S., and Takafuji, A. (2001). Infochemically mediated tritrophic interaction webs on cabbage plants. Population Ecology, 43, 23–9.
136. Shiojiri, K., Takabayashi, J., Yano, S., and Takafuji, A. (2002). Oviposition preferences of herbivores are affected by tritrophic interaction webs. Ecology Letters, 5, 186–92.
137. Simberloff, D.S.andWilson, E.O. (1969).Experimental zoogeography of islands: the colonization of empty islands. Ecology, 50, 278–96.
138. Snyder, W.E. and Wise, D.H. (2000). Antipredator behavior of spotted cucumber beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) in response to predators that pose varying risks. Environmental Entomology, 29, 35–42.
139. Southwood, T.R.E., Moran, V.C., and Kennedy, C.E.J. (1982). The richness, abundance and biomass of the arthropod communities on trees. Journal of Animal Ecology, 51, 635–6.
140. Speight, M.R., Hunter, M.D., and Watt, A.D. (1999). Ecology of insects. Concepts and applications. Blackwell Science, Oxford.
141. Stanforth, L.M., Louda, S.M., and Bevill, R.L. (1997). Insect herbivory on juveniles of a threatened plant, *Cirsium pitcheri*, in relation to plant size, density and distribution. Ecoscience, 4, 57–66.
142. Stapley, L. (1998). The interaction of thorns and symbiotic ants as an effective defence mechanism of swollen-thorn acacias. Oecologia, 115, 401–5.
143. Steffan-Dewenter, I. and Tscharntke, T. (1999). Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. Oecologia, 121, 432–40.
144. Stephens, D.W. and Krebs, J.R. (1986). Foraging theory. Princeton University Press, Princeton.
145. Stotz, H.U., Pittgendrigh, B.R., Kroymann, J., Weniger, K., Fritsche, J., Bauke, A., et al. (2000). Induced plant defense responses against chewing insects. Ethylene signaling reduces resistance of Arabidopsis against Egyptian cotton

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

worm but not diamondback moth. Plant Physiology, 124, 1007–17.
146. Stouthamer, R., Breeuwer, J.A.J., and Hurst, G.D.D. (1999). *Wolbachia pipientis*: microbial manipulator of arthropod reproduction. Annual Review of Microbiology, 53, 71–102.
147. Strauss, S.Y. (1997). Floral characters link herbivores, pollinators, and plant fitness. Ecology, 78, 1640–5.
148. Strong, D.R., Lawton, J.H., and Southwood, T.R.E. (1984). Insects on plants: community patterns and mechanisms. Harvard University Press, Cambridge, MA.
149. Strong, D.R. (1992). Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. Ecology, 73, 747–54.
150. Tattersall, D.B., Bak, S., Jones, P.R., Olsen, C.E., Nielsen, J.K., Hansen, M.L., et al. (2001). Resistance to an herbivore through engineered cyanogenic glucoside synthesis. Science, 293, 1826–8.
151. Thaler, J.S., Fidantsef, A.L., Duffey, S.S., and Bostock, R.M. (1999). Trade-offs in plant defense against pathogens and herbivores: a field demonstration of chemical elicitors of induced resistance. Journal of Chemical Ecology, 25, 1597–609.
152. Thaler, J.S. (2002). Effect of jasmonate-induced plant responses on the natural enemies of herbivores. Journal of Animal Ecology, 71, 141–1.
153. Thaler, J.S., Stout, M.J., Karban, R., and Duffey, S.S. (2001). Jasmonate-mediated induced plant resistance affects a community of herbivores. Ecological Entomology, 26, 312–24.
154. Thibout, E., Guillot, J.F., Ferary, S., Limouzin, P., and Auger, J. (1995). Origin and identification of bacteria which produce kairomones in the frass of *Acrolepiopsis assectella* (Lep, Hyponomeutoidea). Experientia, 51, 1073–5.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

155. Thies, C. and Tscharntke, T. (1999). Landscape structure and biological control in agroecosystems. Science, 285, 893–5.
156. Thomas, C.D. (1986). Butterfly larvae reduce host plant survival in vicinity of alternative host species. Oecologia, 70, 113–17.
157. Thomas, J. and Lewington, R. (1991). The butterflies of Britain and Ireland. Dorling Kindersly, London.
158. Tindall, K.V. and Stout, M.J. (2001). Plant-mediated interactions between the rice water weevil and fall armyworm in rice. Entomologia Experimentalis et Applicata, 101, 9–17.
159. Trumble, J.T., Kolodny-Hirsch, D.M., and Ting, I.P. (1993). Plant compensation for arthropod herbivory. Annual Review of Entomology, 38, 93–119.
160. Tscharntke, T., Vidal, S., and Hawkins, B.A. (2001). Parasitoids of grass-feeding chalcid wasps: a comparison of German and British communities. Oecologia, 129, 445–51.
161. Turlings, T.C.J.,Wa¨ckers, F.L., Vet, L.E.M., Lewis,W.J., and Tumlinson, J.H. (1993). Learning of host-finding cues by hymenopterous parasitoids. In Insect learning: ecological and evolutionary perspectives (ed. D.R. Papaj and A.C. Lewis), pp. 51–78. Chapman & Hall, New York.
162. Turlings, T.C.J., Loughrin, J.H., McCall, P.J., Rose, U.S.R., Lewis, W.J., and Tumlinson, J.H. (1995). How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 92, 4169–74.
163. Underwood, N. (1999). The influence of plant and herbivore characteristics on the interaction between induced resistance and herbivore population dynamics. American Naturalist, 153, 282–94.
164. Van Dam, N.M. and Baldwin, I.T. (1998). Costs of jasmonate-induced responses in plants competing for limited resources. Ecology Letters, 1, 30–3.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

165. Van der Meijden, E., Wijn, M., and Verkaar, H.J. (1988). Defence and regrowth, alternative plant strategies in the struggle against herbivores. Oikos, 51, 355–63.
166. Van der Putten, W.H., Vet, L.E.M., Harvey, J.H., and Wa¨ckers, F.L. (2001). Linking above- and below-ground multitrophic interactions of plants, herbivores, pathogens, and their antagonists. Trends in Ecology and Evolution, 16, 547–54.
167. Van Loon, J.J.A., De Boer, J.G., and Dicke, M. (2000). Parasitoid–plant mutualism: parasitoid attack of herbivore increases plant reproduction. Entomologia Experimentalis et Applicata, 97, 219–27.
168. Van Loon, J.J.A. and Dicke, M. (2000). Sensory ecology of arthropods utilizing plant infochemicals. In Sensory ecology (ed. F.G. Barth and A. Schmid), pp. 253–70. Springer, Heidelberg.
169. Van Poecke, R.M.P., Posthumus, M.A., and Dicke, M. (2001). Herbivore-induced volatile production by *Arabidopsis thaliana* leads to attraction of the parasitoid *Cotesia rubecula*: chemical, behavioral, and gene-expression analysis. Journal of Chemical Ecology, 27, 1911–28.
170. Van Poecke, R.M.P. and Dicke, M. (2004). Indirect defence of plants against herbivores: using *Arabidopsis thaliana* as a model plant. Plant Biology, 6, 387–401.
171. Van Rijn, P.C.J., Van Houten, Y.M., and Sabelis, M.W. (2002). How plants benefit from providing food to predators even when it is also edible to herbivores. Ecology, 83, 2664–79.
172. Van Tol, R.W.H.M., Van der Sommen, A.T.C., Boff, M.I.C., Van Bezooijen, J., Sabelis, M.W., and Smits, P.H. (2001). Plants protect their roots by alerting the enemies of grubs. Ecology Letters, 4, 292–4.
173. Vet, L.E.M., Wa¨ckers, F.L., and Dicke, M. (1991). How to hunt for hiding hosts: the reliability–detectability problem

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

in foraging parasitoids. Netherlands Journal of Zoology, 41, 202–13.
174. Vet, L.E.M. and Dicke, M. (1992). Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. Annual Review of Entomology, 37, 141–72.
175. Vet, L.E.M., Lewis, W.J., and Carde´, R.T. (1995). Parasitoid foraging and learning. In Chemical ecology of insects (ed. R.T. Carde´ and W.J. Bell), pp. 65–101. Chapman & Hall, New York.
176. Vet, L.E.M. (1996). Parasitoid foraging: the importance of variation in individual behaviour for population dynamics. In Frontiers of population ecology (ed. R.B. Floyd and A.W. Sheppard), pp. 245–56. CSIRO Publishing, Melbourne.
177. Visser, J.H. (1986). Host odor perception in phytophagous insects. Annual Review of Entomology, 31, 121–44.
178. Visser, M.E. and Holleman, L.J.M. (2001). Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences, 268, 289–94.
179. Voelckel, C. and Baldwin, I.T. (2004). Generalist and specialist lepidopteran larvae elicit different transcriptional responses in *Nicotiana attenuata*, which correlate with larval FAC profiles. Ecology Letters, 7,770–5.
180. Vos, M., Moreno Berrocal, S., Karamaouna, F., Hemerik, L., and Vet, L.E.M. (2001). Plant-mediated indirect effects and the persistence of parasitoid– herbivore communities. Ecology Letters, 4, 38–45.
181. Vrieling, K., Smit, W., and Van der Meijden, E. (1991). Tritrophic interactions between aphids (*Aphis jacobaeae* Schrank), ant species, *Tyria jacobaeae* L. and *Senecio jacobaea* L. lead to maintenance of genetic variation in pyrrolizidine alkaloid concentration. Oecologia, 86, 177–82.
182. Wa¨ckers, F.L. and Bezemer, T.M. (2003). Root herbivory induces an above-ground indirect defence. Ecology Letters, 6, 9–12.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

183. Wa¨ckers, F.L., Zuber, D., Wunderlin, R., and Keller, F. (2001). The effect of herbivory on temporal and spatial dynamics of foliar nectar production in cotton and castor. Annals of Botany, 87, 365–70.
184. Walker, M. and Jones, T.H. (2001). Relative roles of top-down and bottom-up forces in terrestrial tritrophic plant–insect herbivore–natural enemy systems. Oikos, 93, 177–87.
185. Walling, L.L. (2000). The myriad plant responses to herbivores. Journal of Plant Growth Regulation, 19, 195–216.
186. Williams, I.S., Jones, T.H., and Hartley, S.E. (2001) The role of resources and natural enemies in determining the distribution of an insect herbivore population. Ecological Entomology, 26, 204–11.
187. Wootton, J.T. (1994). The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. Annual Review of Ecology and Systematics, 25, 443–66.
188. Wratten, S. (1992). Population regulation in insect herbivores—top-down or bottom-up? New Zealand Journal of Ecology, 16, 145–7.
189. Yano, S. (1994). Flower nectar of an autogamous perennial *Rorippa indica* as an indirect defense mechanism against herbivorous insects. Researches on Population Ecology, 36, 63–71.
190. Zamora, R. and Gomez, J.M. (1993). Vertebrate herbivores as predators of insect herbivores: an asymmetrical interaction mediated by size differences. Oikos, 6, 223–8.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

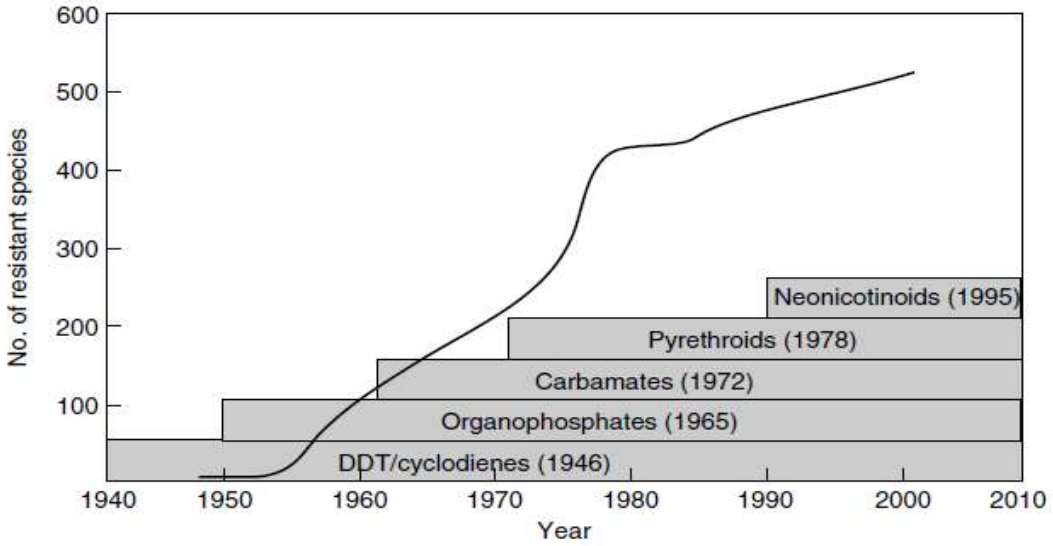
الفصـل الحادي عشر
الصـراع الأبدي بين الحشـرات والنباتات

تمهيد
التسجيلات الحفرية لتداخلات الحشرة – النبات
الاستنواع
التباين الوراثي في تفضيل الحشرات للعائل النباتي
التباين الوراثي في مقاومة النبات للحشرات
الانتخاب والتكيف
نشوء التنوع الحشري
نشوء التخصص للعائل النباتي
النشوء التبادلي للحشرات العاشبة وعوائلها النباتية
الخلاصات
المصادر

تمهيد

للحشرات قدرة مدهشة على التكيف للتغيرات الحاصلة في الظروف البيئية. مثال ذلك، وجد انه منذ إدخال المبيدات الكيميائية في أربعينيات القرن العشرين فإن الحشرات تمكنت من إظهار سلالات مقاومة وبشكل سريع لعدد كبير من مبيدات الحشرات [32]. والتي أصبحت واحدة من المشاكل الخطيرة التي تجابه مصانع مبيدات الحشرات (الشكل 11-1). إن ما سبق يفسر ايضاً سبب تكيف الحشرات لمركبات ايض النبات الثانوية الجديدة [27]. إن قدرة التكيف المدهشة لدى الحشرات العاشبة جاءت ايضاً من سرعة الحشرات العاشبة مثل ذبابة هيشيان أوقافز النبات البني على إظهار أنماط حيوية Biotypes متكيفة لإصابة النباتات أو أصناف المحاصيل المقاومة للحشرات بشدة [103]. أن النباتات هي الأخرى يمكن أن تمر بتغيرات عنيفة خلال عملية النشوء وذلك تحت عمليات انتخاب مصطنعة، مثال ذلك ما يقوم به مربوا النبات. إن التسجيلات الاحفورية أظهرت نشوء أنواع جديدة من النباتات والحشرات خلال مئات ملايين السنين. لذلك ليس من الغريب ان تكون التداخلات بين الحشرات والنبات قد تحورت هي الأخرى خلال عملية الانتخاب الطبيعي. إن الآليات التي تقف وراء نشوء التداخلات بين النباتات والحشرات لم تكن دراستها بالأمر السهل وهي لازالت موضع دراسة ونقاش مستمرين. في عام 1888 كتب Stahl إن عالم الحيوان الذي يحيط بالنباتات يؤثر بعمق ليس فقط بالجوانب المظهرية للنباتات بل يؤثر ايضاً في كيمياء تلك النباتات [52]،وفي عام 1964 قام الباحثان Ehrlich و Raven بوضع مقدمة نظريتهما في نشوء الحشرات والنباتات [43].إن نتائج الشروحات في هذا المجال هي شروحات كثيفة وتحتاج إلى عمليات بحث من جديد لبيان نظريتهما حول كيفية نشوء التداخلات بين الحشرات والنبات. إن مهمة هذا الفصل هو بيان حالات النقاش المستمر المتعلقة بالتخصص والاستنواع ونشوء التداخلات بين الحشرات والنباتات.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل(11-1): مبيدات الحشرات المصنعة بدأ إنتاجها منذ عام 1939 وهي تطوير المبيد DDT. إن أول حالة مقاومة للـ DDT سجلت في عام 1946. وبعد مرور أكثر من 60 سنة فإن عدد الأنواع المقاومة للمبيدات ازداد بسرعة استجابة لتطور ونمو استخدام المبيدات. إن الأعمدة تمثل الفترة التي تم فيها استخدام مجموعة معينة من المبيدات وإن التواريخ الموجودة داخل أقواس تمثل السنوات التي سجلت فيها أول حالة مقاومة لمبيدات تلك المجموعة (عن Denholmوآخرون 2002) (32).

التسجيلات الحفرية لتداخلات الحشرة – النبات

Fossilized records of insect – plant interactions

إن وجه كوكب الأرض قد تغير بشكل عميق وعنيف خلال العصور الماضية (الشكل 11–2). إن أنواع كثيرة جداً من النباتات عارية البذور سيطرت على التنوع الحيوي للنبات حتى العصر الطباشيري المبكر أي قبل 144 مليون سنة. إن أقدم المتحجرات الحشرية والنباتية عرفت منذ ما يقرب من 400 مليون سنة. إن كلا من الحشرات والنباتات بدأت بالتنوع خلال الدهر الوسيط أي قبل 400–140 مليون سنة. إن الحشرات العاشبة اعتمدت طرائق مختلفة في استثمار أو استغلال النباتات الحية كغذاء لها. ومن بين الحشرات التي ارتبطت بالمتحجرات، الـ Plethora كمثال للضرر الذي تسبب عن تغذية مفصليات الارجل (الشكل 11–3) [81]. إن التسجيلات الحشرية اظهرت ان اول ظهور. لمفصليات الأرجل كان في أوائل العصر الديفوني أي قبل 400 مليون سنة مضت وإن هذه المفصليات كانت من متغذيات على السبورات ومن ذوات أجزاء الفم الثاقبة الماصة [80].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

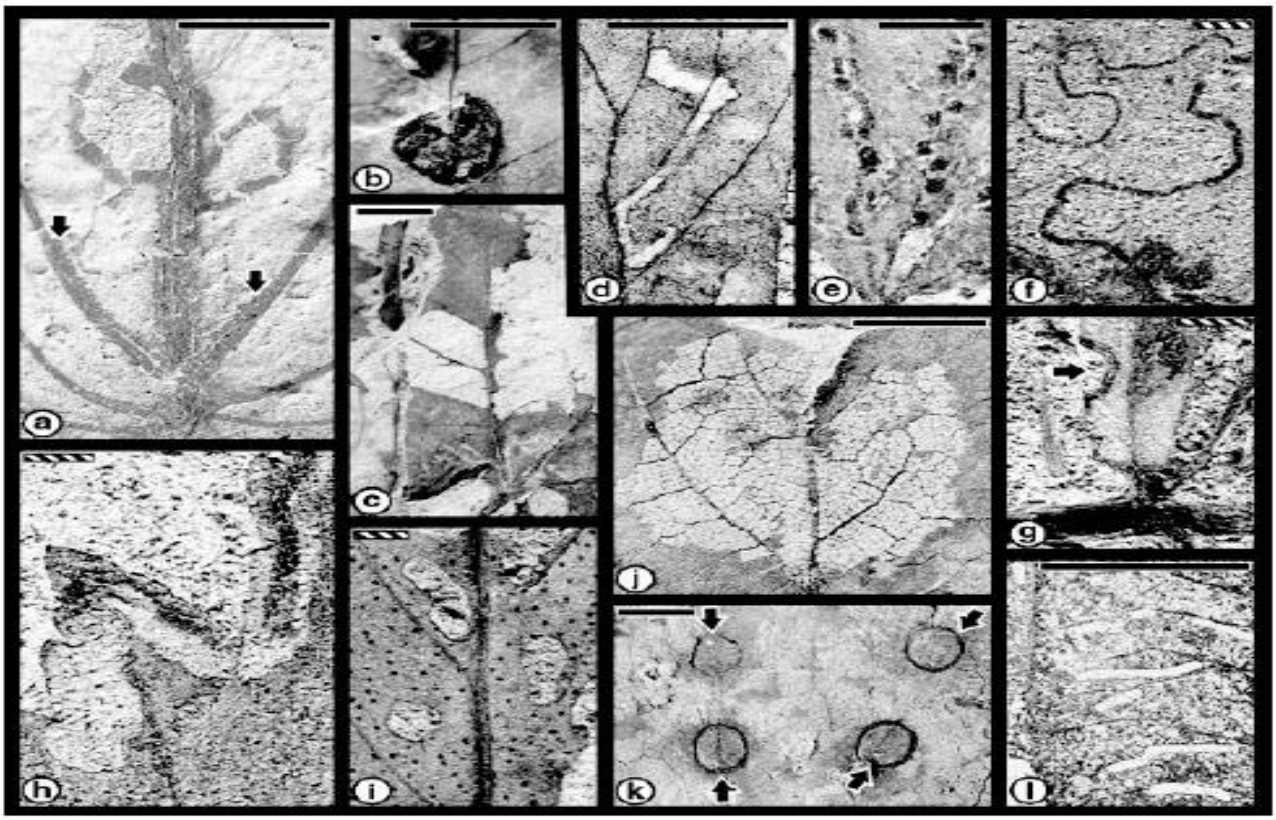


الشكل (11-2): اعادة بناء منظر للغطاء النباتي للعصر الكاربوني المتأخر. إن أشجار الـ Pteridophytic وصلت الى ذروتها في الأرض الغدقة الدافئة لذلك العصر. أما أشجار السرخس العالية فقد وصل ارتفاعها إلى أكثر من 50م حيث ينمو معها سرخسيات عشبية وذيل الحصان. أما النباتات البذرية مثل الصنوبريات (الزاوية اليمنى) فقد نمت لارتفاع 10 م وبجذع قطره 1م. (عن Magdefrau 195.) [87].

أما مفصليات الأرجل خارجية التغذية والصانعة للأورام فقد تم تسجيل وجودها من أواسط العصر البنسلفاني Pennsylvanian أي قبل 310–390 مليون سنة على التوالي. ان المتغذيات الخارجية المسببة أو الصانعة للثقوب أو تلك المعرية لأوارق الشجر Skeletonizer، عرفت من العصر البرماني Permian المبكر أي قبل 290 مليون سنة مضت[80] إن تتابع أساليب التغذية من الثاقب الماص إلى القارض أو الماضغ تم في وقت مبكر فيما جاء أسلوب عمل الأنفاق والاورام في وقت متأخر. إن النباتات الأولى التي ظهرت على الأرض هي أقدم من أوائل الحشرات التي ظهرت على الأرض وإن المجموعة الأكبر من النباتات من مغطاة البذور ظهرت في العصر الطباشيري Cretaceous وذلك عندما كانت الحشرات موجودة بوفرة [81]. وإن الفترة التي حدث فيها التداخل بين أنواع الحشرات وأنواع النباتات من مغطاة البذور كانت في العصر الطباشيري، وقد نالت هذه الفقرة حضها من الشرح والتوضيح وذلك لما تلعبه من دور في تحديد فيما إذا كانت النباتات قد شجعت أو سرعت من عملية نشوء

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الحشرات. إن الانتشار الواسع لرتب الحشرات العاشبة خاصة حرشفية الأجنحة وغمدية الأجنحة (Chrysomelidae و Curculionidae) ورتبة ذات الجناحين (Agromyzidae و Cecidomyidae) ورتبة غشائية الأجنحة (Cynipidae) هذه الرتب وجدت بعد تشعب وانتشار النباتات من مغطاة البذور [121]. وهذا يعني أن ظهور ونشوء النباتات الزهرية سرع من عملية نشوء تلك المجاميع الحشرية.

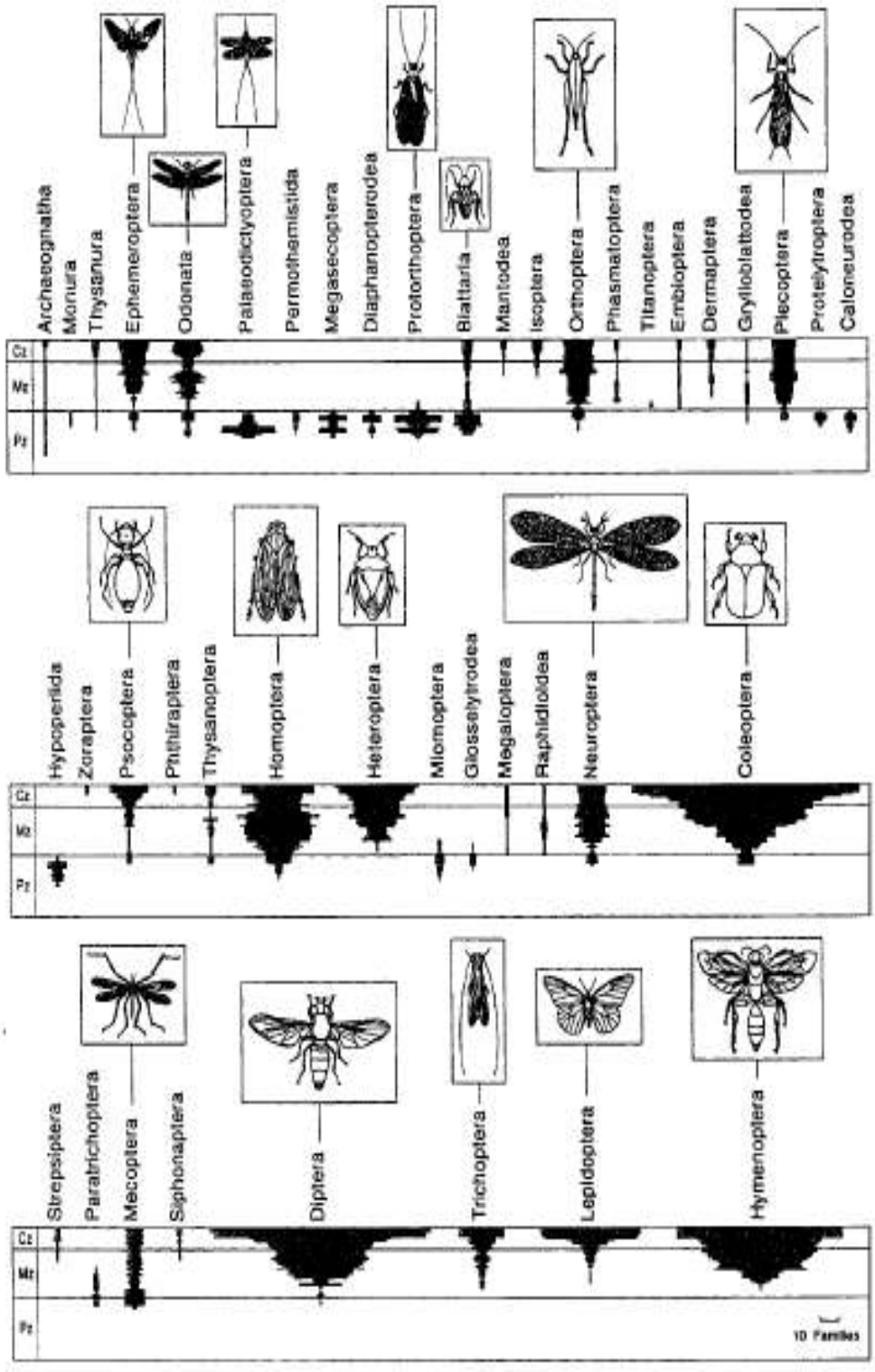


الشكل(11-3): طيف علاقات النبات – الحشرة من حوض Williston في الجنوب الغربي لداكوتا الشمالية. العلاقات تتراوح من العصر الباليوسيني Paleocene المبكر عند أعلى اليسار وتستمر لغاية أقدم العلاقات في العصر الطباشيري المتأخر في الجهة اليمنى السفلى.(a) نفقين خطيين مع أماكن وضع البيض (الأسهم)،يعقبها التعريق ثانوي وأولي وتنتهي بغرفة تعذير كبيرة على النبات *Paranymphaea crassifolia* ذو الفلقتين.(b) ورم مفرد على عرق رئيس لنبات الـ *Cercidiphyllum genetrix* من عائلة Cercideiphyllacea.(C) ضرر كائن حر التغذية على الجنار *Platanus raynoldsi*.(d) ورقة غازهيكلية.(e) أورام متعددة على *Trochodendroides nebracenii* (f) الطور الابتدائي لنفق افعواني على نبات *Marmathia pesrsnii*. (g) حافة مستدقة الطرف نتيجة التغذية (أسهم) على الـ *Metasquoia* sp. (h) نفق أفعواني يعود لناخرة حرشفية من Nepticulidae على نبات ورد على نبات *Erlingdorfia montana*.(k) حشرة قشرية كبيرة على العرق الرئيس لـ *E.montana* (i) ثقوب تغذية ضيقة على جنس غير مشخص لعائلة Plataceae (عن Labandeira وآخرون، 2002) [32].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

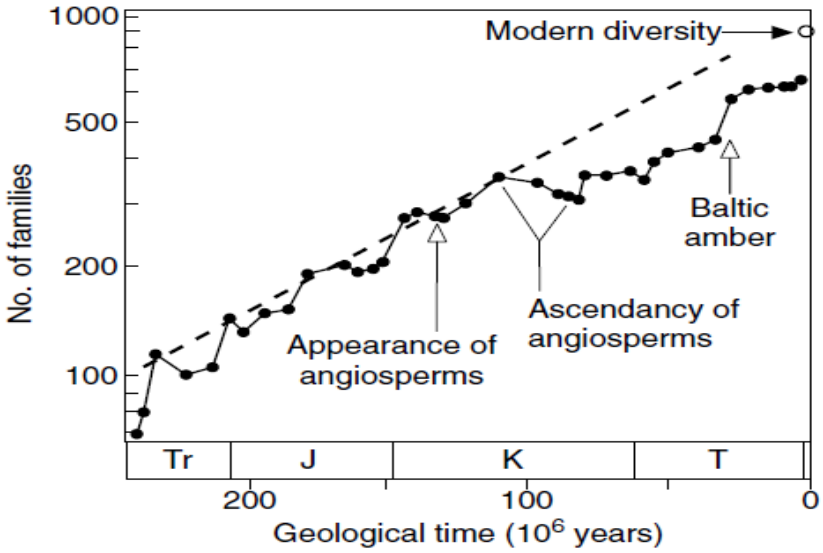
معلومات احفورية أخرى أظهرت أن زيادة عدد العائلات والرتب الحشرية للعديد من الحشرات الحديثة بدأ قبل ما يقارب من 250 مليون سنة من الآن، وحوالي 100 مليون سنة قبل ظهور وانتشار وسيادة النباتات من مغطاة البذور قبل 66–144 مليون سنة (1) أن ما سبق يدعم فرضية ان تنوع الحشرات اثر في تنوع النباتات البذرية (الشكل 11–4) يوضح ان زيادة عائلات غمدية وحرشفية الأجنحة وذات الجناحين حدث في العصر الوسيط الأعلى Upper Mesozoic، وهذا يتوافق مع ظهور النباتات الزهرية والتي عملت بدورها على زيادة أعداد هذه المجاميع الحشرية. إن التأثيرات السابقة (أي زيادة أعداد العائلات) لم تسجل في حشرات رتبة مستقيمة الأجنحة Orthoptera ومتشابهة الأجنحة Homoptera ومختلفة الأجنحة Heteroptera. في دراسة تحليلية قام بها الباحثان Lebandeira و Sepkoski لعدد العائلات الحشرية خلال الزمن توصلا إلى ان ظهور وارتقاء أو تطور النباتات من مغطاة البذور يتوافق مع بطيء تنوع أو زيادة أعداد العائلات الحشرية وليس مع تسريع عملية زيادة أعداد العائلات الحشرية (الشكل 11–5) [81]. إن زيادة أعداد العائلات الحشرية لا يعني بالضرورة زيادة أعداد الأنواع الحشرية ايضاً. إن المعلومات الاحفورية الحديثة تظهر عدم وجود توافق زمني بين نشوء النباتات العليا وبين مراتب الحشرات وقد يرجع ذلك إلى المستوى العالي للتكامل بين تلك الملاحظات. إن مستوى العائلة قد لا يكون هو المستوى المناسب لتلك التحليلات. والذي يدعم ذلك البحث في التداخلات بين خنافس الـ Chrysomelids من الجنس *Blepharida* وعوائلها النباتية من عائلة Burseraceae. هذه الدارسة أظهرت ان الدفاعات النباتية ودفاعات الخنافس المضادة تشترك في هذا التزامن لأكثر من 112 مليون سنة الأخيرة، وذلك خلال معظم الدهر الذي نشأت فيه النباتات من مغطاة البذور [7].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل(11-4): مخطط يوضح تنوع العائلات الحشرية في المتحجرات مع رتب الحشرات في مراحل طبقات الـ Phanerzoic.إن أعمدة القياس تظهر في الزاوية اليمنى السفلى. Paleozoic (Pz) (Mz) Mesozoic (Cz) Czenoic. إن مغطاة البذور ظهرت تقريباً في الثلث الثاني من عصر الـ Mesozoic (عن Labandeira وSepkoski، 1993).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل (11-5): زيادة أعداد العائلات الحشرية من العصر الترياسي Triassic إلى الوقت الحاضر، الخط المتقطع يوضح التنوع الآسي المحتمل بدءاً من العصر الترياسي (عن Labandeira وSepkoski، 1993) [81].

الاستنواع Speciation

الحشرات هي المجموعة الأكثر تنوعاً من بين الكائنات الحية متعددة الخلايا. وهي بذلك تشكل المكون الرئيس للتنوع الحيوي Biodiversity.إن أصل الأنواع الحيوية (الأنواع المعزولة تكاثرياً) قد تم ايضاحها بشكل واسع منذ أن طبع داروين كتابه المعروف (أصل الأنواع) [30] كذلك فإن أصل النوع الحشري وتخصصه قد تم دراسته بشكل مكثف في القرن العشرين، مع الأخذ بنظر الاعتبار التداخلات المتبادلة بين الحشرات والنباتات خلال عملية النشوء [43 و74 و123]. إن تاريخ نظرية أصل الأنواع عامة وأصل الأنواع الحشرية خاصة قد تمت مراجعته بشكل ممتاز من قبل الباحث Schilthuizen. إن معظم الأنواع الحشرية العاشبة هي أنواع متخصصة وحتى تلك الأنواع التي تعتبر أنواع عامة التغذية [51]. إن الاستنواع من الناحية الكلاسيكية يحدث بعدم التواطن Allopatrically. مثال ذلك وجد أن المجاميع السكانية المعزولة جغرافياً لا تستطيع تبادل الجينات. وبعد نقاش علمي طويل أصبح واضحاً أن الاستنواع يمكن أن يحدث بالتواطن Sympatrically [11] وأن الحشرات العاشبة أظهرت أول حالة تم توثيقها جيداً في هذا المجال وذلك خلال البحث الذي أجراه Bush وآخرون على ذبابة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

التفاح *Rhagoletis pomonella* التي تنمو عادة في ثمار الزعرور. اما التفاح فقد دخل في وجبتها الغذائية لاحقاً. وإن الذباب الذي فضل وضع بيضه في ثمار التفاح تزاوج ايضاً على أشجار التفاح، بينما الذباب الذي فضل وضع البيض في ثمار الزعرور تزاوج مع الذباب الموجود على الزعرور. هذه الظاهرة سميت بالتزاوج المتناسق Assortative Mating. كذلك فإن تواريخ الحياة امتازت بما يعرف بعدم التزامن Allochromy ونتيجة لما سبق فإن تفضيل الزعرور في مجموعة سكانية صغيرة من سكان المجتمع الأصلي ينتج عنه انعزال تنازلي والذي يشجع عملية الاستنواع المتواطن Sympatric Speciation. امثلة أخرى عديدة مشابهة لما سبق تم تسجيلها في العديد من أنواع الحشرات العاشبة مثل خنافس Chrysomelids [10] والمنْ [21] وعث الـ *Erminc* الصغير [95]، ونتيجة ذلك فإن نظرية الاستنواع المتواطن اصبحت اليوم مقبولة وان الاستنواع المتواطن يحدث عندما ينمو نوع جديد من الأنواع الأبوية، وذلك في مدى المساحة التي تنتشر فيها أفراد الأنواع الأبوية. بينما في الاستنواع غير المتواطن النقي فإن سريان الجين بين السكان يتم اعاقته بواسطة العديد من الحواجز الخارجية بينما في الاستنواع المتواطن النقي فان سريان الجين قد يستمر لعدد من الأجيال بعد انفصال السكان. إن الاستنواع غر المتواطن Allopatric يعمل على مساحة جغرافية أكبر من تلك التي يعمل عليها الاستنواع المتواطن. والذي ينتج عنه استنواع فسيفسائي أو موزايكي Mosaic وفيه تكون الأنواع الجديدة قريبة من المجموعة السكانية الأصلية.ولمزيد من التوضيح سيتم مناقشة الاستنواع من خلال ما يأتي:-

اولاً) العزل التكاثري Reproductive isolation:- إن ظهور أنواع جديدة من اباء الانواع Parental Species هو آمر محتمل عند وجود حواجز تمنع او تحدد من سريان الجين بين مجموعتين من السكان. فيما يأتي شرح لبعض الحواجز التي وجدت في الحشرات العاشبة. والتي قد تسبب انعزال تكاثري قبل عملية التزاوج Premating Reproductive Isolation او انعزال تكاثري بعد التزاوج Postmating Reproductive Isolation. وفيما يأتي عرض لهذه الحواجز:-

1-) الحواجز المكانية Spatial barriers:- إن من أكثر الحواجز وضوحاً لمنع سريان الجين هو العزل الجغرافي للسكان بواسطة السلاسل الجبلية والبحار والأنهار والصحارى... الخ. إن كفاءة أي من الحواجز السابقة يعتمد بشكل كبير على قابلية الانتشار لدى الحشرات. فالأنواع ذات نمط الحياة المستقر أو الثابت تتحرك لمسافات قصيرة وبذلك تكون مناسبة للانعزال الجيد والفعال. هذا الانعزال يتضح من خلال الاختلاف الوراثي الموجود بين مجاميعها السكانية. مثال ذلك وجد أن الخنفساء *Oreina cacalia* و*O. globosa* من الـ Chrysomelids وهما من الخنافس متعددة العوائل الغذائية على النبات Petasites و Senecio والـ Adenostyles من عائلة Asteraceae أظهرت تباين أو انفراج وراثي وذلك باستخدام طرائق الـ Electrophoretic أو الهجرة الكهربائية في تقدير درجة الانفراج أو الابتعاد الوراثي بين سكان الخنافس والمنفصلة عن بعضها بمسافات تتراوح ما بين 40 -250 كم في سويسرا وألمانيا [40]. والمدهش في الامر وجد أن هناك عزل مكاني بين المجاميع السكانية للخنافس التي تبتعد عن بعضها ما بين 10م إلى بضعة مئات من الأمتار. في الدنمارك وجد أن توزيع جينات المقاومة (R.genes) بين سكان الخنفساء البرغوثية *Pyllotreta nemorum* جعل من تركيبة سكانها من القوة بحيث مكنت الخنافس من التغذية على سلالة معينة من نبات الـ *Barbarea vulgaris* من العائلة الصليبية، فيما ماتت الخنافس التي تفتقر إلى جينات المقاومة عند التغذية على النبات[31]. إن الحشرات غير المنتشرة أو المستقرة مثل الحشرات القشرية وحيدة العائل الغذائي أو ناخرات الأوراق وصانعات الأورام والتي تعيش على الأشجار وجد انها تمثل مجموعات سكانية صغيرة تسمى ثلة أو Deme تختلف وراثياً بشكل كبير على الشجرة المفردة الواحدة. ان الحشرات المنقولة من شجرة إلى أخرى من نفس النوع يكون أدائها ضعيفاً على الشجرة الجديدة مقارنة بأداء نفس النوع الحشري عند نقله على أجزاء أخرى من نفس الشجرة. إن ما سبق يمكن شرحه بالاعتماد على حقيقة ان هذه الحشرات يمكن ان تعيش لمئات الأجيال على نفس الشجرة، وعليه فإن الاختلاف في

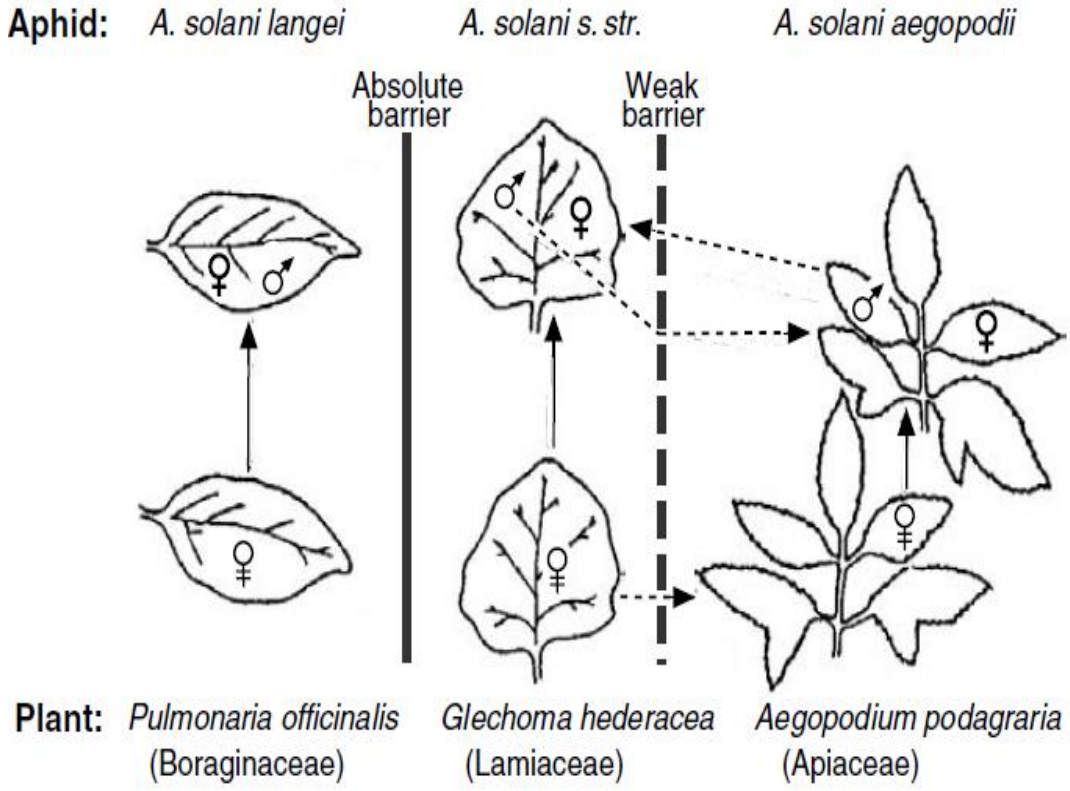
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الكيميائيات النباتية والبيئات الدقيقة Microhabtat بين أشجار نفس النوع يمكن ان تعمل كقوى انتخابية ينتج عنها اختلافات جينية بين ثلل الحشرات أوالـ Demes [98].

2-) الحواجز السلوكية Behavioural barriers:- إن اختلاف الحشرات العاشبة في تفضيلها للعوائل الغذائية وفي أماكن وضع البيض أدى إلى حدوث انعزال فعال ومؤثر. لذلك فإن هذا الانعزال يوفر الفرصة لحدوث الاستنواع المتواطن Sympatric Speciation. وفي مثل هذه الحالة فإن سريان الجين يغيب تماماً بين المجاميع السكانية الموجودة من النوع الحشري ذات المدى الضيق أو المحدود من التخصص على أنواع مختلفة من العوائل النباتية. مثال ذلك وجد ان بالغات ذبابة التفاح *Rhagoletis pomonella* تنجذب إلى مركبات كيميائية معينة توجد في التفاح. فيما نوع اخر قريب هو الـ *R.mendax* ينجذب إلى كيميائيات أخرى مختلفة توجد في ثمار الكرز نوع Blueberry [5]. وذلك بالرغم من سهولة كلا النوعين في المختبر. ان التحليل الوراثي اظهر انه تحت تهجين الظروف الطبيعية لا يوجد سريان للجين بين النوعين وذلك لان التزاوج في كل نوع يحدث على عوائله الغذائية فقط [20 و47 و48]. حالة مشابهة أخرى وجدت في المنْ *S.str*, *Aulacorthum solani*، هذه السلالة من المنْ متعددة العوائل الغذائية ولكنها تتجنب التغذية على نبات *Pulmonaria officinalis*، هذه السلالة ترفض التهجين في الطبيعة مع سلالة المنْ *A.solani langei* التي تعيش كسلالة وحيدة العائل على نبات الـ *Pulmonaria officinalis*. إن كلا النوعين يمكن الفصل بينهما عن طريق العائل النباتي. نويع اخر هو*A.s. aegopodii* يتغذى فقط على نبات *Aegopodium podagaria* هذا النويع يمكن تهجينه احياناً مع النويع *A.solani S. Str.* (الشكل 11-6) [100]. أنماط أو أشكال أخرى من الحواجز السلوكية وجدت بين السكان، مثال ذلك الاختلافات الموجودة في مكونات الفيرومونات الجنسية بين مجموتين من سكان حفار الذرة الأوربي *Ostrinia nubilalis* المجموعة السكانية الأولى موجودة في أمريكا الشمالية [79] والمجموعة السكانية الثانية في فرنسا [105]. حيث وجد ان المجموعة الفرنسية تحوي سلالات على العوائل النباتية المختلفة هذه السلالات تختلف في تركيبه

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

فيروناتها الجنسية مما يمنع حدوث انجذاب سلالة معينة لفيرمون سلالة أخرى [105] مما يتسبب ذلك في حدوث عزل بين السلالات. حاجز سلوكي اخر تم تسجيله في قافزات النبات من رتبة نصفية الأجنحة Hemiptera، هذا الحاجز يعتمد على تباين السلالات والنويعات لقافز النبات في تمييز الاشارات الصوتية الخاصة بعملية التزاوج.



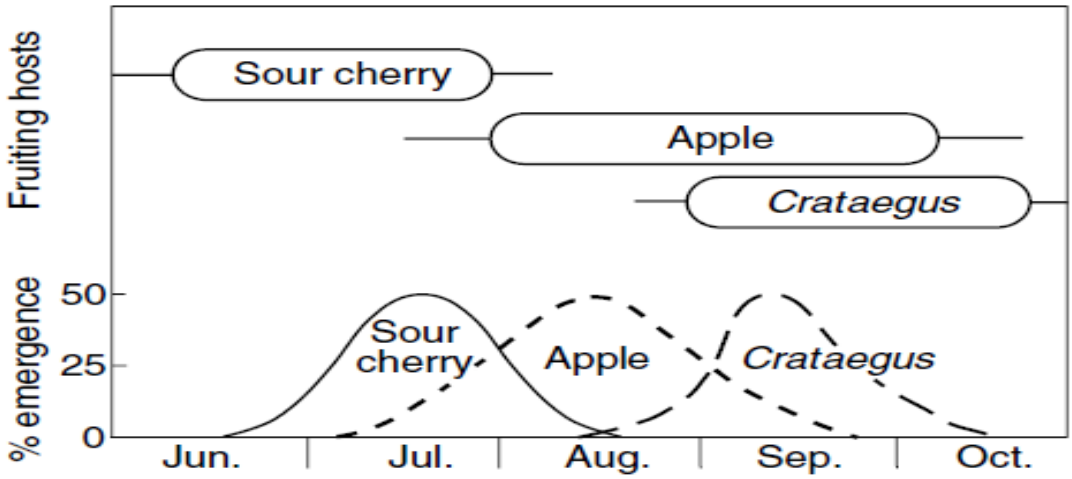
الشكل (11-6): حواجز العزل قبل التزاوج لحشرة المنْ *Aulacorthum* ذات قوى مختلفة بسبب التفضيل القوي للعوائل النباتية (عن Muller، 1985) [100].

ليست الحشرات فقط هي الكائنات الوحيدة التي تنتج المعلومات الكيميائية Infochemicals، إذ وجد ان النباتات المستحثة بواسطة العاشبات يمكن أن تنتج إشارات او روائح تتوسط عملية الانعزال التكاثري. حيث وجد ان يرقات زنبور الأورام من عائلة Cynipidae المعروف بالاسم *Antistrophus rufus* تتغذى داخل أورام السيقان المزهرة لنباتات البراري المعمرة من عائلة Asteraceae ومنها نباتات النوعين *Silphium laciniatum* و*S. terebinthinaceum*. حيث أظهرت دراسات الـ Allozymes إن المجموعة السكانية للزنبور على نوعي النبات كانت منعزلة تكاثرياً

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

وإن أبخرة النبات التربينية المستحثة بواسطة تغذية الزنابير تدخلت في عملية العزل من خلال تأثيرها في تحديد موقع الأنثى من قبل الذكور [129].

3-) عدم التزامن في تاريخ الحياة Allochrony in life history:- إن عدم توافق فترات أو بعض أجزاء فترات حياة الحشرات خاصة فترات التزاوج قد تكون سبباً في العزل التكاثري. مثال ذلك وجد أن معقد النوع *Enchenopa binotata* من عائلة Membracidae في أمريكا الشمالية هذا النوع يتكون من تسعة أنواع متواطنة متخصصة بالتعايش سوية على الأشجار الا أن عدم تزامن تواريخ حياتها على تلك الأشجار يعد عامل رئيس في إدامة العزل التناسلي بين أنواع ذلك المعقد وإن عدم التوافق في فترات التزاوج كان عاملاً مهماً في تنوع ذلك المعقد (الشكل 11-7).



الشكل(11-7): شكل يمثل بزوغ البالغة على ثلاثة سلالات من العائل لحشرة ذبابة التفاح *Rhagoletis pomonella* في ولاية Wisconsin ووقت الأثمار في العائل. وأن التحول الأخير من نبات الزعرور Crataegus إلى التفاح حدث بعد إدخال التفاح إلى أمريكا قبل 150 سنة (عن Bush، 1975) [19].

إن شكل أو نموذج سلالات ذبابة التفاح المتداخلة جزئياً هذا التداخل أثر بقوة في خفض التزاوج بين السلالات [19] والسؤال هنا فيما إذا كان عدم التزامن هو السبب أوانه نتيجة لعملية الاستنواع.

4-) عدم توافق الهجين Hybrid incompatibility:- إن المجاميع السكانية المختلفة للنوع الواحد قد تختلف وراثياً إلى حد ما بحيث تكون بويضات الهجن غير فعالة. مثال ذلك وجد أن المجاميع الأوربية لسكان ذبابة ثمار الكرز *Rhagoletis*

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

cerasi قد تم تقسيمها على الأقل إلى سلالتين جغرافيتين (الشكل 11-8). حيث أظهرت عدم توافق غير موجه بين ذكور معقد الجنوب (الدوائر) وإناث المجاميع السكانية الشمالية الشرقية (المثلثات) وإن عدم التوافق هذا نتج عنه نسبة فقس منخفضة في البيض. بينما في حالة التضريب المتبادل وجد ان مستويات الخصوبة كانت طبيعية. إن عدم التوافق الأحادي الجانب قد يرجع إلى عوامل جينية أو سايتوبلازمية. أو قد يكون السبب الثالث هو غياب أو وجود كائنات دقيقة متعايشة [17]. وحسب Thompson [123] فإن المتعايشات وبالتناغم مع عوامل البيئة غالباً ما تلعب دورا مهماً في عملية الاستنواع. إن التداخل بين أحد المتعايشات وعائله قد يكون متضاداً Antagonistic في بيئة معينة فيما يكون وهذا التداخل من نوع المتعايش Commensal او حتى التبادلي Mutualistic في بيئة أخرى. ونتيجة ذلك يعني حدوث تباين انتخابي بواسطة البيئات أو الظروف البيئية المختلفة عند تداخل المتعايشات مع عوائلها، هذا قد يؤدي إلى تضخيم الاختلافات بين المجاميع السكانية الحشرية المختلة وهذا يؤدي بدوره إلى الاستنواع. وكمثال للمتعايشات المسببة لعدم التوافق ذلك الذي وجد في خنفساء الجت *Hypera postica*.في تجارب باستخدام ثلاثة مجاميع سكانية أمريكية ومجموعة سكانية أوربية وجد ان التضريب بين المجاميع السكانية الحاملة للـ *Rikettsia* والمجاميع الخالية منها أظهرت حالة من عدم التوافق [66]. كما وجد ان المتعايش *Wolbachia* الواسع الانتشار والذي له العديد من التأثيرات في عوائله ومنها عدم التوافق السايتوبلازمي الذي يلعب دوراً في استنواع الحشرات في تحليل حديث للمعلومات المتوفرة وجد أنه من المبكر القول ان دور الجينات النووية والمتعايشات الأخرى سواء أكانت لوحدها أو بالتناغم مع الـ *Walbachia*، في استنواع الحشرات والتي تحتاج إلى المزيد من الدراسة [137]. مثال ذلك وجد في معقد صرصر الحقل المسمى *Allonemobius fascitussocius*، أظهرت المعلومات الجزيئية ان ثلاثة أنواع انحرفت عن الجد الشائع بوجود سلالة واحدة من *Wolbachia*، إن ماسبق يوضح دور الـ *Wolbachia* البسيط خلال عملية الاستنواع.

ثانياً) نسب الاستنواع Rates of speciation:- إن عدد الأنواع الجديدة المتكونة في وحدة الزمن يمكن تحديده عن طريق حدوث التباين الوراثي خلال الزمن في النوع الأبوي أوعن طريق قوى الانتخاب الطبيعي وانجرافها ان الأدلة فيما يخص الطريقة الأولى الخاصة بتجديد دور التباين الوراثي جاءت من الدراسات التي أجريت في جزر حديثة في المحيط مثل جزيرة Archipelago وهي إحدى جزر هاواي الكبيرة، هذه الجزيرة بدأت بالظهور في المحيط الهادي قبل اقل 400 ألف سنة مضت. في هذه الجزيرة وجد أن نسبة التخصص في الأنواع المختلفة الموجودة على الجزيرة والتي أعقبت استعمار هذه الجزيرة قد تباينت كثيراً. إن ما سبق تم إيضاحه عن طريق الاختلافات في النزعة الطبيعية للمجينات Genomes الوراثية في عدم تنظيم الجينات وإعادة تنظيم الجينات أي خط الاستنواع ضد عدم الاستنواع [22]. والسؤال هنا هو لماذا تكون بعض معقدات الجينات ثابتة فيما الأخرى تعاني من عملية تغيير سريعة؟

إن الإجابة على هذا السؤال لازال يمثل مشكلة غير محلولة [93].

إن نسبة الاستنواع تعتمد على امتداد أو اتساع الجيل وذلك لان أغلبية الطفرات تنشأ خلال عملية الانقسام المنصف Meiosis. إن الحشرات العاشبة تظهر تباينات كبيرة على أساس هذا الاعتبار. مثال ذلك وجد أن نمو السيكادا الدورية في أمريكا الشمالية المسمى *Magicicada septendecim* يتم في 17 سنة [139]. بينما للعثة ذات الظهر الماسي *Plutella xylostella* أكثر من 28 جيل في السنة الواحدة في البيئات الاستوائية [64]. من المثال السابق يتضح انه لو تم تطبيق ما سبق على نسبة التطفير Mutation rate فإن الأنواع ذات فترة الجيل القصيرة كما هو الحال في معظم الحشرات فستجد أن تلك الحشرات ستكون هي الأكثر عرضة للاستنواع السريع مقارنة بالحشرات ذات فترة الجيل الطويلة. وعليه فإن تكيف الحشرات العاشبة لتغيرات النشوء على عوائلها من الأشجار تكون أسرع من استجابة النشوء لدى الأشجار للإصابة بتلك الأشجار وذلك لطول فترة الجيل في الأشجار مقارنة بالحشرات.

ثالثا) الاستنواع المتبادل Reciprocal speciation:- إن الاستنواع المتبادل هو نتيجة للتداخل بين الكائنات الحية ويسمى ايضاً بالـ Diversifying Co–Evolution

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

او التنوع المصاحب للنشوء. الباحثان Ehrlich و Raven اقترحا أن التداخل بين الحشرات العاشبة والنباتات قد ينتج عنه استنواع كلا الشريكين (الحشرة والنبات) [43]. في مراجعة مكثفة للمراجع الخاصة بالنشوء، اوضح الباحث Thompson كيف أن الظروف البيئية والجينات والتقسيمات الوراثية تؤثر في التخصص والعمليات المصاحبة للنشؤ [125].

التباين الوراثي في تفضيل الحشرات للعائل النباتي

Genetic variation in host – perference of insects

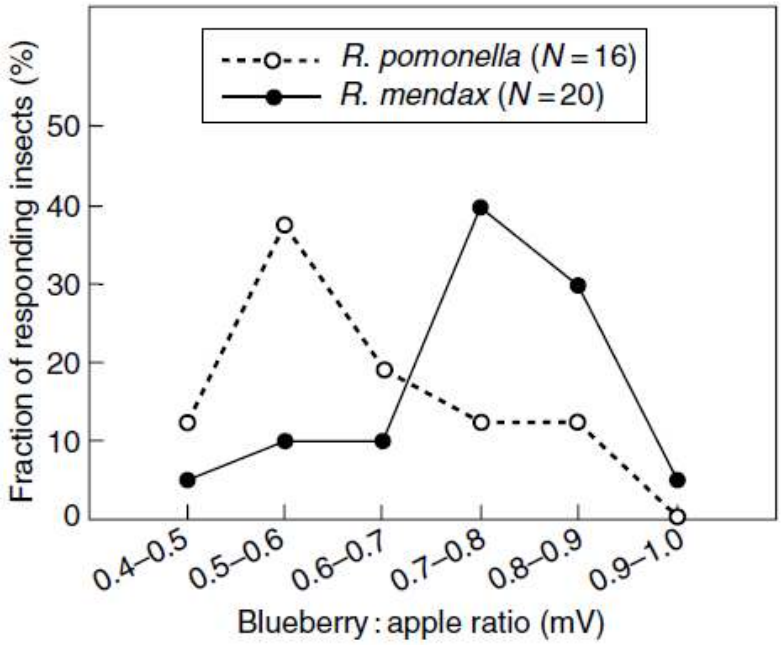
لحدوث عملية النشؤ لابد من وجود تباين وراثي ينتج عنه اختلاف في درجة الملائمة Fitness. إن التباين في سكان الكائنات الحية المتحدة مع أسس الأنماط المظهرية والوراثية لأفراد تلك المجاميع السكانية دفعت علماء الإحصاء الحيوي الوراثي إلى القيام بمحاولات لفصل التباينات المظهرية عن تلك المكونات أي عن الأنماط الوراثية وعن التباين البيئي إن أسس التغيرات الخاصة بالنشوء تكونت من عملية اتحاد التباينات الوراثية والانتخاب الطبيعي. في هذه الفقرة نحاول تسليط الضوء على التباين الوراثي في تفضيل العائل بين الأنواع الحشرية المتقاربة من بعض، وبين المجاميع السكانية وبين الأفراد المتقاربة. إن الدراسات التي حاولت عدم التشويش على الخلفية الوراثية لتفضيل العائل النباتي كانت قليلة وغير مكتملة الا ان نتائجها كانت مجزية. إن موضوع التباين الوراثي في تفضيل العائل النباتي من قبل الحشرات يمكن تناوله من خلال المحاور الآتية:-

اولاً) الاختلافات بين الأنواع Interspecific differences:- لقد درست الاختلافات الوراثية بين الأنواع في بعض الأنواع القريبة، منها أنواع الجنس *Yponomeuta* إن الجيل الأول من الذرية F1 الناتج عن تضريب النوع *Y.cagnagellus* المتخصص في التغذية على نبات *Euomymus europaeus* من عائلة Celastraceae والنوع *Y.malinellus* المتخصص بالتغذية على التفاح من العائلة الوردية Rosaceae. حيث لوحظ ان الذرية الناتجة تقبلت نوعي النبات بغض النظر عن القرابة التقسيمية الموجودة بين نوعي النبات أو نوعي الغذاء. هناك

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

اليوم بعض الأدلة التي تشير إلى ان ذرية الجيل الأول الناتجة عن التهجين بين النوعين حدث اتحاد جسماني لمستقبلاتها الكيميائية بحيث اصبحت تتحسس المركبات الكيميائية المنبعثة من نوعي النبات دون التمييز بينهما [131]. إن الباحث Frey واخرون أوضحوا بشكل قاطع الاختلافات بين قراءات الـElectro Anntennograms لسلالتي *Rhagoletis pomonella* على التفاح والزعرور والنوع القريب *R. mendax* لمكونات رائحة ثمار عدد من العوائل (الشكل 11-9) [55]. وأن هذه الاختلافات تورث. لذلك، فإن حساسية قرن الاستشعار لمركبات أبخرة النبات تلعب دوراً في تغيير العائل وفي عملية استنواع تلك الحشرات. إن عملية التهجين بين النوعين اظهر حدوث ضعف معنوي في استجابة قرن الاستشعار لمركبات الأبخرة الناتجة مقارنة باستجابة قرن الاستشعار لأبخرة العوائل في كل من الأبوين. وهذا على ما يبدو يعكس انخفاض قدرة الذرية في تحديد موقع العائل النباتي وربما يوضح ايضاً سبب غياب سريان الجين في الطبيعة [54]. إن سكان اناث فراشة ذنب السنونو *Papilio zeliacon* الموجود في الجزء الغربي من امريكا الشمالية، هذه الاناث تضع بيضها على نباتين من العائلة الخيمية Umbellifer هما الـ *Lomatium grayi* و*Cymopterus terebinthus*، فيما تقوم إناث سكان النوع القريب *Papilio oregonius* والتي تبعد بمسافة 50كم عن سكان النوع السابق بوضع بيضها على نبات الـ *Artemisia dracunculus* من عائلة Asteraceae بالرغم من توفر نوعي النبات السابقين. إن التضريب Crosses المختبري بين نوعي فراشة السنونو وأظهرت أن تفضيل وضع البيض في هذين النوعين يتم التحكم به معنوياً بواسطة واحد أو أكثر من المواقع على كرموسوم x والذي يتم تحويره بواسطة موقع واحد على الأقل توجد على الكروموسومات الأخرى[124]. في تجارب تهجين أخرى وجد أن تفضيل العائل واداء الحشرة تعتمد على جينات متعددة أو جزئياً على التغيرات الجسمية الذاتية المرتبطة بالجنس (الجدول 11-1).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل(11-9): توزيع ذبذبات الـ Electroantennogram استجابة لنوعين مستترين من ذبابة الفاكهة *Rhagoletis pomonella* و*R. mendax* معبرعنها كنسبة بين سعة الـ (EAG) عندما يتم تحفيزها بمستخلصات الـPentane لكل من التفاح والـ Blueberry، وأن العوائل النباتية لكلا النوعين تداخلا في شكل الاستجابة المتسببة عن بعض الأفراد التي أظهرت استجابة مثالية لأنواعها المستترة (عن Fery وBush، 1995) [53].

الجدول (11-1): تفضيل العائل النباتي وأداء يرقات الهجن لبين الأنواع Interspecific وتضاريب بين النوع Intraspecific.

Species	Food-plant preference	Ovipositional preference	Performance	A or X	Remarks	Reference
Interspecific hybrids						
Helicoverpa v.xs.	Dominance			A		5
Helicoverpa vxs.			Dominance	A	Performance is determined polygenically	117
Yponomeuta c.x m.	Both parents			A	chemoreceptor sensitivity in hybrids	113
Lymenitis a.x a.	Both parents				Information on preference induction in hybrids	63
Papilio o.x z.			ntermediate	A	Genes affecting performance differ from those affecting	128

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

					oviposition preference	
Papilio o.x z.		P. dominance		X(A)	X chromosome has the largest effect, modifying effects by autosomal gene(s)	122
Papilio	Dominance				One parent species is monophagous, the other is polyphagous	120
Papilio g.xc.				A	Genes affecting performance differ from those affecting oviposition preference	116
Papilio g.x c.				X	Oviposition site preference probably based on relatively few loci	116
Procecidochares a._A		Dominance		A	Oviposition site preference based on single-gene, two-allele system	67
Intraspecific crosses (different populations or strains)						
Oncopeltus fasciatus	Dominance				Oviposition site preference is inherited polygenically	84
Drosophila tripunctata		Dominance		A	Oviposition site preference is inherited polygenically	69
Drosophila tripunctata	P. dominance				Food preference is genetically independent of oviposition	68

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

					site preference	
Helicoverpa virescens		Dominance		X	Oviposition site preference is inherited with paternal dominance	135

A, autosomal genes involved; X, sex-linked genes involved; P, partial (in contrast to most other animals, Lepidoptera (and birds) have a sex determination system in which females are the heterogametic sex).

مما سبق يتضح ان الهجن الناتجة من عمليات التضريب اظهرت زيادة في المدى العائلي مقارنة بكلا النوعين.

ثانياً) الاختلافات بين أفراد النوع Intraspecific differences:- إن التباين الوراثي بين أفراد النوع الواحد من الحشرات في تفضيل العائل النباتي وجد في العديد من الأنواع الحشرية في تجارب التقييم المختبرية وفي عمليات تربية النبات لمقاومة الحشرات. مثال ذلك وجد أن الإناث المرباة مختبرياً لإنتاج سلالات من الإناث المتشابهة متعددة العوائل الغذائية من فراشات ذنب السنونو *Papilio zeliacon* ومن الفراشات وحيدة العائل الغذائي للنوع *P. oregonius* اظهر تباين بين السلالات في نسب وضع البيض على أنواع أخرى من العوائل النباتية [124]. إن اناث حشرة الـ *Helicoverpa virescens* من منطقة المسيسيبي وضعت بيض أكثر على نبات القطن من تلك الفراشات التي جمعت من جزر Virgin الأمريكية. إن عمليات التضريب أظهرت ان تلك الاختلافات تحددها العوامل الوراثية ومن المحتمل ايضاً انها ناتجة عن توفر نباتات القطن في المنطقتين [114]. إن بعض سلالات دودة الحرير *Bombyx mori* التي تتقبل التغذية على العديد من النباتات من غير نبات التوت الذي تتغذى عليه، هذه النباتات تقلل من حساسية اليرقات لبعض مركبات النبات الثانوية التي تثبط عملية التغذية على نبات التوت [4]. إن حشرة المنْ نوع *Uroleucon embrosiae* اظهر تباين جغرافي في تفضيل العائل النباتي، ففي شرق أمريكا الشمالية يتخصص المنْ بالتغذية على نبات *Ambrosia trifida*، بينما في الجنوب الغربي من أمريكا يتغذى هذا النوع من المنْ على نباتات أخرى من العائلة Asteraceae [58]. إن تخصص وضع البيض في فراشات عائلة Nymphalidae

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

متعددة العوائل الغذائية، حيث وجد ان عملية وضع البيض كانت مرتبطة بقوة في اختيار انثى النوع *Polygonia c-album* للعائل الذي ستضع عليه البيض أي انها مرتبطة بالجنس ففي دراسة للتضريب المتبادل بين مجموعتين سكانيتين مختلفتين في درجة تخصصهما على العائل. وجد ان الجينات التي تتوسط عملية التخصص في وضع البيض تقع بدرجة رئيسة على الكروموسوم X والتي تسترثها إناث الفراشات من الأب [70]. لذلك فإن سكان الحشرات العاشبة يتكون من تجمع لأنماط وراثية مختلفة تظهر مدى من الأنماط المظهرية لتفضيل العائل النباتي. وبالاعتماد على الظروف المحلية مثل التواجد النسبي لنوع العائل النباتي، فيما بعض الأنماط الوراثية تفضل عوائل بدل أخرى بفعل الانتخاب الطبيعي.

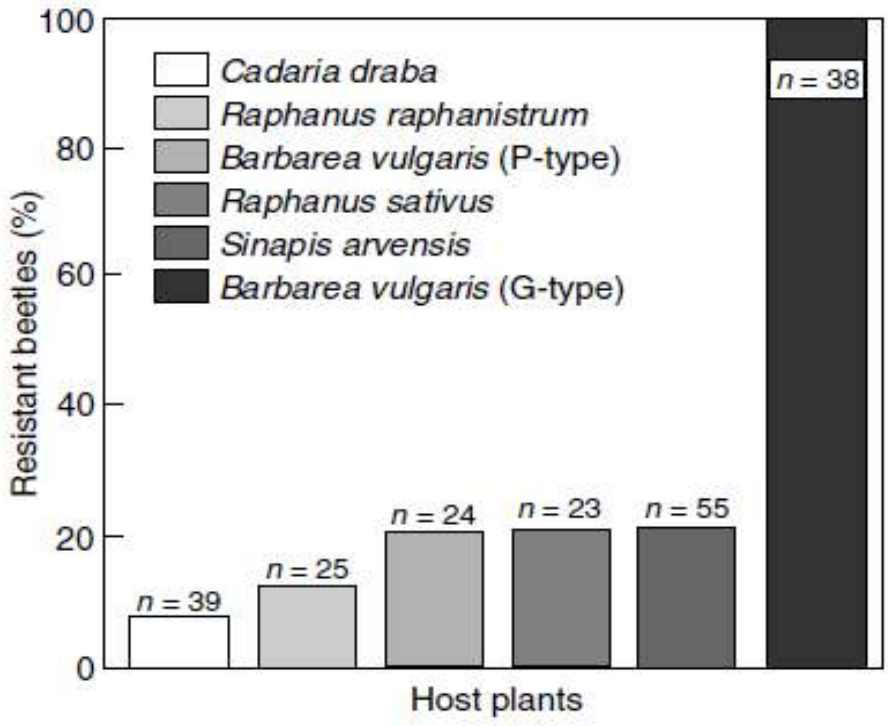
ثالثاً) الارتباط بين التفضيل والأداء Preference – performance correlation:- إن الدراسات الوراثية في مجال التباين المشترك بين تفضيل العائل لوضع البيض وبين أداء اليرقات الناتجة عن البيض أعطت نتائج متضاربة [127 و133].إن سبب النتائج المتضاربة يرجع إلى عدم وجود تباين مشترك يمكن استخدامه للإيضاح، وإن العديد من الدراسات في هذا المجال اعتمدت على معدل القياسات في المجاميع السكانية، بينما نشؤ التباين المشترك بعمل على مستوى الاختلافات المورثة بين الأفراد. إن البديل لذلك هو الضغط الانتخابي على البالغات والذي قد يختلف عن الضغط الانتخابي المسلط على الأطوار الصغيرة مثال ذلك، وجد ان البالغات التي قد تكون تحت الانتخاب لزيادة أو تعظيم نجاح عملية الرعي، والتي قد لا تتزامن أو تتوافق بالضرورة مع عملية انتخاب أو اختيار أفضل العوائل النباتية للذرية الناتجة [111] في بعض الحالات حيث يوجد فيها تباين مشترك بين التفضيل والأداء على مستوى الأفراد، إن التباين المشترك المعنوي يمكن تعقبه [23و101 و112] على الرغم من انه ليس للخنفساء البرغوثية *Phyllotreta nemorum* [102]. إن الافتقار إلى التباين الوراثي سواء لسلوك تفضيل العائل أو قابلية الهضم قد تعيق أو تبطيء من عملية النشوء المتماثل. إن مثل هذا التعارض هو الدليل على الحالات الخاصة بالنباتات الدخيلة. إن الأنواع التابعة للجنس *Pieris* في أمريكا الشمالية على سبيل المثال وجد

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

انها جاهزة لوضع البيض على النبات *Thlaspi arvense*، من العائلة الصليبية وبالرغم من سمية النبات ليرقات الحشرة. هذا النبات تم إدخاله إلى أمريكا في نهاية القرن التاسع عشر، وهذا يعني عدم وجود الوقت الكافي لكي تتمكن الفراشات من عمل التمييز المضاد له [23] أو وجود تباين جيني أو وراثي في العائل تمكن الفراشة من تجنبه خلال عملية البحث عن العائل لوضع البيض، وهذا يمنع حدوث أي تغيير نشوئي في سلوك الحشرات.

رابعاً) التباين الوراثي والتكيف المحلي للعائل النباتي Genetic variation local adaptation host-plant:- منذ تسعينيات القرن العشرين هناك اهتمام كبير بدراسة العمليات المحلية ودور تركيب السكان في نشوء التداخلات بين الحشرات والنباتات [98،125]. إن التكيف المحلي في المجاميع السكانية المركبة، قد يؤدي إلى حدوث تكيف في معقد الجينات المرتبطة بقوة في الأنماط الوراثية للعوائل النباتية المختلفة، مما يمنح سكان الحشرات العاشبة فرص مختلفة في اختيار العائل، إن المجاميع السكانية الصغيرة من الحشرات العاشبة والمتباينة وراثياً هذه المجاميع قد تؤدي إلى حدوث انتخاب محلي او مكاني يشجع أنماط وراثية معينة خاصة تلك التي تكيفت بشكل جيد للأنماط الوراثية من العوائل النباتية الموجودة في منطقة حدوث الانتخاب. إن الجينات المختلفة قد تمنح التكيف وهذه الجينات قد ترتبط وراثياً وتعمل على التكيف المشترك لجينات المعقد الجيني. هذه الجينات المتكيفة في المعقد الجيني قد يحدث لها عملية كسر خلال عملية التهجين مع افراد من مجاميع سكانية أخرى، هذه العملية تؤدي إلى خفض التربية الخارجية Outbreeding. ونتيجة لما سبق فإن الهجن تكون اقل ملائمة لظروف البيئة المحلية وعليه فإن الانتخاب يشجع الذرية المحلية للتزاوج [31]. إن وجود الجماعات أو المجتمعات السكانية المركبة تعد نظرية مهمة لفهم دور التباين الجيني بين افراد النوع الواحد في نشوء التكيف. إن الخنافس البرغوثية *Phyllotreta nemrum* المجموعة من النمط الوراثي للنبات *Barbarea vulgaris* spp arcuata كانت جميع الخنافس متماثلة الزايكوت Homozygous من حيث احتوائها على جين المقاومة R-gene التي تمكن الخنافس من مقاومة

دفاعات النبات. أما الخنافس البرغوثية المجموعة من عوائل نباتية أخرى فوجد أن هناك انخفاض في تكرار الخنافس الحاوية على جين المقاومة (الشكل 11-10) إن بعض هذه المجاميع السكانية تبعد بضعة كيلومترات عن المجموعة السكانية من النمط الحامل لجين المقاومة G-type الموجودة على نبات الـ *Barbarea*، وإن بإمكان الخنافس تغطية هذه المسافة بسهولة. إن الدراسات الوراثية أظهرت ان خطوط الخنافس المقاومة ذات الزايكوت المتماثل تم الحصول عليها مختبرياً من خلال عمليات التضريب الرجعي، ووجد أن هناك انخفاض كبير في نسبة اليرقات الحية على نباتات الـ *Barbarea* من الـ G-type مقارنة بالخنافس المقاومة متماثلة الزايكوت التي تم جمعها من الحقل. إن التفسير المقبول لما سبق هوان وجود معقد الجينيات والذي يضم الجينات المحورة كان لها تأثيرات سلبية في الزايكوت المتماثل الحاوي لجين المقاومة. إن التضريب الرجعي لزايكوت المقاومة المتماثل قد يؤدي إلى فقدان الرابط لجينات التحوير إلى جينات المقاومة [39 و99].



الشكل(11-10): نسبة خنافس الـ *Phyllotreta nemorum* المقاومة والمجموعة من عوائل نباتية مختلفة. العينات المجموعة من مناطق جغرافية مختلفة من مجاميع سكانية قد جمعت من على نفس العائل النباتي. (عن DeJong و Nielson، 2002) [31].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

التباين الوراثي في مقاومة النبات للحشرات

Genetic variation in plant resistance against insects

تصاب النباتات بمدى واسع من الأعداء المتحركة، وعليه فإنها تمتلك العديد من الدفاعات ضد الحشرات العاشبة (انظر الفصل الثالث والرابع والعاشر). إن طرائق أو اليات الدفاع المختلفة تؤثر سلباً في بعضها البعض. لذلك فإنه ليس من المدهش أو الغريب ان نجد مظاهر متعددة للدفاعات ضد الحشرات العاشبة. مثال ذلك، وجد أن سكان نبات زهرة الشيخة Ragwort واسمه العلمي *Senecio jacobea* تحتوي نباتاته على مظاهر تتمثل في اختلاف محتواها من تركيز مادة Pyrrolizidine القلوية إذ أن التراكيز العالية من هذه المادة تعمل ضد العديد من أنواع الحشرات العاشبة ومنها المنْ ولكن هذه الدفاعات لا تعمل ضد الحشرة العاشبة المتخصصة المعروفة بالاسم *Tyria jacobaeae* وعلى العكس من ذلك فإن التراكيز المنخفضة من المادة السابقة تدعم الدفاعات غير المباشرة للنبات ضد حشرة الـ *T.jacobaeae* من خلال النمل الذي يزور النبات لجمع الندوة العسلية للمنْ. حيث يقوم النمل بافتراس يرقات الـ *T.jacobaeae*. لذلك، فإن النباتات الحاوية على تراكيز عالية من الـ Pyrrolizidine تنمو بشكل جيد في السنوات التي يوجد فيها عدد قليل من حشرة الـ *T.jacobaeae*، بينما النباتات ذات التراكيز المنخفضة من الـ Pyrrolizidine تنمو بشكل جيد في السنوات التي يوجد فيها العديد من حشرات الـ *T.jacobaeae* [134]. إن التباين في الضغط الانتخابي من الحشرات العاشبة المتخصصة أو العامة يمكن ان يفسر ادامة التباين الجيني او الوراثي بين سكان النوع النباتي. إن جزءا من التكاليف البيئية، كما هو الحال في حالة الدفاعات في نبات الـ *Senecio jacobaeae*. كما أن هناك تكاليف مباشرة بشكل فقدان ملائمة Fitness loss مرتبطة بالدفاعات النباتية [6 و65]. إن من الشائع ملاحظة الاختلافات في الأضرار التي تسببها الحشرات العاشبة بين أفراد النبات ضمن سكان النوع النباتي الواحد، هذه الاختلافات قد تعكس الاختلافات الجينية أو الوراثية بين أفراد النوع النباتي الواحد. كما قد تعكس الاختلافات في الصفات البيئية مثل الضوء والأضرار السابقة. اضافة إلى ذلك، فإن الاختلافات

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الوراثية أو الجينية يمكن ان تؤثر في كمية الضرر السابق على النبات والذي تسبب في استحثاث المقاومة. إن التباين الجيني في مقاومة النبات للحشرات قد تم توثيقه في عدد كبير من الأنواع النباتية الزراعية والطبيعية. ومع ذلك فإن المعلومات حول الآليات الجينية التي تقف وراء المقاومة متوفر بشكل جيد بالنسبة لأنواع الحشرات الزراعية [77]. مثال ذلك، التضاد الحيوي Antibiosis في نبات الجت ضد المنْ *Acyrthosiphon pisum* هو نتيجة جين واحد أو عدة جينات، بينما المقاومة ضد منْ الجت المرقط *Therioaphis maculate* تقف وراءه العديد من الجينات. الأكثر من ذلك، في نبات البطيخ *Cucumis melo* وجد ان التضاد الحيوي ضد منْ البطيخ *Aphis gossypii* يقف وراءه جين مفرد وجينات أخرى قليلة التأثير [77]. إن المقاومة بين سكان نبات التبغ البري *Nicotiana attenuate* الموجود في ولايتين أمريكيتين مختلفتين أظهرت وجود اختلاف في درجة استحثاث الدفاعات المباشرة من خلال مثبطات أنزيم الـ Protase المحلل لـ Trypsin وكذلك في استحثاث المقاومة غير المباشرة من خلال الحشرات العاشبة الحاثة لأبخرة النبات، والمرتبطة بمقدار او درجة الضرر الذي تسببه الحشرات العاشبة. إن زيادة مستويات مثبطات الانزيم المحلل لـ Trypsin يأتي مع زيادة كلفة ملائمة النبات [61]. في نباتات الجزر الابيض *Parsnip* المعروف بالاسم *Pasrinaca sativa* يصاب بدودة الجزر الناسجة *Deprossaria pastinacella*، إن الإصابة بهذه الحشرة تتباين بين نباتات الجزر، وفي بعض الأحيان تتسبب في فقدان مجموع الحاصل نتيجة ملائمة تاريخ الحياة أو فترة الحياة (مثل مجموع إنتاج البذور) إن الدراسات الوراثية أظهرت ان عدد البذور الخيمية الأولية فقدت نتيجة العاشبات هي حالة يمكن توريثها ومرتبطة وراثياً للتباين الوراثي في محتوى نباتات الجزر من مركبات الـ Furanocoumarin.

وخلاصة هذه الفقرة، هو أن الاختلافات الوراثية أو الجينية بين نباتات النوع الواحد في مقاومة الحشرات العاشبة قد تم توثيقها بشكل جيد، لذلك، فإن سكان كل من النباتات وسكان الحشرات يتكونان من خليط من الأنماط الوراثية Genotype التي تختلف في الكلف والفوائد المرتبطة بالمقاومة والمقاومة المضادة، على التوالي. هذا

التباين الوراثي يزود عملية الانتخاب الطبيعي بالمادة الخام والتي من خلالها تكون تلك الأنماط الوراثية الأفضل تكيفاً لكي تصبح الأكثر مساهمة في الاجيال التالية.

الانتخاب والتكيف Selection and adaptation

هناك أدلة تجريبية كثيرة على أن مفصليات الأرجل العاشبة يمكن أن تتكيف على عوائلها النباتية [76 و133]. مثال ذلك، وجد أن العديد من خطوط Lines الخاصة بالحلم العنكبوتي المعروف *Tetranychus urticae* المتعدد العوائل الغذائية تتكيف بسرعة للعوائل النباتية الجديدة. في اقل من عشرة أجيال. إن خطوط الحلم الباقية على الطماطة أو البروكلي Brocoli أظهرت قبولاً على العوائل الجديدة مع انخفاض نسبة الموت بين أفراد الحلم مقارنة بالحلم المربى على نبات فاصوليا ليما[57]. إن وفرة مركبات النبات الثانوية تزود أو تجهز النباتات بالدفاعات التي تمكنها من الدفاع عن نفسها ضد الحشرات العاشبة (أنظر الفصل الرابع والخامس). إن هذه الدفاعات النباتية تحفز الحشرات العاشبة على الانتخاب الطبيعي والتكيف. مثال ذلك، وجد ان مركبات النيكوتين والـ Glucosinolates هي مركبات سامة لمدى واسع من الحشرات العاشبة غير المتكيفة لتلك المركبات، فيما عدد قليل من الأنواع العاشبة المتخصصة وجد أنها قد تكيفت لتلك المركبات منها على سبيل المثال يرقات عثة التبغ *Manduca sexta* المتخصصة على التبغ حيث تعمل على طرح أو إخراج النيكوتين بفاعلية خارج جسمها بعد تغذيتها على أوراق التبغ الحاوية على النيكوتين وبذلك تبعد التسمم عن اليرقات بالنيكوتين. هذا التكيف لم يكن ليحدث دون تكاليف، حيث تنمو اليرقات بشكل جيد على نباتات التبغ التي لا تنتج النيكوتين كنتيجة لإخماد أو تثبيط الخطوة الأساسية في عملية التصنيع الحيوي لمادة النيكوتين [119]. إن جزء من مكونات الدفاعات، هو أن النباتات تعمل هي الأخرى على استحثاث الدفاعات. هذه الدفاعات اعتبرت بشكل عام آليات لخفض كلف الدفاعات. بالرغم من ان تخفيض كلف الدفاعات قد يكون شكل مهم في الدفاعات المستحثة. فإن هناك فائدة اضافية قد تجابه الحشرات العاشبة في التباين المظهري الذي قد يخفض من احتمالية تكيف الحشرات العاشبة للدفاعات النباتية [2 و60]. مثال ذلك، وجد ان نبات ثوم الخردل *Alliaria*

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

petiolata، المأخوذة من مواقع مختلفة في غابة متباينة المستويات في مركباتها الدفاعية، هذه المستويات أصبحت متشابهة عند تربية أو زراعة هذه النباتات داخل البيت الزجاجي [25]. لذلك، فإن تباين مستويات المركبات الدفاعية في الحقل لا يعكس وجود تباين جيني أو وراثي في هذه الصفة. في مقابل توفر العديد من الأدلة عن تكيف الحشرات على عوائلها الغذائية، فإن الأدلة التجريبية عن تكيف النباتات للحشرات العاشبة تعد أو تبدو نادرة، ماعدا تلك المرتبطة بالصفات الزهرية (انظر الفصل الثاني عشر). هناك عدد محدود من الأمثلة في هذا المجال. مثال ذلك، وجد أن الضغط الذي تسلطه الحشرات العاشبة يحدد توزيع نبات الـ*Cardamine cordifolia* من العائلة الصليبية والذي وجد بشكل دائم في ظل الأنواع النباتية الأخرى، وعليه فإن نباتات هذا النوع قد تكيفت للعيش تحت ظروف الظل [86]. كما وجد ايضاً ان الحشرات هي من تتسبب في انتخاب مقاومة نبات قناديل الصباح Morning glory (*Ipomoea purpurea*) لليرقات بالرغم من عدم تشخيص نوع المقاومة [118]. في نبات الـ *Arabidopsis thaliana* وجد ان الإزالة التجريبية للعاشبات ومسببات الأمراض من على النبات، والتي تعمل على زيادة مستويات الشعيرات الدقيقة Trichomes وزيادة مستويات مركبات الـ Glucosinolates. وقد وجد أن نتائج هذه الإزالة لم تكن واضحة كفاية لبيان دوره هذه الكائنات في الضغط الانتخابي المسلط على النبات [91]. والأكثر من ذلك، فإن من المعروف بشكل جيد هو إمكانية تحوير صفات النبات من خلال عمليات الانتخاب الاصطناعية من قبل مربي النبات [113] أو الانتخاب عن طريق رش مبيدات الأدغال [96]. في الماضي كان هناك الكثير من النقاش حول عدم قدرة الحشرات على تسليط ضغط انتخابي قوي على النباتات وذلك لان الحشرات لا تسبب ضرر كبير للنبات، مع ذلك، فإن هناك أمثلة جيدة عن الحشرات التي قد تسبب دمار كامل لعوائلها في بعض الاماكن كما هو الحال في عثة الـ *Cinabar* واسمها العلمي *Tyria jacobaeae* التي يمكن ان تزيل عائلها النباتي *Senecio jacobaeae* من المنطقة بالكامل [134]. كذلك تمكن ديدان التبغ نوعي *Manduca quinqemaculata* و*M. sexta* من استبعاد عائلها نبات

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

التبغ البري *Nicotiana attenuata* [106]. إن بإمكان الحشرات العاشبة ان تخفض بشكل معنوي من درجة ملائمة عوائلها النباتية خلال فترة حياتها تحت الظروف الطبيعية [85]. والأكثر من ذلك وجد ان العلاقة بين ضرر العاشبات للنبات وتأثير العاشبات في ملائمة النبات، ليس من الضروري ان تكون علاقة خطية، حتى لوان كميات الضرر قد تؤدي إلى كلف عالية في ملائمة النباتات. مثال ذلك، وجد أن الكثافات المنخفضة من زنبور الأورام من عائلة Cynipidae المعروف بالاسم *Andricus quercus – calicis* أدى إلى حدوث انخفاض في إنتاج بذور البلوط بمقدار 2.5–4.2 مرة مقارنة بالنباتات أو الأشجار *Quercus robur* غير المصابة بالزنبور [28]. لذلك فإن هناك أسباب جيدة لتصور ان الحشرات لها تأثير انتخابي كبير على النباتات كما كنا نعتقده، ففي دراسة حقلية حديثة وجد ان نتائجها دعمت بشكل جيد ما سبق أن ذكرناه، حيث أظهرت إن للحشرات العاشبة تأثير كبير على نمو وبقاء النباتات [49] لدرجة أن الحشرات العاشبة اثرت في تنوع الغابات الاستوائية وذلك من خلال مشاركتها في التخصص على المسكن [89] إن تأثيرات الحشرات العاشبة على النباتات النامية في الترب الفقيرة بالعناصر الغذائية تختلف عن تلك التي تحدثها في النباتات النامية في الترب الغنية بالعناصر المعدنية. إذ أن الحشرات العاشبة بسبب المحتوى العالي من التانينات الموجودة في تلك النباتات مقارنة بالبروتينات أي أن نسبة التانين: البروتين تميل لصالح التانين اما النباتات النامية في ترب غنية بالعناصر الغذائية فإنها لا تكون محمية بشكل جيد ولكنها تنمو بسرعة [49]. مما سبق يتضح أنه ليس فقط الحشرات العاشبة هي من تقوم بتسليط ضغط انتخابي قوي على النبات، ولكن هناك عوامل اخرى مؤثرة في هذا المجال منها ضغوط العوامل الحيوية وغير الحيوية. إن الباحث Janzen وقبل 30 سنة من إجراء التجربة السابقة أشار إلى ان العاشبات والدفاعات النباتية هما العوامل الأكثر أهمية في عمليات النشوء وتخصص النباتات للعيش في الترب الفقيرة [72].

نشوء التنوع الحشري Evolution of insect diversity

إن صف الحشرات يعد من أكثر المراتب التقسيمية تنوعاً وذلك للعدد الكبير من الأنواع

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

التي يضمها من الحشرات. هناك اليوم عدة فرضيات لشرح نشوء هذا التنوع في صف الحشرات وبالأخص في الحشرات العاشبة. وحسب فرضية التشبع البيئي Ecological Saturation التي تقول أن هناك عدد ثابت من النوخ Niches والتي تم شغلها من قبل الأنواع الحشرية أومن قبل المراتب الحشرية الأعلى [92]. وإن ادخال مرتبه حشرية جديدة وتثبتها يتم فقط عن طريق استبعاد مرتبة تقسيمية أخرى وانقراضها بفعل المنافسة. اما فرضية تمدد المصادر وزيادتها Expanding Resource.فقد ناقشت المصادر التي توفرها النباتات للحشرات وأن هذه المصادر قد ازدادت من حيث الكمية فضلاً عن حدوث زيادة في عدد النوخ لكل مصدر Niches per resource [138]. على أساس هذه النظرة، فإن الزيادة في تنوع تراكيب النبات ومعماريته توفر المزيد من الاحتمالات أو الفرص لزيادة التنوع الحشري. هذه الفكرة تدعمها الحقيقة القائلة إن زيادة تعقد النباتات يؤدي إلى حملها للمزيد من الأنواع الحشرية العاشبة. هذه الفرضية تعتقد ايضاً أن تنوع الحشرات العاشبة بشكل عام يتحدد بشكل رئيس بتنوع المملكة النباتية. في الفصل الثاني أشرنا إلى ان العاشبات من الحشرات تمثل بحدود 45% من مجموع الأنواع الحشرية. إن تحليل التشعب الوراثي Phylogenetic أظهرت ان المراتب التقسيمية للحشرات العاشبة احتوت على نسب عالية من التنوع Diversification ومن الاستنواع Speciation مقارنة بالمراتب التقسيمية المقاربة من غير الحشرات العاشبة [125]. إن المجموعة الحشرية العاشبة تحوي عدد من الأنواع يزيد بمقدار الضعف عن عدد الأنواع الموجودة في مجموعة حشرية غير عاشبة [97]. علماً ان معظم الانقراضات في الحشرات العاشبة حدثت في نهاية العصر الطباشيري.

نشوء التخصص للعائل النباتي

Evolution of host – plant specialization

إن التخصص على العائل النباتي هو الأكثر تكراراً وشيوعاً بين الحشرات العاشبة مقارنة بالحشرات عامة التغذية Generalist ان تفسير ذلك يرجع إلى ان نمط او طريقة حياة الحشرات المتخصصة انشق من نمط حياة الحشرات عامة التغذية أو غير المتخصصة مع ذلك، فإن هناك أمثلة لا تدعم وجهة النظر هذه [125]. مثال ذلك،

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

وجد عدم وجود توجه نحو زيادة التخصص في فراشات قبيلة Tribe الـ Nymphalini. وأن الجد القديم لهذا الفرع كان متخصصاً في التغذية على نباتات Urticaeceous، وأن الأفراد أو الأنواع المتعددة العوائل الغذائية يبدوانها حالة مشتقة من الأنواع المتخصصة [71] لقد سبق أن أشرنا إلى أن التباين بين أفراد الحشرات والتكيف للعوائل النباتية الجديدة يمكن ان يحدث في المجموعة السكانية مع الأخذ بنظر الاعتبار انتخاب أو اختيار العائل النباتي والتفضيل والتكيف للعوائل النباتية الجديدة يمكن ان يحدث. إن عوامل متباينة تم اقتراحها كعوامل انتخابية في نشوء التغذية المتخصصة في الحشرات العاشبة. إن العوامل الرئيسة في هذا المجال هي كالاتي:-

اولاً) مواجهة مركبات ايض النبات الثانوية Cope with plant secondary metabolites:- تتعرض الحشرات العاشبة لمدى واسع ومتنوع من مركبات ايض النبات الثانوية والتي تضم مواد ذات سمية عالية للحشرات مثل القلويدات، والـ Glucosinolates والـ Furanocoumarins وغيرها، (انظر الفصل الرابع). تمتلك الحشرات العاشبة آليات متنوعة لتجنب تأثير تلك المركبات أو إزالة سميتها. إن الحشرات القادرة على إزالة سمية مجموعة واحدة من مركبات النبات عادة تكون غير قادرة على إزالة سمية المجاميع المختلفة من مركبات ايض النبات الثانوية. إن الحشرات المتخصصة التي تستخدم نباتات نفس المرتبة التقسيمية تمتلك اليات مختلفة في إزالة السمية أو الإخراج لتجنب تأثير نفس مركبات ايض النبات الثانوية (انظر الفصل الخامس) [107 و140]. إن من المعروف ان عملية إزالة السمية أو الإخراج لمركبات ايض النبات الثانوية تحرر العاشبات من التأثيرات السلبية لتلك المركبات النباتية. مع ذلك، فإن عدة دراسات حديثة أظهرت أن ذلك ليس حقيقة [3 و119]. مثال ذلك، وجد أن مركبات الايض الثانوية الخاصة بالنباتات الصليبية، تخفض من درجة ملائمة العاشبات المتخصصة بالنباتات الصليبية مثل الـ *Pieris rapae* [3] وعليه، فإنه بالرغم من قدرة العاشبات المتخصصة على التغذية على النباتات الغنية بمركبات الايض الثانوية، الا أن هذا لا يعني ان توكسينات النبات لا تؤثر في فسلجة الحشرات

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

العاشبة ودرجة ملائمة العائل للحشرة العاشبة. مثال ذلك، فإن الحشرات العاشبة قادرة على إزالة سمية مركبات الايض الثانوية أوعن طريق تجنب التعريض لهذه المركبات مما يسمح للعاشبات بالتغذية على النباتات التي قد تكون مناسبة لتغذية أنواع اخرى من العاشبات.

دراسات أخرى أشارت الى أن بإمكان جين نباتي مفرد من تحديد فيما إذا كان النبات سيكون ضمن الوجبة الغذائية للحشرة العاشبة. إن نباتات التبغ البرية ذات جين انزيم الـ Lipoxygenase الخامل Silenced والمحرك للخطوة الأساسية في مسار إنتاج مادة الـ Jasmonate. وان عدم إنتاج مادة الـ Jasmonate سهل عملية مهاجمة نبات التبغ البري بقافزات الأوراق التابعة للجنس *Empoasca*.والأكثر من ذلك، فإن النباتات تكون أكثر عرضة للإصابة بالحشرات العاشبة المتكيفة للمعيشة على النباتات البرية للتبغ مثل دودة التبغ *Manduca sexta* [78]. وعليه، فإن الأنماط البرية من النباتات تنتج كميات كبيرة من النيكوتين والكيميائيات الدفاعية الأخرى استجابة للعاشبات مثل دودة التبغ. في العديد من الحالات وجد أن المركبات المانعة Deterrents من غير التوكسينات تلعب دوراً في عملية الاستنواع والتخصص. مثال ذلك، وجد أن من محددات التخصص على العائل في منْ اللوبيا *Acyrthosiphon pisum* هو سلوك قبول النبات أكثر من سمية النبات. إن الاستجابة السلوكية للمركبات المانعة تلعب دوراً أو تتوسط في عملية انتخاب أو اختيار العائل فضلاً عن دورها في التزاوج التناسلي، وذلك لان المنْ يتزاوج على عائله النباتي [21]. إن للمركبات المانعة دور في انتخاب العائل النباتي ونشوء الاستقبال الكيميائي. لذلك فإن المانعات الغذائية تلعب دوراً في التخصص والاستنواع في العاشبات المتغذية على اللحاء.

ثانياً) المنافسة Competition:- إن ما كتبه الباحثان Ehrlich و Raven يشكل علامة مميزة في دراسة نشوء التداخل بين الحشرات والنبات. إن هروب الحشرات العاشبة من التنافس الحاصل بين الأنواع Interspecific يعد عاملاً محتملا في عملية التخصص على العائل على الرغم من اهمال لمنافسة لفترة طويلة كسبب مهم

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

في عملية التخصص على العائل، وذلك لاعتبار المنافسة بين الحشرات العاشبة غير مهمة أو غير ضرورية ومع ذلك، فإن الأدلة الحديثة المتراكمة توضح ان هذه النظرة ليست صحيحة دائماً [29 و31] (أنظر الفصل العاشر). إن الحشرات العاشبة تتنافس على الغذاء بطرائق مختلفة، من ضمنها التنافس بين الأفراد وذلك من خلال:-

1-) المهاجمة الانية للأنسجة المختلفة للعائل الغذائي [130].

2-) الإصابة المؤقتة المنفصلة (مثال ذلك استحثاث الاستجابة النباتية).

3-) الهجمات المكانية المنفصلة. مثال ذلك تسريع سريان العناصر الغذائية في النبات أوعن طريق استحثاث المقاومة الجهازية التي قد تؤثر في العاشبات على الأجزاء الأخرى من نفس النبات.

لقد وجد ان التغذية المسبقة لقافز الأوراق *Prokelisia* على عصارة نبات الـ Cordgress أثرت على تغذية الجيل التالي بشكل سلبي، إن هذا التنافس المتأخر بين الأنواع يبدو انه مرتبط بتغير القيمة الغذائية للنبات خاصة في مستويات الأحماض الامينية [34]. إن زيادة الأدلة حول أهمية التنافس بين الحشرات العاشبة ودوره في نشوء الحشرات العاشبة ذات النمط المتخصص من الحياة يحتاج إلى اعادة تقييم. وذلك على الرغم من ان التنافس مهم أكثر مما نعتقد حالياً.

ثالثاً) انخفاض الموت بسبب الأعداء الطبيعية Reduced mortality from natural enemies:- للحشرات العاشبة العديد من الأعداء مثل المفترسات من مفصليات الأرجل والطفيليات والمفترسات الفقرية. هناك أمثلة مختلفة عن كيفية قيام النبات بزيادة تأثير اعداء العاشبات مثل المفترسات والطفيليات الحشرية [37] أو حتى المفترسات من الطيور [88]. ومع ذلك فإن الحشرات العاشبة قد تستثمر دفاعات عوائلها النباتية لمصلحتها في الدفاع عن نفسها ضد المفترسات والطفيليات ومسببات الأمراض (انظر الفصل العاشر). مثال ذلك، وجد أن الحشرات العاشبة قد تقوم بحجز بعض مركبات ايض النبات واستثمارها في دفاعاتها ضد أعدائها، وذلك عندما تكون أي الحشرة العاشبة قد تكيفت للدفاعات النباتية لتجنب تأثيراتها السلبية. إن الحشرات العاشبة المتخصصة تكون عادة أكثر قدرة على الهروب من أعدائها الطبيعية مثل

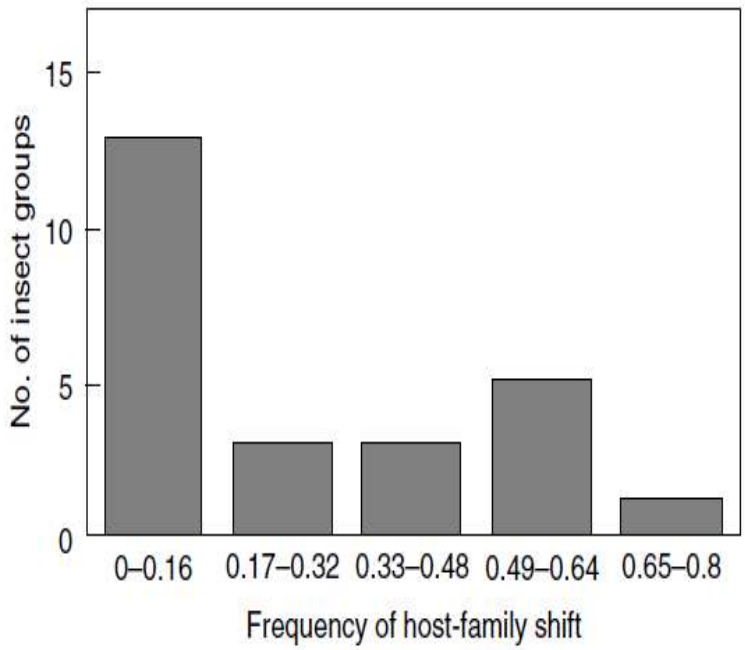
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

المفترسات العامة [16]. مثال ذلك وجد في مجموعة من تجارب البيوت الزجاجية ان زنابير الـ Vespids المتغذية اختارت اليرقات عامة التغذية أكثر من اختيارها لليرقات متخصصة التغذية [12]. كذلك فإن العاشبات المتخصصة تحتاج الى وقت اقل لقبول العائل النباتي [15و42] وقد تكيفت أجزاء فمها لتسمح لها بتغذية كفؤة أكثر، والتي تشجع بدورها فرص الحشرات في الهروب من المفترسات [14]. بعد كل ذلك، وخلال التغذية على العائل النباتي فإن فرص سقوطها ضحية لأعدائها أكثر من 100 مرة مما لو كانت في وضع الراحة [13] مثال ذلك، وجد من خلال الملاحظات المكثفة ليرقات الـ *Uresiphita reversalis*، وجد أن أغلبية هذه اليرقات العاشبة قد قتلت بواسطة البق المفترس من الـ Anthorids خلال عملية التغذية مقارنة باليرقات وهي في وضع الراحة [13].

إن انخفاض نسبة الموت بسبب الأعداء الطبيعية في الحشرات العاشبة المتخصصة هي نتيجة وليست سبباً للتخصص على النبات العائل [75] مع ذلك، فإن هناك عامل واحد مفرد يقف وراء تخصص الحشرة العاشبة، الا أن هذه الفكرة غير مقبولة [83] وذلك لأنه لغاية اليوم لا يوجد عامل واحد قد تم تشخيصه على أنه السبب في تخصص الحشرة على العائل النباتي، وذلك لان هناك أدلة كثيرة على وجود عدة عوامل تساهم في عملية التخصص [16 و108 و115].

رابعاً) الأصل الوراثي للعلاقات Phylogenetic relationships:- إن نشوء اختيارات العائل النباتي يمكن التحقق منه تجريبياً ومن خلالها تم الحصول على معلومات ممتعة حول تكيف الحشرات العاشبة على العائل النباتي. مع ذلك، فإن من الصعوبة تعقب عملية نشوء اختيارات العائل النباتي لفترات زمنية طويلة لتاريخ النشوء وذلك لعدم اعتماد مثل هذه الدراسات على المتحجرات. إن الأداة التي يمكن استخدامها للحصول على مثل هذه المعلومات هو عمل شجرة الأصل الوراثية Phylogenetic tree أو Cladogram، هذه الشجرة تظهر التعاقبات ومدى انفراج أو ابتعاد النوع عن الجد الشائع أو المعروف للنوع وعليه فقد تم عمل العديد من هذه الأشجار للحشرات العاشبة [45 و46]. الا أن عدد محدد من هذه الأشجار اظهر أن الأنواع الحشرية القريبة

من بعضها تتغذى على أنواع العوائل النباتية القريبة من بعضها [59]. (الشكل 11-11). في غالبية المجاميع الحشرية التي تم دراستها وجد أن تغير العائل النباتي من قبل الأنواع الحشرية العاشبة حدث في اقل من 17% من حالات التنوع في الحشرات [46].

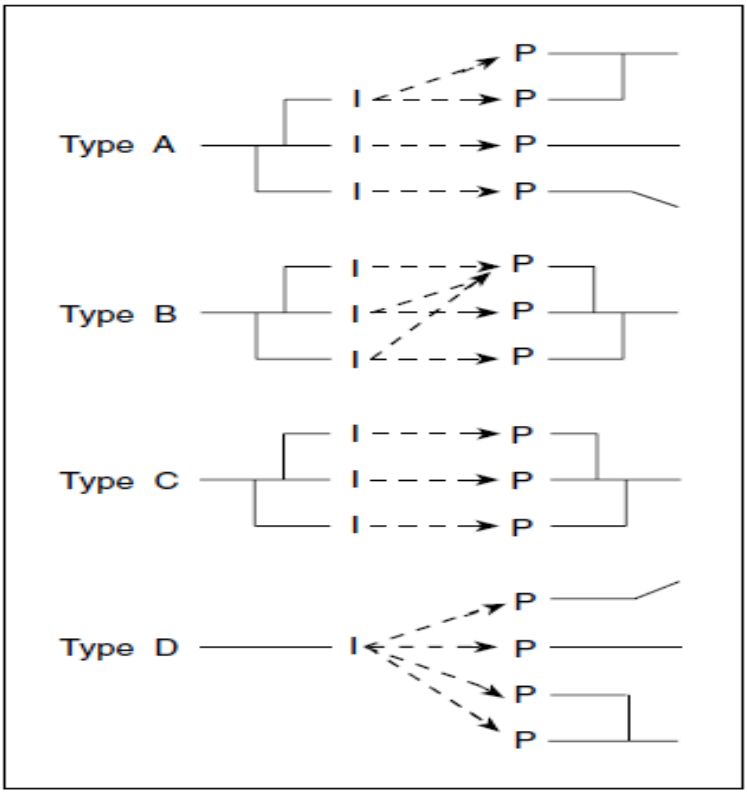


الشكل (11-11): تكرار توزيع تغيرات العائل الغذائي في العائلة لكل حادثة تنوع في 25 مجموعة حشرية عاشبة (عن Forrell واخرون، 1992) [46].

طريقة أخرى استخدمت للنظر في الأصل الوراثي للعلاقات هوعن طريق تعقب التناظر بين الأصول الوراثية للحشرات والعوائل النباتية. وقد تم بهذه الطريقة تمييز اربعة أنماط من هذه العلاقات (الشكل 11-12) [74] في النمط (A) يلاحظ أن الأنواع الحشرية القريبة من بعضها وراثياً تعيش على عوائل غذائية قليلة Oligophaous أو عائل غذائي واحد Monophagous لأنواع نباتية متقاربة عن بعد (عدم تطابق الاشجار الوراثية). مثال ذلك، وجد أن النوع الأوربي التابع للجنس *Yponomeuta* هو ذو تخصص ضيق على عائله النباتي التي تعود لأربعة عائلات نباتية، والتي تعود بدروها لثلاثة رتب نباتية [95]. اما النمط (B) فهو يمثل الحالة التي تعيش فيها أنواع حشرية متقاربة على عدد قليل أو جزئياً على عائل واحد من الأنواع النباتية

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

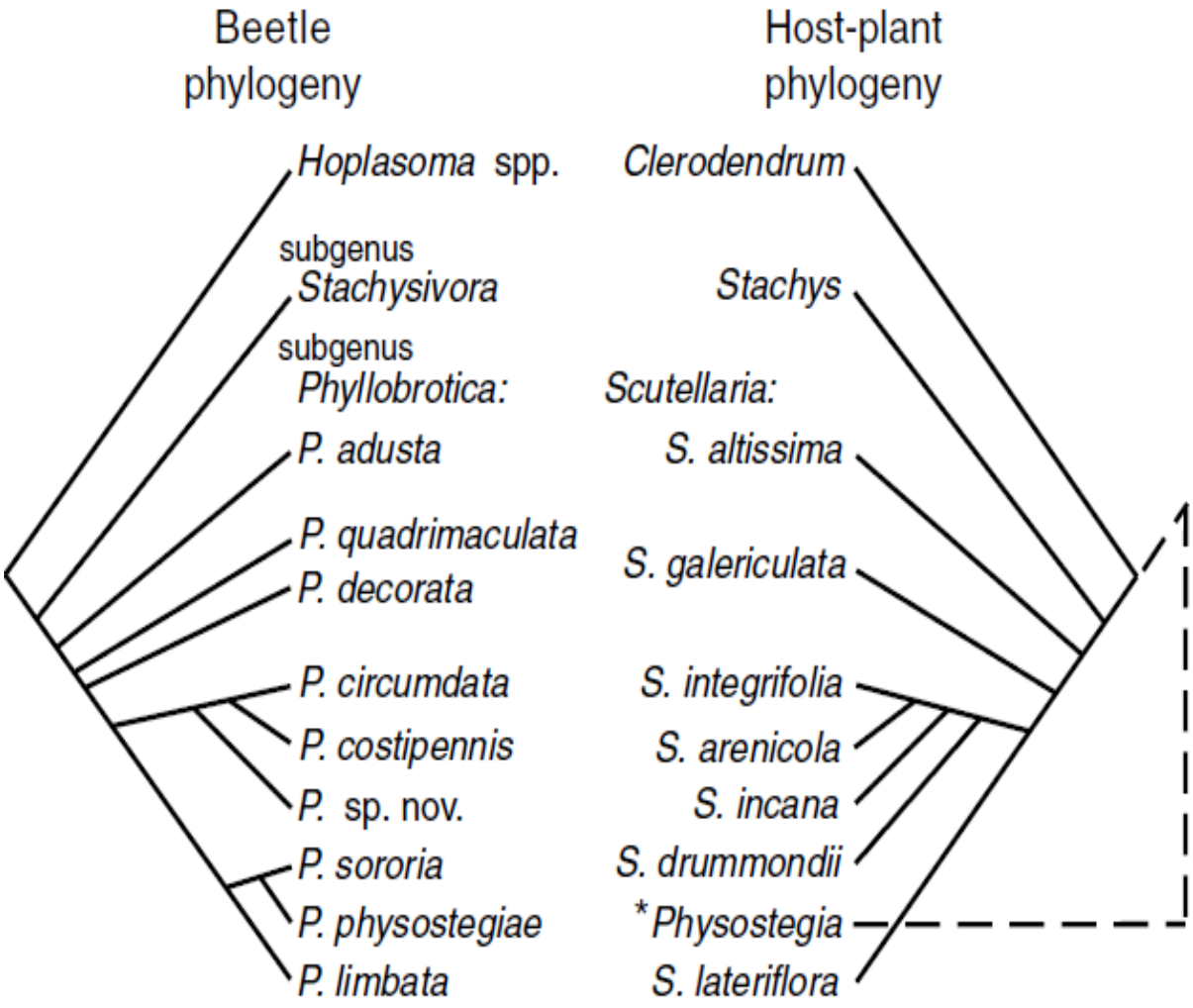
القريبة الصلة هنا النمط تعد اشجاره الوراثية متطابقة جزئياً المثال النموذجي لذلك هو أنواع فراشة اللهانة *Pieris napae* و*P. brassicae* و*P. rapae* حيث تفضل هذه الأنواع نفس أنواع النباتات من العائلة الصليبية (24) في النمط (C) يلاحظ ان الأنواع الحشرية القريبة الصلة تتغذى على عائل نباتي واحد لأنواع نباتية متقاربة وان اشجارها الوراثية تكون متطابقة بقوة. مثال لهذا النمط هو الجنس *Phyllobrotica* من عائلة خنافس الـ Chrysomelidae وعوائله النباتية في الشكل (11–13) في النموذج (D) يلاحظ أن الأنواع متعددة العوائل الغذائية تتغذى على أنواع نباتية تعود لعائلات نباتية مختلفة. إن النمطين (B) و(C) يمثلان الأشجار الوراثية المحافظة أي ان استنواع الحشرات العاشبة فيها غالباً ما يرافقه تغير بين المراتب التقسيمية القريبة للعوائل النباتية ان البحث الصريح عن درجة توافق الأشجار الوراثية للحشرات – النبات هي من الحالات النادرة.



الشكل(11-12): أنماط الأشجار الوراثية بين الأنواع الحشرية القريبة أو النوع الحشري المفرد وعوائلها النباتية حيث أن I= النوع الحشري العاشب، p = العائل النباتي، الخطوط المكسورة ذات الأسهم تشير إلى العلاقات الغذائية (عن Jermy، 1984) [74].

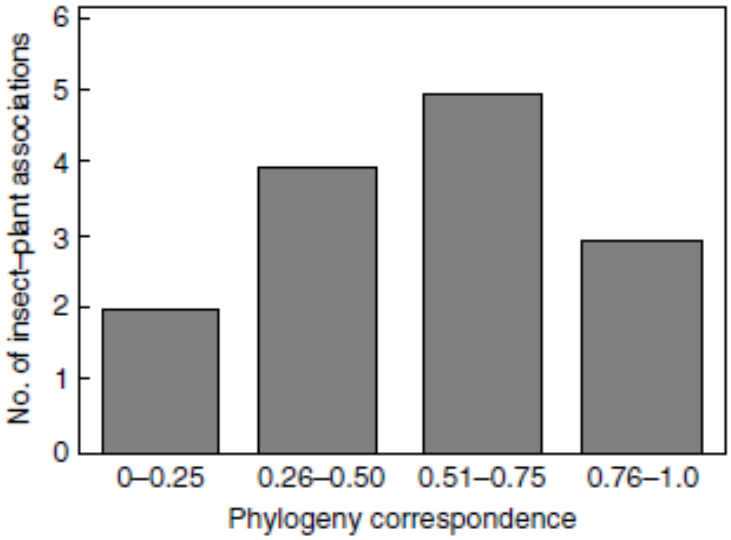
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

في دراسة تحليلية لـ 14 تجمع من الحشرات والنبات، وجد أن أكثر من نصف هذه التجمعات كان تناظر شجرتها الوراثية اقل من 0.5 على مقياس تتراوح بين 0.0–1.0 (الشكل 11–14) [46]. فيما كان التطابق معنوياً فقط في 25% من الحالات حديثاً، إن تطابق الأشجار الوراثية للأنماط (B) و(C) انظر الشكل (11–11) يمكن اعتباره تطابق تزيد عن أكثر من 0.5، بينما النمطين (A) و(D) يتوقع ان يحصلا على تطابق شجري يقل عن 0.5 (الشكل 11–14).



الشكل(11-13): الأشجار الوراثية للجنس *Phyllobrotica* من عائلة Chrysomelidae (مع جنسه الاخت *Hoplsoma*) وعوائله النباتية. أن كل مرتبة تقسيمية حشرية وضعت في مقابل عائلها النباتي إن أنواع الخنافس مجهولة العوائل والأنواع النباتية التي ليست عوائل لخنافس الجنس *Phyllobrotica* تم استبعادها (عن Farrel وMitter، 1990) [44].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل (11-14): تكرارتوزيع التطابق بين الاشجار الوراثية لـ 14 مجموعة حشرية مستقلة والاشجار الوراثية لمجاميع عوائلها النباتية وان مقياس التطابق المعتمد تراوح بين 0.0 -1.0 (عن Farrell واخرون،1991) [46].

حديثاً فان مثالا جديداً لتطابق الأشجار الوراثية تم عرضه لخنافس الـ Cerambycid ونباتات الـ Asclopias [45]. لذلك، وبالرغم من محدودية المعلومات وندرة حالات التطابق بين الأشجار الوراثية القريبة، الا أن هناك نسبة من التطابق الجزئي بين الأشجار الوراثية. مع ذلك، فإن عدد الدراسات في مجال تطابق الأشجار الوراثية لازال قليل جداً. والأكثر من ذلك، فإن من الممتع ملاحظة أن أفضل الأمثلة في مجال تطابق الأشجار الوراثية كان في الخنافس. وذلك لان كلا من الحشرات البالغة واليرقات يتغذيان على نفس النبات وهما بذلك يعتمدان بشكل كبير على عوائلهم النباتية مقارنة مثلاً بحشرات حرشفية الأجنحة.

النشوء المتبادل للحشرات العاشبة وعوائلها النباتية

Reciprocal evolution of herbivorous insects and their host plants

في عام 1964 اقترح الباحثان Ehrlich و Raven ان الحشرات العاشبة وعوائلها يشتركان في مسارات مختلفة خلال عملية النشوء المتبادل أو المشترك [43]. في العقود الأخيرة، فإن نظرية النشوء تعرضت للعديد من الشروحات والمناقشات [73 و74 و108 و126]. إن النشوء المشترك Co–evolution أو المتبادل يمكن تعريفه على أنه تغير

مشترك في ميزات الافراد في مجموعة سكانية واحدة استجابة لتغير نشوئي في ميزات الافراد في مجموعة سكانية ثانية يعقبها استجابة نشوئية من قبل المجموعة السكانية الثانية للتغيرات الحاصلة في المجموعة السكانية الأولى [73]. إن نظرية النشوء المشترك حفزت العديد من الدراسات في العقود الأخيرة. ففي دراسة حصرية لجمعية البيئة البريطانية في عام 1989 ذكرت ان علماء البيئة وضعوا نظرية النشوء المشترك بين النبات والحيوان من بين الخمسين نظرية الأكثر أهمية في علم البيئة [115].

لقد تم تمييز أنماط مختلفة من النشوء المشترك مثال ذلك:-

1-) النشوء المشترك الكلاسيكي Classical Co-evolution وهو النشوء المتبادل الحاصل بين أزواج من الأنواع.

2-) النشوء المشترك المنتشر Diffuse Co-evolution:- وفيه يعتبر النشوء المشترك هو تنافس مجتمعي أكثر من تداخل بين نوعين [80].

3-) النشوء المشترك الجغرافي الفسيفسائي Geographical Mosaic Co-evolution:- هذا النمط من النشوء المشترك يأخذ في الحسبان التباين المكاني الحاصل ضمن السكان، لذلك فإن هناك تغير مستمر في الأشكال الجغرافية للنشوء المشترك بين اثنين أو أكثر من الأنواع [125]. واستناداً إلى النمط الأخير فإن هناك الكثير من العمليات النشطة التي يحتاجها هذا النمط لإنتاج سلسلة من التكيفات والتكيفات المضادة والتي تصبح من السمات الثابتة في النوع [125]. وفيما يلي عرض لأهم ما يدور حول النشوء المشترك:-

اولاً) النقد الموجه لنظرية النشوء المشترك Criticism of the theory of co-evolution:- نقاط عديدة من النقد تم توجيهها لنظرية النشوء المشترك بين الحشرات العاشبة وعوائلها النباتية منها عدم حدوث مثل هذا النشوء وان صاحب هذا القول يدعي عدم تساوي أو تكافؤ طرفي عملية النشوء المشترك (الحشرات العاشبة وعوائلها النباتية) وان هذين الطرفين ساهما في التداخلات غير المتناظرة حيث يسلط النبات ضغطاً انتخابياً على الحشرة العاشبة، الا أن الحشرات العاشبة لا تسلط قوة انتخاب كافية على النبات من اجل حدوث الانتخاب المتبادل [74 و121]. ونتيجة لما سبق فإن

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الحشرات اعتبرت غير مؤثرة في نشوء النباتات. مثال ذلك وهو حقيقة أن الحشرات قد لا تكون متوفرة بأعداد كافية على ملئ المساحة التي تنتشر فيها الحشرة والتي ينتشر فيها عائلها النباتي ايضاَ والتي تمكنها من تسليط الضغط الانتخابي على العائل النباتي خاصة وان أفراد النوع الحشري الواحد ليست جميعها متشابهة إذ أن بعضها يكون ضعيف جداً ولا يمكن ان يتسبب في ظهور مقاومة نباتية ضد الحشرات. إن نظرية النشوء المشترك الكلاسيكية التي طرحها Ehrlich و Raven لشرح النشوء المشترك خاصة على مستوى النوع [43]. مع ذلك فإن اليات النشوء لا تعمل على مستوى النوع ولكنها ايضاً لا تعمل على مستوى الفرد. إن الانتقادات الموجهة لنظرية النشوء المشترك الكلاسيكي هي انتقادات صحيحة وذلك لان الأدلة الداعمة لهذه النظرية لازالت قليلة. وبالرغم من أن ذلك يدل على أن النظرية غير قابلة للتطبيق بشكل عام، الا أنها لا تتضمن عدم لعب النشوء المشترك دوراً في التداخلات بين الحشرات العاشبة وعوائلها النباتية. بدلاً من النشوء المشترك فإن المقترحات البديلة هي التداخلات غير المتناظرة بين النباتات والحشرات تقترح حدوث ما يعرف بالنشوء المتعاقب، وهذا يعني إن نشوء الحشرات العاشبة يعقب نشوء النباتات، الا أن العكس لا يحدث [74]. هذه النظرية وضعت كمقدمة من قبل الباحث Jermy حيث أشار إلى ان الحشرات تستفيد من النوخ أو البيئات الدقيقة الموجودة التي يمكن ان يوفرها النبات للحشرات. إن انتخاب العائل النباتي هي بشكل رئيس عملية سلوكية والتي يحكمها بشكل رئيس أجهزة الحس الكيميائية كما أن التكيف لنوعية الغذاء الذي يوفره العائل النباتي الجديد تعد عملية ثانوية في هذا المجال [74]. إن هذا الدليل أو البرهان لا يتفق مع ظاهرة ان سلوك الحشرة يمكن تحويره من خلال التعلم المرتبط Associative Learning (انظر الفصل الثامن) نتيجة لما سبق فإن الحشرات العاشبة تتعلم كيفية استخدام الإشارات النباتية لتجنب العائل النباتي السام أو غير المناسب لتغذية الحشرات. ولكي تتجنب الحشرات التوكسينات والعناصر الغذائية داخل النبات فإن الحشرات تستخدم اليات التغذية الراجعة في الذاكرة والتي تؤثر في سلوك الحشرة عند اختيار العائل النباتي. إن سلوك الحشرة هو نتيجة لتفسير المعلومات القادمة من

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

المستقبلات الكيميائية. إن الدراسات الخاصة بالتعليم المرتبط أظهرت ان بإمكان الحشرة الاستجابة لنفس المعلومة الكيميائية بطريقة معاكسة كنتيجة لتجارب سابقة مختلفة وذلك بوجود مثل هذه المعلومة. إن نفس الاشارة التي ادت بالحشرة إلى الانجذاب عند تقديمها للحشرة بوجود الغذاء يمكن للحشرة ايضاً ان تتجنبها عند ارتباطها المسبق بالجوع [41]. لذلك فإن استقبال الحشرة للإشارات من النبات تبقى هي العامل المحدد لقبول او رفض العائل النباتي مالم يتم تحوير تلك الإشارات من قبل عوامل أخرى مثل السمية أو تركيبة العناصر الغذائية. إن نوعية الغذاء هي عامل اساس في نشوء تفضيل الحشرة للنبات. إن الحشرة التي يحدث وأن تتغذى على نبات جديد من دون ان تتسمم. وقادرة على تمييز الإشارات أو المعلومات الكيميائية من النبات قد تستخدم هذه المعلومات لإيجاد مصدر الغذاء والذي ثبت انه مناسب. كذلك فإن من المقبول ان النباتات المعرضة للانتخاب الطبيعي بأكثر من نوع من الحشرات العاشبة لوحدها. إن المسببات المرضية المايكروبية واللبائن العاشبة والضغوط اللاحيوية جميع هذه العوامل يتوقع ان تسلط ضغطاً انتخابياً على النباتات. إن نظرية الانتخاب المتعاقب يبدوانها لا تعتبر العامل الانتخابي الرئيس في نشوء النبات التشكلي أو المظهري. إن خليط من العوامل يعتقد أنها تؤثر في عمليات الانتخاب على النبات. ان الدليل على ان النباتات تؤثر في نشوء الحشرات العاشبة وليس العكس يبدوانها تشكل ازمة مع المعلومات الحفرية التي أظهرت ان تنوع عائلات مغطاة البذور حدث بعد التنوع الرئيس في العائلات الحشرية [81].

ثانياً) دعم نظرية النشوء المشترك – Support for the theory of co-evolution:– بالرغم من ان نظرية النشوء المشترك التي قدمها الباحثان Ehrlich و Raven لنشوء العلاقات بين الحشرة – النبات [43]،قد جوبهت بالنقد الشديد، الا أنها كانت المحرك لأجراء كم كبير من الدراسات القيمة في مجال الضغوط الانتخابية التي تشكل العلاقات بين الحشرات والنباتات. هذه الدراسات جاءت بالعديد من الأدلة التي تدعم نظرية النشوء على عدة مستويات من التكامل. والأكثر من ذلك، فإن نظرية النشوء المشترك نفسها تضمنت خلال العقود الحديثة دور التباين على مستوى النويع.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

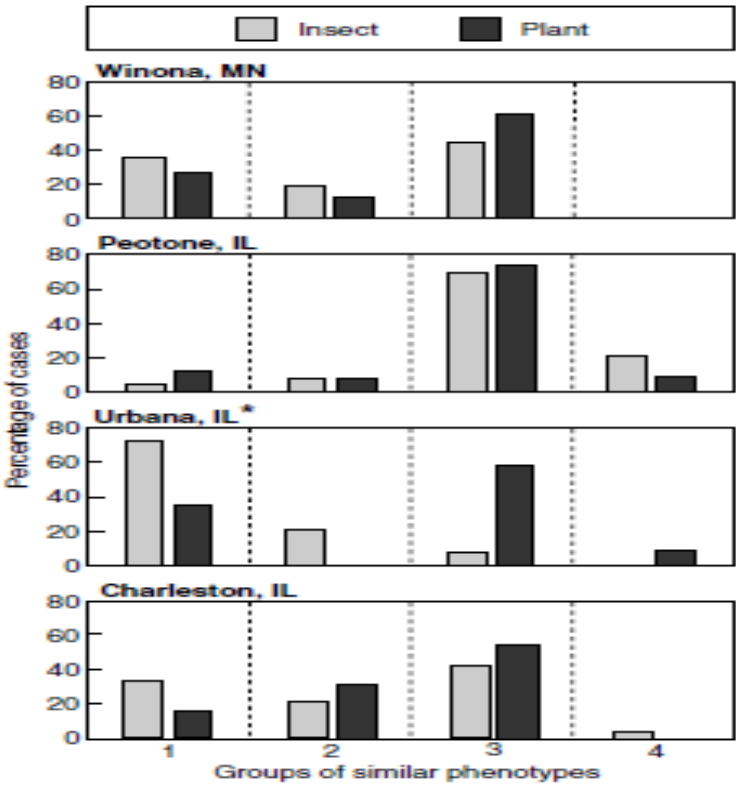
إن النشوء المتبادل يمكن أن نجده في عدة مستويات. فيما يلي عرض لأهم الأدلة والمشاكل المرتبطة بها التي تدعم نظرية النشوء المشترك:-

1-) **الأدلة الداعمة على مستوى النوع:**- مثال ذلك وجد أن الشجرة الوراثية للجنس *Phyllobrotica* من عائلة خنافس الـ Chrysomelidae وشجرة عوائله النباتية كانت متطابقة وذلك لان الأنواع الحشرية القريبة الصلة في هذا الجنس تعيش على عائل نباتي واحد هذه العوائل النباتية كانت ايضاً قريبة الصلة لبعضها، انظر الشكل (11-13) [44]. الا أن عدداً قليلاً من هذه الأشجار قد تم توثيقه [44 و45]. مع ذلك فإن علينا أن نفهم أن مجموع عدد الدراسات. المنجزة على الأشجار المتوازية أو المتطابقة كانت محدودة [46]، الا أن التطابق الشديد أو التام وجدت في الأشجار الوراثية التي تكون فيها الصفات أو الميزات ثابتة في النطاق الجغرافي لانتشار الأنواع [125]. والأكثر من ذلك فإن المقارنة بين الساعات الجزيئية المستقلة لخط خنافس الـ Chrysomilds التابعة للجنس *Blepharida* وعوائلها النباتية من عائلة Burseraceous أظهرت أن الدفاعات النباتية والدفاعات الحشرية المضادة كانت متناغمة أو متنوعة خلال أكثر من 100 مليون سنة.

2-) **الأدلة الداعمة على مستوى السكان:**- إن تحليل المجاميع السكانية المختلفة لنبات الجزر الأبيض (Parsnip) المعروف بالاسم *Pastinaca sativa* وحشرته العاشبة المتخصصة دودة الجزر الناسجة *Depressaria pastinacella* اظهر أن المجاميع السكانية للنبات أو الجزر كانت متعددة المظاهر Polymorphism حيث احتوت على أربعة أنماط مظهرية Phenotypic مرتبطة بتركيبة الـ Furanocoumarins الموجودة في الجزر كذلك فإن المجاميع السكانية العاشبة تتكون هي الأخرى من أنماط مظهرية مختلفة تبعاً لقدرتها على تأييض الأنواع المختلفة من مركبات الـ Furanocoumarins. لذلك، فإن هناك تباين مكاني في كل من نبات الجزر وحشرته العاشبة. والأكثر من ذلك، فإن هناك وضوح في درجة تكرار التطابق في ثلاثة مجاميع سكانية من أصل أربعة وذلك عند اعتبار أنماط النبات المظهرية والحشرة العاشبة كعناقيد او مجاميع (الشكل 11-15) [8] تحليل اخر لتوزيع

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

النباتات وسمية المركبات النباتية للحشرات العاشبة من جهة وتخصص الحشرات العاشبة من جهة أخرى، هذا التحليل زودنا بالدعم لعملية الهروب والتشعب لتنبؤات الباحثان Ehrlich و Raven التي وردت في نظريتهما في النشوء المشترك [43].إن مركبات الايض الثانوية مع التوزيع أو الانتشار الضيق لتلك المركبات تمثل المركبات الجديدة التي بدأت تشترك في الدفاعات النباتية حيث تكون أكثر سمية من مركبات الايض الثانوية واسعة الانتشار والتي تمثل المركبات الاقدم التي مضى على ظهورها فترة زمنية أطول [27]. إن هذا التحليل للمراجع الخاصة بالمركبات النباتية زودنا بالكثير من الأدلة المهمة الداعمة لنظرية النشوء المشترك.



الشكل(11-15): التوزيع التكراري للأنماط المظهرية للدودة الناسجة للجزر الأبيض *Depressaria pastinacella* ونباتات الجزر البرية *Pastinaca sativa* لكل من المجاميع السكانية الأربعة. وأن كل مجموعة مظهرية من المجاميع الأربعة تمثل النمط المظهري لنبات الجزر المنتج للـ Furanocomarins أو المظهر الحشري الخاص بإزالة سمية الـ Furanocomarins. ان عينات النبات المجموعة من منطقة Winona في ولاية Minessota و Peotona و Charleston في ولاية illinois أخذت من مكان قريب لجمع عذارى الحشرة. في مقابل ذلك فإن عينات الحشرة جمعت من منطقة Urbana في ولاية الينوي التي بلغت مساحتها 12 هكتاروان نباتات الجزر نمت في مساحة اقل (0.3 هكتار) ولم ترتبط بشكل مباشر بعذارى الحشرة. إن الشكل يظهر عدم تطابق معنوي بين النبات والحشرة (عن Berenbaum و Zangerl، 1998) [8].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

إن العمليات الحاصلة على مستوى الفرد والسكان تمثل التركيز الاولي في البحث عن حركيات النشوء، مثل الانتخاب الذي يعمل على الافراد بدلاً من الأنواع. وهذا بالضبط ما فعله Thompson عندما وضع مقدمة نظريته في النشوء الجغرافي الفسيفسائي المشترك [125]، هذه النظرية قالت ان عملية النشوء المشترك هي أكثر ديناميكية او حركية مما تبدو من دراسة افراد المجاميع السكانية أو توزيع الصفات في الأشجار الوراثية. بعد كل ذلك، فإن توزيع وانتشار الأنواع العاشبة وعوائلها النباتية لا يمكن ان تتداخل وان العائل النباتي يمكن ان يستخدم طرائق مختلفة للهرب من الحشرات العاشبة من ضمنها استعمار البيئات الدقيقة التي لم تصبح بعد مناسبة للحشرات العاشبة [31 و62]. أن تحليل التكيف المتبادل على مستوى النوع قد لا يجعل المستوى الذي حدث عنده التكيف حقيقة (1). وذلك لان الأفراد التي تداخلت مع العائل النباتي قد تعمل على تثبيت نمطها المظهري استجابة لشريكها (العائل النباتي).

3-) النموذج الرياضي Mathematical modelling:- ان النماذج الرياضية للنشوء المشترك أظهرت وجود اذرع للسلالات خلال دورات النشوء المشترك. إن النماذج التي تم بناءها اعتمدت على كلف Costs وفوائد المقاومة في النبات وكيف ان تكاليف الضراوة أو القابلية على ازالة السمية في العاشبات تتغير مع تباين مستويات الصفات [10]. مع ذلك فإن النمذجة والدراسات التجريبية لم تتفقا ولعل ذلك هو أحد الأسباب التي تبرر الدعم الضعيف لهذه النماذج المستخدمة من المعلومات التجريبية. والخلاصة ان المعلومات التي تدعم نظرية النشوء المشترك التقليدية هي معلومات قليلة ونادرة. إن نظرية النشوء المشترك مرتبطة بدفاعات النبات المباشرة وغير المباشرة والتي تقوم على تبادل المنفعة بين النبات والاعداء الطبيعية للعاشبات [35 و37 و110]. إن عملية تبادل المنفعة أوالـ Mutualism تعد من العمليات الأكثر شيوعاً في النشوء المشترك من عمليات التضاد Antagonistic [125].

الخلاصات Conclusions

إن الكائنات الثابتة ومنها النباتات تتعامل مع مدى واسع من الضغوط غير الحيوية والحيوية. إن وجود النباتات على كوكب الأرض أظهرت أنها قادرة بشكل جيد على

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

التعامل مع كل تلك الضغوط وإن البحث عن القوة الانتخابية الأكثر أهمية في نشوء النبات أنتجت شروحات كثيرة. وبالرغم من وجود كم كبير من الأدلة على تكيف الحشرات العاشبة على النباتات، فإن الأدلة على تكيف النباتات على الحشرات العاشبة كانت نادرة. واعتبر في الغالب ان التداخلات بين الحشرة – النبات تمتاز بأنها ضغوط انتخابية غير متناظرة. كذلك فإن هناك الكثير من الأدلة التي تشير إلى أن الضغط الانتخابي للحشرات على عوائلها النباتية هي: تحت التقدير. خاصة على مستوى الفرد وعلى المقياس الزمني القليل للنشوء، إن قوى الانتخاب المتبادلة قد تم توثيقها وان الفرضيات بهذا الخصوص كانت مهمة في توجيه البحوث التجريبية. إن من المتوقع ان النقاشات حول النشوء المشترك والطرائق التجريبية حول الانتخاب المتبادل سوف تستمر لعقود قادمة. إن نظرية النشوء الجغرافية الفسيفسائية التي تؤكد على التباين المكاني في عمليات النشوء ومن المتوقع ان تلعب دوراً مهماً في تمييز عمليات التباين المكاني، إن التقنيات الجزيئية قد تبدو ذات قيمة عالية في هذا المجال. إن الاليات التي تقف وراء تزامن. النشوء في الحشرات والنبات، اللذان يشكلان معاً تجمعات غنية في الأنظمة البيئية الأرضية. هذه التجمعات مادة مهمة للدراسة. إن فهم نشوء التداخلات بين الحشرة – النبات ستساهم في فهم أصول التنوع الحيوي وعلم الحياة ككل.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

References المصادر

1. Agrawal, A.A. (2001). Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. Science, 294, 321–6.
2. Agrawal, A.A. and Karban, R. (1999). Why induced defenses may be favored over constitutive strategies in plants. In The ecology and evolution of inducible defenses (ed. R. Tollrian and C.D. Harvell), pp. 45–61. Princeton University Press, Princeton.
3. Agrawal, A.A. and Kurashige, N.S. (2003). A role for isothiocyanates in plant resistance against the specialist herbivore *Pieris rapae*. Journal of Chemical Ecology, 29, 1403–15.
4. Asaoka, K. (2000). Deficiency of gustatory sensitivity to some deterrent compounds in 'polyphagous' mutant strains of the silkworm, *Bombyx mori*. Journal of Comparative Physiology A, 186, 1011–18.
5. Avison, T.I. (1988). Cited in Ref. 117.
6. Baldwin, I.T. (1998). Jasmonate-induced responses are costly but benefit plants under attack in native populations. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 95, 8113–18.
7. Becerra, J.X. (2003). Synchronous coadaptation in an ancient case of herbivory. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 100, 12804–7.
8. Berenbaum, M.R. and Zangerl, A.R. (1998). Chemical phenotype matching between a plant and its insect herbivore. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 95, 13743–8.
9. Berenbaum, M.R., Zangerl, A.R., and Nitao, J.K. (1986). Constraints on chemical coevolution: wild parsnips and the parsnib webworm. Evolution, 40, 1215–28.
10. Bergelson, J., Dwyer, G., and Emerson, J.J. (2001). Models and data on plant–enemy coevolution. Annual Review of Genetics, 35, 469–99.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

11. Berlocher, S.H. and Feder, J.L. (2002). Sympatric speciation in phytophagous insects: moving beyond controversy? Annual Review of Entomology, 47, 773–815.
12. Bernays, E.A. (1989). Host range in phytophagous insects: the potential role of generalist predators. Evolutionary Ecology, 3, 299–311.
13. Bernays, E.A. (1997). Feeding by lepidopteran larvae is dangerous. Ecological Entomology, 22, 121–3.
14. Bernays, E.A. (1998). Evolution of feeding behavior in insect herbivores—success seen as different ways to eat without being eaten. BioScience, 48, 35–44.
15. Bernays, E.A. (2001). Neural limitations in phytophagous insects: implications for diet breadth and evolution of host affiliation. Annual Review of Entomology, 46, 703–27.
16. Bernays, E. and Graham, M. (1988). On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. Ecology, 69, 886–92.
17. Boller, E.F., Russ, K., Vallo, V., and Bush, G.L. (1976). Incompatible races of european cherry fruit fly, *Rhagoletis cerasi* (Diptera-Tephritidae), their origin and potential use in biological control. Entomologia Experimentalis et Applicata, 20, 237–47.
18. Bush, G.L. (1969). Sympatric host race formation and speciation in frugivorous flies of the genus *Rhagoletis* (Diptera, Tephritidae). Evolution, 23, 237–51.
19. Bush, G.L. (1975). Sympatric speciation in phytophagous parasitic insects. In Evolutionary strategies of parasitic insects and mites (ed. P.W. Price), pp. 187–206. Plenum, New York.
20. Bush, G.L. (1987). Evolutionary behaviour genetics. In Evolutionary genetics of invertebrate behavior (ed. M.D. Huettel), pp. 1–5. Plenum, New York.
21. Caillaud, M.C. and Via, S. (2000). Specialized feeding behavior influences both ecological specialization and assortative mating in sympatric host races of pea aphids. American Naturalist, 156, 606–21.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

22. Carson, H.L. (1987). Colonization and speciation. In Colonization, succession and stability (ed. A.J. Gray, M.J. Crawley, and P.J. Edwards), pp. 187–206. Blackwell Scientific, Oxford.
23. Chew, F.S. (1977). Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous foodplants. 2. Distribution of eggs on potential foodplants. Evolution, 31, 568–79.
24. Chew, F.S. and Renwick, J.A.A. (1995). Host plant choice in Pieris butterflies. In Chemical ecology of insects (ed. R.T. Carde´ and W.J. Bell), pp. 214–38. Chapman & Hall, New York.
25. Cipollini, D. (2002). Variation in the expression of chemical defenses in *Alliaria petiolata* (Brassicaceae) in the field and common garden. American Journal of Botany, 89, 1422–30.
26. Claridge, M.F. (1995). Species concepts and speciation in insect herbivores. Planthopper case-studies. Bollettino di Zoologia, 62, 53–8.
27. Cornell, H.V. and Hawkins, B.A. (2003). Herbivore responses to plant secondary compounds: a test of phytochemical coevolution theory. American Naturalist, 161, 507–22.
28. Crawley, M.J. (1985). Reduction of oak fecundity by low-density herbivore populations. Nature, 314, 163–4.
29. Damman, H. (1993). Patterns of interaction among herbivore species. In Caterpillars. Ecological and evolutionary constraints on foraging (ed. N.E. Stamp and T.M. Casey), pp. 132–69. Chapman & Hall, New York.
30. Darwin, C., (1859). On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. Murray, London.
31. De Jong, P.W. and Nielsen, J.K. (2002). Host plant use of *Phyllotreta nemorum*: do co-adapted gene complexes play a role? Entomologia Experimentalis et Applicata, 104, 207–15.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

32. Denholm, I., Devine, G.J., and Williamson, M.S. (2002). Evolutionary genetics. Insecticide resistance on the move. Science, 297, 2222–3.
33. Denno, R.F., McClure, M.S., and Ott, J.R. (1995). Interspecific interaction in phytophagous insects: competition reexamined and resurrected. Annual Review of Entomology, 40, 297–331.
34. Denno, R.F., Peterson, M.A., Gratton, C., Cheng, J.A., Langellotto, G.A., Huberty, A.F., et al. (2000). Feeding induced changes in plant quality mediate interspecific competition between sap-feeding herbivores. Ecology, 81, 1814–27.
35. Dicke, M. and Sabelis, M.W. (1989). Does it pay plants to advertize for bodyguards? Towards a cost – benefit analysis of induced synomone production. In Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants (ed. H. Lambers, et al.), pp. 341–358. SPB Publishing, The Hague.
36. Dicke, M. and Vet, L.E.M. (1999). Plant–carnivore interactions: evolutionary and ecological consequences for plant, herbivore and carnivore. In Herbivores: between plants and predators (ed. H. Olff, V.K. Brown, and R.H. Drent), pp. 483–520. Blackwell Science, Oxford.
37. Dicke, M. and Van Loon, J.J.A. (2000). Multitrophic effects of herbivore-induced plant volatiles in an evolutionary context. Entomologia Experimentalis et Applicata, 97, 237–49.
38. Dicke, M., Van Poecke, R.M.P., and De Boer, J.G. (2003). Inducible indirect defence of plants: from mechanisms to ecological functions. Basic and Applied Ecology, 4, 27–42.
39. Dicke, M., Van Loon, J.J.A., and De Jong, P.W. (2004). Ecogenomics benefits community ecology. Science, 305, 618–19.
40. Dobler, S., Mardulyn, P., Pasteels, J.M., and Rowell-Rahier, M. (1996). Host-plant switches and the evolution of

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

chemical defense and life history in the leaf beetle genus Oreina. Evolution, 50, 2373–86.
41. Drukker, B., Bruin, J., and Sabelis, M.W. (2000). Anthocorid predators learn to associate herbivore induced plant volatiles with presence or absence of prey. Physiological Entomology, 25, 260–5.
42. Dukas, R. (2004). Causes and consequences of limited attention. Brain Behavior and Evolution, 63, 197–210.
43. Ehrlich, P.R. and Raven, P.H. (1964). Butterflies and plants: a study in coevolution. Evolution, 18, 586–608.
44. Farrell, B. and Mitter, C. (1990). Phylogenesis of insect/plant interactions: have Phyllobrotica leaf beetles (Chrysomelidae) and the lamiales diversified in parallel? Evolution, 44, 1389–403.
45. Farrell, B.D. and Mitter, C. (1998). The timing of insect/plant diversification: might Tetraopes (Coleoptera: Cerambycidae) and Asclepias (Asclepiadaceae) have co-evolved? Biological Journal of the Linnean Society, 63, 553–77.
46. Farrell, B.D., Mitter, C., and Futuyma, D.J. (1992). Diversification at the insect–plant interface. BioScience, 42, 34–42.
47. Feder, J.L., Chilcote, C.A., and Bush, G.L. (1990a). Regional, local and microgeographic allele frequency variation between apple and hawthorn populations of *Rhagoletis pomonella* in western Michigan. Evolution, 44, 595–608.
48. Feder, J.L., Chilcote, C.A., and Bush, G.L. (1990b). The geographic pattern of genetic differentiation between host associated populations of *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae) in the eastern United States and Canada. Evolution, 44, 570–94.
49. Fine, P.V.A., Mesones, I., and Coley, P.D. (2004). Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. Science, 305, 663–5.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

50. Fox, L.R. (1988). Diffuse coevolution within complex communities. Ecology, 69, 906–7.
51. Fox, L.R. and Morrow, P.A. (1981). Specialization: species property or local phenomenon? Science, 211, 887–93.
52. Fraenkel, G.S. (1959). The raison d'eˆtre of secondary plant substances. Science, 129, 1466–70.
53. Frey, J.E. and Bush, G.L. (1990). Rhagoletis sibling species and host races differ in host odor recognition. Entomologia Experimentalis et Applicata, 57, 123–31.
54. Frey, J.E. and Bush, G.L. (1996). Impaired host odor perception in hybrids between the sibling species *Rhagoletis pomonella* and *R. mendax*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 80, 163–5.
55. Frey, J.E., Bierbaum, T.J., and Bush, G.L. (1992). Differences among sibling species *Rhagoletis mendax* and *R. pomonella* (Diptera, Tephritidae) in their antennal sensitivity to host fruit compounds. Journal of Chemical Ecology, 18, 2011–24.
56. Fritzsche-Hoballah, M.E. and Turlings, T.C.J. (2001). Experimental evidence that plants under caterpillar attack may benefit from attracting parasitoids. Evolutionary Ecology Research, 3, 553–65.
57. Fry, J.D. (1989). Evolutionary adaption to host plants in a laboratory population of the phytophagous mite *Tetranychus urticae* Koch. Oecologia, 81, 559–65.
58. Funk, D.J. and Bernays, E.A. (2001). Geographic variation in host specificity reveals host range evolution in *Uroleucon ambrosiae* aphids. Ecology, 82, 726–39.
59. Futuyma, D.J. and Mitter, C. (1996). Insect–plant interactions: the evolution of component communities. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, 351, 1361–6.
60. Gardner, S.N. and Agrawal, A.A. (2002). Induced plant defence and the evolution of counter-defences in herbivores. Evolutionary Ecology Research, 4, 1131–51.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

61. Glawe, G.A., Zavala, J.A., Kessler, A., Van Dam, N.M., and Baldwin, I.T. (2003). Ecological costs and benefits correlated with trypsin protease inhibitor production in *Nicotiana attenuata*. Ecology, 84, 79–90.
62. Hanski, I. (1999). Metapopulation ecology. Oxford University Press, Oxford.
63. Hanson, F.E. (1976). Comparative studies on induction of food preferences in lepidopterous larvae. Symposia Biologica Hungarica, 16, 71–7.
64. Ho, T.H. (1965). The life history and control of the diamondback moth in Malaya. Ministry of Agriculture Co-operation Bulletin, 118, 1–26.
65. Hoballah, M.E., Kollner, T.G., Degenhardt, J., and Turlings, T.C.J. (2004). Costs of induced volatile production in maize. Oikos, 105, 168–80.
66. Hsiao, T.H. and Hsiao, C. (1985). Hybridization and cytoplasmic incompatibility among alfalfa weevil strains. Entomologia Experimentalis et Applicata, 37, 155–9.
67. Huettel, M.D. and Bush, G.L. (1972). The genetics of host selection and its bearing on sympatric speciation in Procecidochares (Diptera: Tephritidae). Entomologia Experimentalis et Applicata, 15, 465–80.
68. Jaenike, J. (1985). Genetic and environmental determinants of food preference in *Drosophila tripunctata*. Evolution, 39, 362–9.
69. Jaenike, J. (1987). Genetics of oviposition preference in *Drosophila tripunctata*. Heredity, 59, 363–9.
70. Janz, N. (1998). Sex-linked inheritance of host-plant specialization in a polyphagous butterfly. Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences, 265, 1675–8.
71. Janz, N., Nyblom, K., and Nylin, S. (2001). Evolutionary dynamics of host-plant specialization: a case study of the tribe Nymphalini. Evolution, 55, 783–96.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

72. Janzen, D.H. (1974). Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. Biotropica, 6, 69–103.
73. Janzen, D.H. (1980). When is it coevolution? Evolution, 34, 611–12.
74. Jermy, T. (1984). Evolution of insect host plant relationships. American Naturalist, 124, 609–30.
75. Jermy, T. (1988). Can predation lead to narrow food specialization in phytophagous insects? Ecology, 69, 902–4.
76. Karban, R. and Agrawal, A.A. (2002). Herbivore offense. Annual Review of Ecology and Systematics, 33, 641–64.
77. Kennedy, G.G. and Barbour, J.D. (1992). Resistance variation in natural and managed systems. In Plant resistance to herbivores and pathogens. Ecology, evolution and genetics (ed. R.S. Fritz and E.L. Simms), pp. 13–41. University of Chicago Press, Chicago.
78. Kessler, A., Halitschke, R., and Baldwin, I.T. (2004). Silencing the jasmonate cascade: induced plant defenses and insect populations. Science, 305, 665–8.
79. Klun, J.A. and Maini, S. (1979). Genetic basis of an insect chemical communication system: the European corn borer (Lepidoptera, Pyralidae). Environmental Entomology, 8, 423–6.
80. Labandeira, C.C. (1998). Early history of arthropod and vascular plant associations. Annual Review of Earth and Planetary Sciences, 26, 329–77.
81. Labandeira, C.C. and Sepkoski, J.J. (1993). Insect diversity in the fossil record. Science, 261, 310–15.
82. Labandeira, C.C., Johnson, K.R., and Wilf, P. (2002). Impact of the terminal Cretaceous event on plant-insect associations. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 99, 2061–6.
83. Lawton, J.H. and McNeill, S. (1979) Between the devil and the deep blue sea: on the problem of being a herbivore. In

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

Population dynamics (ed. R.M. Anderson, B.D. Turner, and L.R. Taylor), pp. 223–44. Blackwell, Oxford.
84. Leslie, J.F. and Dingle, H. (1983). A genetic basis of oviposition preference in the large milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 34, 215–20.
85. Louda, S.M. and Potvin, M.A. (1995). Effect of inflorescence feeding insects on the demography and lifetime fitness of a native plant. Ecology, 76, 229–45.
86. Louda, S.M. and Rodman, J.E. (1996). Insect herbivory as a major factor in the shade distribution of a native crucifer (*Cardamine cordifolia* A. Gray, bittercress). Journal of Ecology, 84, 229–37.
87. Ma¨gdefrau, K. (1959). Vegetationsbilder der Vorzeit (3rd edn). G. Fischer, Jena.
88. Mantyla, E., Klemola, T., and Haukioja, E. (2004). Attraction of willow warblers to sawfly-damaged mountain birches: novel function of inducible plant defences? Ecology Letters, 7, 915–18.
89. Marquis, R.J. (2004). Herbivores rule. Science, 305, 619–21.
90. Marshall, J.L. (2004). The Allonemobius–Wolbachia host–endosymbiont system: evidence for rapid speciation and against reproductive isolation driven by cytoplasmic incompatibility. Evolution, 58, 2409–25.
91. Mauricio, R. and Rausher, M.D. (1997). Experimental manipulation of putative selective agents provides evidence for the role of natural enemies in the evolution of plant defense. Evolution, 5, 1435–44.
92. May, R.M. (1981). Theoretical ecology: principles and applications. Blackwell, Oxford.
93. Mayr, E. (1954). Change of genetic environment and evolution. In Evolution as a process (ed. J. Huxley, A.C. Hardy, and E.B. Ford), pp. 157–80. Allen & Unwin, London.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

94. Mayr, E. (2004). 80 years of watching the evolutionary scenery. Science, 305, 46–7.
95. Menken, S.B.J., Herrebout, W.M., and Wiebes, J.T. (1992). Small ermine moths (*Yponomeuta*): their host relations and evolution. Annual Review of Entomology, 37, 41–88.
96. Michel, A., Arias, R.S., Scheffler, B.E., Duke, S.O., Netherland, M., and Dayan, F.E. (2004). Somatic mutation-mediated evolution of herbicide resistance in the nonindigenous invasive plant hydrilla (*Hydrilla verticillata*). Molecular Ecology, 13, 3229–37.
97. Mitter, C., Farrell, B., and Wiegmann, B. (1988). The phylogenetic study of adaptive zones—has phytophagy promoted insect diversification? American Naturalist, 132, 107–28.
98. Mopper, S. (1996). Adaptive genetic structure in phytophagous insect populations. Trends in Ecology and Evolution, 11, 235–8.
99. Morin, P.A., Luikart, G., and Wayne, R.K. (2004). SNPs in ecology, evolution and conservation. Trends in Ecology and Evolution, 19, 208–16.
100. Mu¨ ller, F.P. (1985). Genetic and evolutionary aspects of host choice in phytophagous insects, especially aphids. Biologisches Zentralblatt, 104, 225–37.
101. Ng, D. (1988). A novel level of interactions in plant– insect systems. Nature, 334, 611–13.
102. Nielsen, J.K. and De Jong, P.W. (2005). Temporal and host-related variation in frequencies of genes that enable *Phyllotreta nemorum* to utilize a novel host plant, Barbarea vulgaris. Entomologia Experimentalis et Applicata, 115, 265–70.
103. Panda, N. and Khush, G.S. (1995). Host plant resistance to insects. CABI, Wallingford.
104. Pappers, S.M., Van der Velde, G., Ouborg, N.J., and Van Groenendael, J.M. (2002). Genetically based

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

polymorphisms in morphology and life history associated with putative host races of the water lily leaf beetle, *Galerucella nymphaeae*. Evolution, 56, 1610–21.

105. Pelozuelo, L., Malosse, C., Genestier, G., Guenego, H., and Frerot, B. (2004). Host-plant specialization in pheromone strains of the European corn borer *Ostrinia nubilalis* in France. Journal of Chemical Ecology, 30, 335–52.
106. Preston, C.A., Laue, G., and Baldwin, I.T. (2001). Methyl jasmonate is blowing in the wind, but can it act as a plant–plant airborne signal? Biochemical Systematics and Ecology, 29, 1007–23.
107. Ratzka, A., Vogel,H.,Kliebenstein, D.J.,Mitchell-Olds,T., and Kroymann, J. (2002). Disarming the mustard oil bomb. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 99, 11223–8.
108. Rausher, M.D. (1988). Is coevolution dead? Ecology, 69, 898–901.
109. Rodriguez, R.L., Sullivan, L.E., and Cocroft, R.B. (2004). Vibrational communication and reproductive isolation in the *Enchenopa binotata* species complex of treehoppers (Hemiptera: Membracidae). Evolution, 58, 571–8.
110. Sabelis, M.W., Van Baalen, M., Bakker, F.M., Bruin, J., Drukker, B., Egas, M., et al. (1999). The evolution of direct and indirect plant defence against herbivorous arthropods. In Herbivores: between plants and predators (ed. H. Olff, V.K. Brown, and R.H. Drent), pp. 109–66. Blackwell, Oxford.
111. Scheirs, J. and De Bruyn, L. (2002). Integrating optimal foraging and optimal oviposition theory in plant–insect research. Oikos, 96, 187–91.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

112. Scheirs, J., De Bruyn, L., and Verhagen, R. (2000). Optimization of adult performance determines host choice in a grass miner. Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences, 267, 2065–9.
113. Schilthuizen, M. (2001). Frogs, flies and dandelions: the making of species. Oxford University Press. Oxford.
114. Schneider, J.C. and Roush, R.T. (1986). Genetic differences in oviposition preference between two populations of *Heliothis virescens*. In Evolutionary genetics of invertebrate behavior (ed. M.D. Huettel), pp. 163–71. Plenum, New York.
115. Schultz, J.C. (1988). Many factors influence the evolution of herbivore diets, but plant chemistry is central. Ecology, 69, 896–7.
116. Scriber, J.M., Giebink, B.L., and Snider, D. (1991). Reciprocal latitudinal clines in oviposition behavior of *Papilio glaucus* and *P. canadensis* across the Great Lakes hybrid zone: possible sex-linkage of oviposition preferences. Oecologia, 87, 360–8.
117. Sheck, A.L. and Gould, F. (1993). The genetic basis of host range in *Heliothis virescens*: larval survival and growth. Entomologia Experimentalis et Applicata, 69, 157–72.
118. Simms, E.L. and Rausher, M.D. (1989). The evolution of resistance to herbivory in *Ipomoea purpurea*. II. Natural selection by insects and costs of resistance. Evolution, 43, 573–85.
119. Steppuhn, A., Gase, K., Krock, B., Halitschke, R., and Baldwin, I.T. (2004). Nicotine's defensive function in nature. PLoS Biology, 2, e217.
120. Stride, G.O. and Straatman, R. (1962). The host plant relationship of an Australian swallowtail *Papilio augeus*,

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

and its significance in the evolution of host plant selection. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales, 87, 69–78.

121. Strong, D.R., Lawton, J.H., and Southwood, T.R.E. (1984). Insects on plants: community patterns and mechanisms. Harvard University Press, Cambridge, MA.
122. Tabashnik, B.E. (1986). Evolution of host utilization in Colias butterflies. In Evolutionary genetics of invertebrate behavior (ed. M.D. Huettel), pp. 173–84. Plenum Press, New York.
123. Thompson, J.N. (1987). Symbiont-induced speciation. Biological Journal of the Linnean Society, 32, 385–93.
124. Thompson, J.N. (1988). Evolutionary genetics of oviposition preference in swallowtail butterflies. Evolution, 42, 1223–34.
125. Thompson, J.N. (1994). The coevolutionary process. University of Chicago Press, Chicago.
126. Thompson, J.N. (1999). Specific hypotheses on the geographic mosaic of coevolution. American Naturalist, 153, S1–S14. LOGY
127. Thompson, J.N. and Pellmyr, O. (1991). Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera. Annual Review of Entomology, 36, 65–89.
128. Thompson, J.N., Wehling, W., and Podolsky, R. (1990). Evolutionary genetics of host use in swallowtail butterflies. Nature, 344, 148–50.
129. Tooker, J.F., Koenig, W.A., and Hanks, L.M. (2002). Altered host plant volatiles are proxies for sex pheromones in the gall wasp *Antistrophus rufus*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 99, 15486–91.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

130. Van der Putten, W.H., Vet, L.E.M., Harvey, J.A., and Wa¨ckers, F.L. (2001). Linking above- and below-ground multitrophic interactions of plants, herbivores, pathogens, and their antagonists. Trends in Ecology and Evolution, 16, 547–54.
131. Van Drongelen, W. and Van Loon, J.J.A. (1980). Inheritance of gustatory sensitivity in F1 progeny of crosses between *Yponomeuta cagnagellus* and *Yponomeuta malinellus* (Lepidoptera). Entomologia Experimentalis et Applicata, 28, 199–203.
132. Van Loon, J.J.A., De Boer, J.G., and Dicke, M. (2000). Parasitoid–plant mutualism: parasitoid attack of herbivore increases plant reproduction. Entomologia Experimentalis et Applicata, 97, 219–27.
133. Via, S. (1990). Ecological genetics and host adaptation in herbivorous insects: the experimental study of evolution in natural and agricultural systems. Annual Review of Entomology, 35, 421–46.
134. Vrieling, K., Smit, W., and Van der Meijden, E. (1991). Tritrophic interactions between aphids (*Aphis jacobaeae* Schrank), ant species, *Tyria jacobaeae* L. and *Senecio jacobaea* L. lead to maintenance of genetic variation in pyrrolizidine alkaloid concentration. Oecologia, 86, 177–82.
135. Waldvogel, M. and Gould, F. (1990). Variation in oviposition preference of *Heliothis virescens* in relation to macroevolutionary patterns of heliothine host range. Evolution, 44, 1326–37.
136. Wasserman, S.S. and Futuyma, D.J. (1981). Evolution of host plant utilization in laboratory populations of the

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

southern cowpea weevil *Callosobruchus maculatus* F. (Coleoptera: Bruchidae). Evolution, 35, 605–17.

137. Weeks, A.R., Reynolds, K.T., Hoffmann, A.A., and Mann, H. (2002). Wolbachia dynamics and host effects: what has (and has not) been demonstrated? Trends in Ecology and Evolution, 17, 257–62.
138. Whittaker, R.H. (1977). Evolution of species diversity in land communities. Evolutionary Biology, 10, 1–67.
139. Williams, K.S. and Simon, C. (1995). The ecology, behavior, and evolution of periodical cicadas. Annual Review of Entomology, 40, 269–95.
140. Wittstock, U., Agerbirk, N., Stauber, E.J., Olsen, C.E., Hippler, M., Mitchell-Olds, T., et al. (2004). Successful herbivore attack due to metabolic diversion of a plant chemical defense. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 101, 4859–64.
141. Wood, T.K. (1993). Diversity in the New World Membracidae. Annual Review of Entomology, 38, 409–35.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الفصـل الثاني عشر
تبادل المنفعة الممتاز بين الحشرات والأزهار

تمهيد

تبادل المنفعة

ثبات الزهرة

حركيات التلقيح

حركة الملقحات بين النورة متعددة الأزهار

المنافسة

النشوء

حفظ الطبيعة

الاقتصاد

الخلاصات

المصادر

تمهيد

إن اكتئاب كاهن مدرسة Lutheran في ألمانيا نتيجة عمله في تلك المدرسة، قام الكاهن C.K.Sprengel بمراجعة طبيبه الخاص الذي نصحه بدراسة الطبيعة لتسهيل عملية شفائه من الاكتئاب، وقد علمه بعض أساسيات علم النبات بعد ذلك ونتيجة مثابرة Sprengel تمكن من دراسة مورفولوجية الأزهار، وإفراز الرحيق ووظائفه بشكل عميق، وفي عام 1793 طبع كتابه المعروف (أسرار الطبيعة التي تظهر في تركيب وإخصاب الأزهار) (الشكل 12-1) [116].



الشكل (12-1): صفحة العنوان لكتاب C.K.Sprengel وهوكتاب تقليدي يوضح دور الحشرات في التلقيح.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

في هذا الكتاب شرح المؤلف على أساس ملاحظته لأكثر من 500 نوع نباتي، معظمها كانت من مغطاة البذور خنثى، تحتاج إلى الحشرات الملقحة لكي تنتج البذور، هذه النظرة سببت أزمة لان الاعتقاد السائد في ذلك الوقت هو أن إنتاج البذور هو نتيجة التلقيح الذاتي. وبسبب اعتبار علماء النبات المعاصرين الكاهن Sprengel انه شخص غير متخصص فإن أعماله قد أهملت لأكثر من 60 سنة، إلى أن تم الاهتمام بها من قبل تشارلز داروين [128]. إن Sprengel لم يسأل لماذا لم تسمح الطبيعة بالإخصاب الذاتي، أما داروين فقد أثار هذا السؤال وفكر بعمق حول المعنى الحيوي للإخصاب او التلقيح المختلط. إن ملاحظات Sprengel حفزت من فهمه أن عملية التلقيح المختلط تزيد من عملية التباين الوراثي والتي تشكل الوسط او البيئة المناسبة للانتخاب الطبيعي. إن داروين في كتابه عن أصل الأنواع اوضح إثباته للخلاصات التي توصل إليها Sprengel وإضافة عدة تجارب أكدت دور الحشرات في عملية التلقيح [22]. على النقيض من عالم الحيوان، فإن معظم نباتات مغطاة البذور (80%) هي ثنائية الجنس Bisexual. حيث تحميل أزهار خنثى، تحوي على السداة Stamen والمدقة Pistil. وان 10% من نباتات العالم تمتلك أزهار تحوي سداة ومدقة على نباتات منفصلة (ثنائية المسكن Dioecy). إن الأساس في الأزهار ثنائية الجنس Bisexual هو تشجيع الإخصاب الذاتي وبمستويات عالية وتحقيق التربية الداخلية Indreeding، ولكن وكما بينا لاحقاً وكما لاحظ كل من Sprengel و Darwin، فإن النباتات تتجنب التلقيح الذاتي. هذه الصفة تعد من الأمور الحدية او الحاكمة في نشوء النباتات. اذ أن النباتات طورت آليات مختلفة لمنع حدوث الإخصاب او التلقيح الذاتي. هذه الاليات على نوعين وكلاهما يعتمد على الفصل بين الجنسين وذلك من خلال ما يأتي:-

1-) الاختلاف في توقيت نضج السداة والمبايض.

2-) عدم التوافق الذاتي وهذه الطريقة تعتمد على قابلية النباتات للتمييز بين حبوب لقاحها وحبوب لقاح النباتات الأخرى حيث تسمح فقط لحبوب لقاح النباتات الأخرى بتلقيحها.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

إن ما يقرب من ثلثي النباتات الزهرية يتم تلقيحها بواسطة الحشرات. وبالمقابل فإن النباتات تمنح لناقلات حبوب اللقاح الغذاء بشكل رحيق وحبوب لقاح. وهي أغذية مفضلة من الحشرات حيث قد يحتوي الرحيق على ما يقرب من 50% من السكريات فيما تحوي حبوب اللقاح ما بين 15–60% بروتينات وعناصر ضرورية أخرى [96 و106] إن ما سبق يمثل حالة من تبادل المنفعة واسعة الانتشار. بالرغم من أن الحشرات والأزهار يشكلان مثالاً ممتازاً لتبادل المنفعة Mutualism، فإن درجة تبادل المنفعة هذه تتباين بين الأنواع، وأن التداخل المعتمد Interdependence للأزهار والملقحات يغطيان مدى واسع. وعند أحد نهايتي هذا المدى فإن الشركاء في هذه العملية (الأزهار والملقحات) يكونان متخصصان جداً وان التداخل هو سؤال الحياة والموت. مثال ذلك أشجار التين وزنابيرها المتخصصة والتي بلغت ذروة التخصص أي أن كل نوع من التين يتم تلقيحها بنوع معين من الزنابير. إن إناث الزنابير تقوم بتلقيح أزهار التين وتضع بيضها في الأزهار. بعد ذلك تقوم ذرية الزنابير بالنمو داخل البذور حيث تغادر البالغات البذور ولكنها تبقى داخل الثمار، حيث تتزاوج، بعد ذلك تطير الإناث لتضع بيضها في شجرة تين أخرى والتي تقع على مسافة تصل إلى 10 كم او أكثر. إن الإناث المهاجرة تعمل كعربة ناقلة لحبوب اللقاح. بعد وضعها البيض تموت الإناث داخل ثمار التين. هذه الحالة تمثل حالة الاعتماد المطلقة على بعض Interpendenc [14 و85].

في النهاية الأخرى لمدى او طيف العلاقة بين الأزهار والملقحات هو التضاد Antagonistic [123]. مثال ذلك نباتات الاوركيد من جنس *Ophrys* والتي تعد طفيليات جنسية على ملقحاتها والتي يمكن أن تؤدي دورها في الحياة من دون أزهار الاوركيد. أما العلاقات الأخرى بين الأزهار والحشرات فتقع بين نهايتي طيف العلاقات بين الأزهار والحشرات.

تبادل المنفعة Mutualism

إن العديد من أنواع النباتات ذات الألوان المميزة والأزهار ذات الرائحة تحتاج إلى الحشرات الملقحة لزيادة إنتاجيتها من البذور (الجدول 12–1) [10]. مثال ذلك نبات

قرن الغزال *Lotus corniculatus* لا ينتج أي بذور عند غياب الملقحات. الا أن زيارة نحلة واحدة لهذا النبات تجعله ينتج عدة بذور لكل زهرة، ولكي يصل هذا النبات لأعلى مستوى من التلقيح فإنه يحتاج من 12–25 زيارة [84]. كذلك فإن نبات كاسر الصخر *Saxifrago hirculus* ذو الأزهار الصفراء ينبغي زيارته عدة

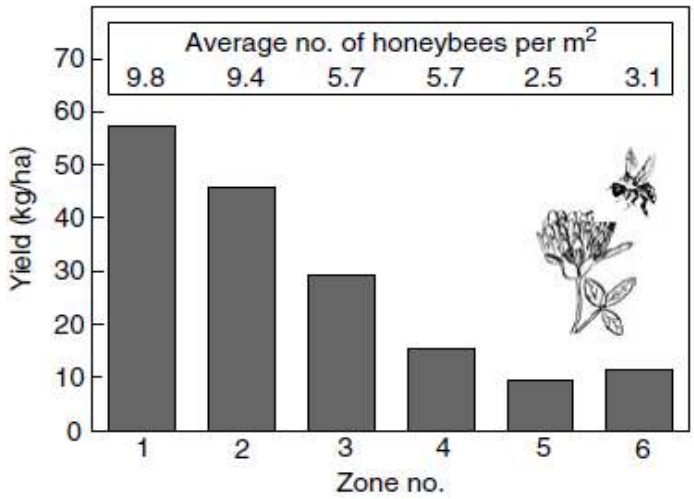
الجدول (12-1): تأثير استبعاد الحشرات الزائرة (بالأخص النحل الطنان) على إنتاج البذور في أربعة أنواع نباتية من عائلة Ericaceae في نظام بيئي مغمور. ان نسبة الثمار المنتجة للبذور تم مقارنتها ما بين تلك المغلفة بأكياس وغير المغلفة (Reader، 1975) (10).

Plant species	Seed production (%)	
Wild rosemary (*Andromeda glaucophylla*)	33.6	0.7
Swamp laurel (*Kalmia polifolia*)	55.6	0
Labrador tea (*Ledum groenlandicum*)	96.2	1.0
Large cranberry (*Vaccinium macrocarpon*)	55.7	4.0

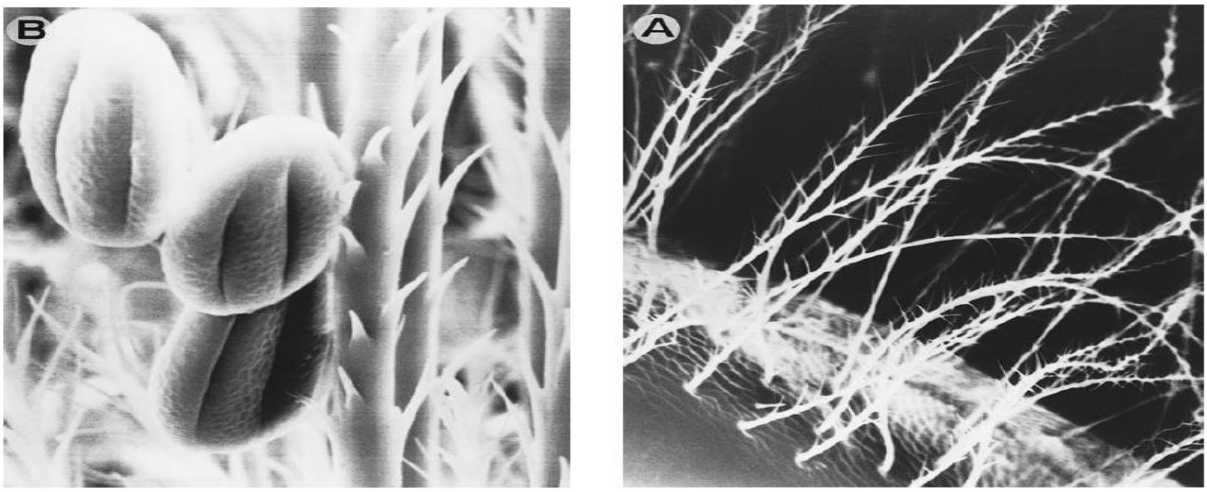
مرات من قبل الحشرات لضمان الإنتاج المثالي من البذور. وبعد ما يقرب من 200 زيارة من قبل الحشرات الملقحة. والتي تم خلالها من إسقاط 350 حبة لقاح على اسدية أزهار كاسر الصخر، فإن هذه الأزهار أنتجت كمعدل 30 بذرة لكل زهرة [91]. لذلك، فإن الأزهار عادة ينبغي ان تقوم الحشرات الملقحة بزيارتها أكثر من مرة لزيادة أعداد البذور المنتجة إلى المستوى المثالي. ان الملقحات المختلفة تجلب بذور اللقاح من أباء مختلفة وعليه فإن المجازفة في ان تجلب هذه الملقحات حبوب للقاح غير متوافقة امر وارد ولكن يمكن تعويضه في المحاصيل الزراعية والبستنية لان عملية التلقيح وإنتاج البذور غالباً ما تكون غير مثالية وذلك بسبب عدم كفاية أعداد الملقحات الطبيعية لذلك في مثل هذه الحالات يمكن تحسين الإنتاج وذلك من خلال جلب خلايا النحل إلى المناطق المزروعة (الشكل 12–2) [30]. من وجهة نظر الحشرات، فإن حبوب اللقاح والرحيق يشكلان مصادر غذائية مهمة. فنحل العسل والنحل الطنان

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

يحصلان على كامل احتياجاتهما الغذائية من هاتين المادتين من الأزهار وقد جهزا بالأدوات المناسبة لجمع كميات كبيرة منهما. إذ أن أجسام النحل مغطى بغطاء كثيف من شعيرات ريشية وبوجود خطاطيف صغيرة تستطيع ان تمسك وتحمل حبوب اللقاح عند ملامسة الحشرة لمئبر الزهرة. ان التصاق حبوب اللقاح بالحشرات الملقحة يزيد من كفاءة عملية النقل (الشكل 12–3). إن حبوب لقاح النباتات هوائية التلقيح تفتقر إلى الأكياس الزيتية التي تساعد حبوب اللقاح في الالتصاق بالحشرات الناقلة.



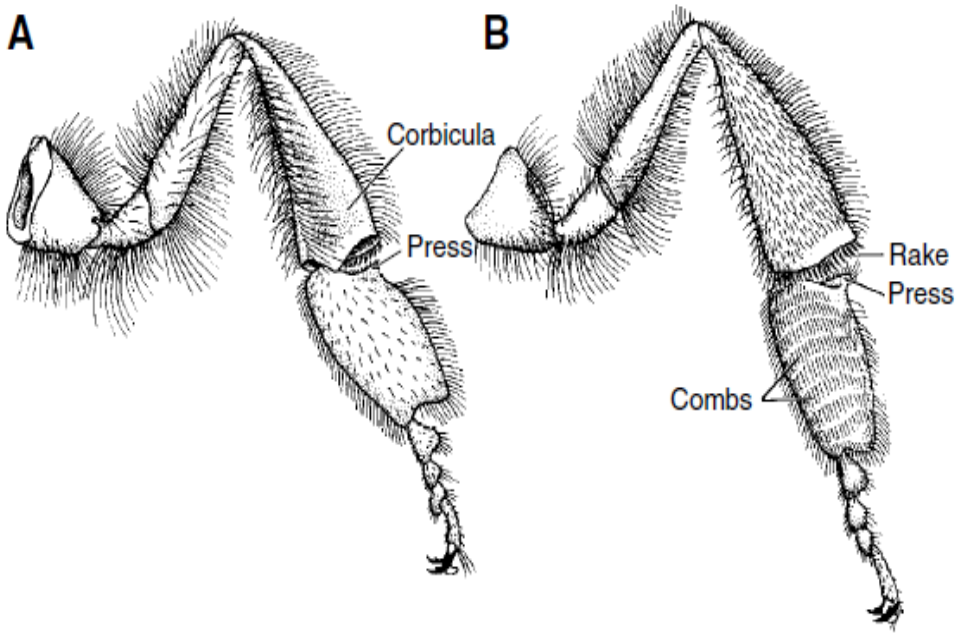
الشكل (12-2): انتاج البذور في البرسيم الأحمر *Trifolium pretense* ينخفض عند زيادة المسافة عن خلايا النحل. لقد تم قياس إنتاج البذور في ستة مواقع، 1 يبعد 122 م عن خلايا النحل والموقع 6 يبعد ما بين 610 -732 م. (عن Braun وآخرون، 1953) [9].



الشكل(12-3): (A) الشعيرات الريشية المغلفة لسطح جسم نحل العسل حيث يلاحظ وجود الأسنان والخطاطيف والتي تساعد في عملية جمع حبوب اللقاح. (B) الغلاف ذو الشعر المحيط برأس النحل الطنان مع بعض حبوب اللقاح الملتصقة بالشعيرات الشوكية (عن Barth، 1985) [5].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

إضافة لما سبق ولزيادة قابلية نقل حبوب اللقاح فإن وجود هذا الزيت او الشعيرات يساعد في الحفاظ على حرارة الجسم وبذلك يبقى النحل نشيطاً في درجات الحرارة المنخفضة [47]. وخلال الطيران فإن خرماشة Rakes النحل الموجودة على الأرجل تقوم بجمع حبوب اللقاح ووضعها في سلة جمع حبوب اللقاح بالتعاون مع الأرجل حيث تقع سلة حبوب اللقاح إلى الجانب الخارجي الخلفي من الأرجل (الشكل 12-4).



الشكل(12-4): الرجل الخلفية لشغالة نحل العسل. (A) السطح الخارجي وتظهر فيه سلة جمع حبوب اللقاح Corbicula وتتكون من قضيب مقعر شائك مجهز بشعيرات قوية. أما الكابسة Press فتعمل على كبس حبوب اللقاح في السلة. (B) السطح الداخلي مع الأمشاط والخرماشة حيث يعملان على معالجة حبوب اللقاح إلى الكابسة قبل دفع حبوب اللقاح إلى النهاية السفلية لسلة الجمع. (عن Snodgrass، 1935) [114].

إن شغالات النحل بما تملكه من أدوات لجمع حبوب اللقاح فإن بإمكان الشغالات حمل من 10-20 ملغم من حبوب اللقاح. إن خلية النحل تضم ما بين 10-50 ألف حشرة تستهلك بحدود 20 كغم من حبوب اللقاح و60كغم من العسل سنوياً. إن حبوب اللقاح تجهز النحل بالبروتين من اجل التكاثر والنمو. ان بإمكان الشغالة حمل ما يقرب من 125 ملغم وهوما يعادل وزن الحشرة البالغة [113]. إن الرحيق يحوي في تركيبه ما يشبه عصارة اللحاء، حيث يحوي من 10-70% من السكريات بالوزن. كما يحتوي

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الرحيق على مركبات أخرى مثل الأحماض الامينية والدهون والمعادن ومركبات ثانوية توجد بكميات قليلة. أما السكريات فهي مهمة في محتواها من الطاقة. ان وجود الاحماض الامينية في الرحيق تعمل على جذب الملقحات التي تنقصها المصادر البديلة [2]. إن من الغريب ايضاً أن بعض الأنواع النباتية تنتج رحيق سام او طارد لبعض الحشرات الزائرة للأزهار. إن عدة فرضيات اقترحت لشرح هذه الظاهرة، الا أنه لا يتوفر لحد الآن شرح مقبول لهذه الظاهرة [1]. بالرغم من أن النبات والحشرة الملقحة يعتمدان كلياً على بعضهما البعض، وان الشريكين في حالة انتخاب من اجل زيادة قدرتها على استثمار كل منها لبعضهما البعض. ان النباتات في حاجة لاستقبال حبوب اللقاح من نباتات نفس النوع على مباسمها ما أمكن ذلك، والى النقل المتبادل لحبوب لقاحها إلى مياسم الأزهار لأفراد من نفس نوعها. إن الناقل المثالي وخلال كل زيارة يجب ان يلامس المئبر Anther والمياسم Stigma ويتحرك بسرعة بين النباتات حيث يبحث بنشاط عن أزهار نفس النوع. لغرض إجبار النباتات او الأزهار لملقحاتها على زيارتها فان عملية الانتخاب تقتضي إفراز كمية من الرحيق لجذب النحل ولكن ليس بالكميات الكبيرة التي تمنع النحلة من زيارة الأزهار الأخرى. واستناداً إلى نظرية الرعي المثالي او الأقصى فإن الحشرات الملقحة تسعى لجمع أكبر كمية من الغذاء مع محاولة خفض او تقليل الطاقة اللازمة لجمع الغذاء من خلال تقليل فترة الجمع. إن هذا يعني ان الأزهار ذات الرحيق الغزير السريان تكون هي المفضلة من قبل الملقحات لزيارتها من بين الأنواع الأخرى خلال رحلة الرعي.

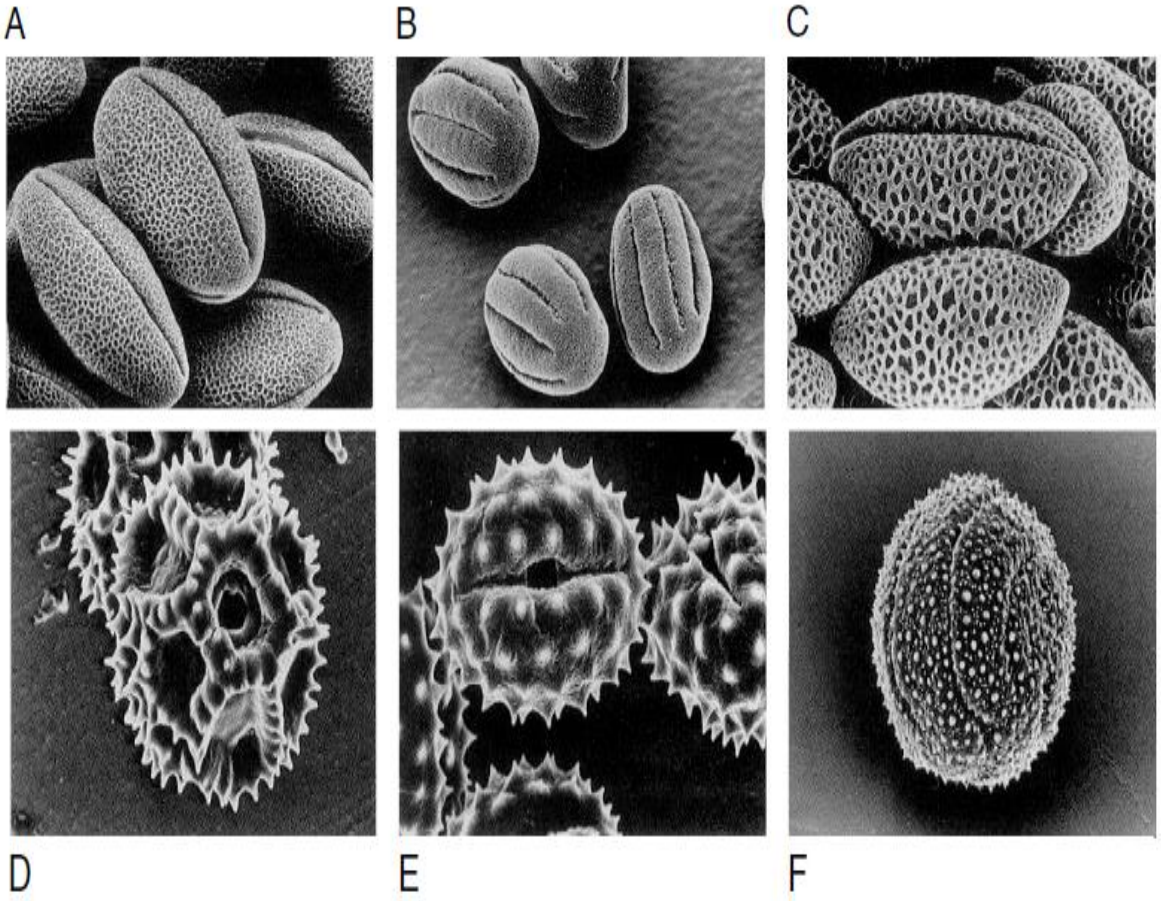
ثبات الزهرة Flower constancy

إن الفرد الواحد من نحل العسل يحدد زيارته لأزهار نوع واحد من النباتات ويهمل أزهار الأنواع الأخرى من النباتات حتى لو كانت مناسبة له خلال رحلة الرعي. إن النزعة للتخصص يمكن أن ترجع لما يعرف بثبات الزهرة. أن ظاهرة ثبات الزهرة ذات أهمية حاكمة في علم بيئة التلقيح وفي النشوء لذلك فإن هذه الظاهرة أخذت انتباه خاص من الباحثين ان المقصود بثبات الزهرة هو زيادة الملقح لنفس النوع من الازهار. إن دقة الملقح لا تحسن فقط كفاءة الرعي، ولكنها تساعد ايضاً في العزل التكاثري

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

لأنواع النبات، وذلك من خلال ادامة اختلاف الأنواع. هذا النمط من التخصص يتضمن عمليات التعلم المعتمدة على تمييز الأزهار من على مسافة وعلى اكتساب المهارة اللازمة لجمع حبوب اللقاح والرحيق من الأزهار المختلفة. إن فائدة سلوك ثبات الزهرة يمكن ان يعزى إلى القابلية المحدودة للتعلم او لتذكر كيفية التعامل اللحظي للتعامل مع أنماط زهرية مختلفة [132]. إن النحل قد يرعى بكفاءة أعلى إذ كان جهازه الحسي وسلوكه قد تم تثبيته مؤقتاً بطريقة معينة. ولفهم ذلك فإن الحشرة يبدو أنها تستخدم إلية ادراكها الحسي للبحث عن صورة لإيجاد الأزهار، كما تفعل الحشرات العاشبة خلال اختيارها للعائل الغذائي وكما تفعل المفترسات عند اختيارها للفريسة [34 و38]. إن ثبات الزهرة يمكن قياسه من خلال فحس مكونات حمل الحشرة من حبوب اللقاح استناداً إلى صفات جدران حبوب اللقاح، حيث تتميز حبوب اللقاح بزركشة جدرانها (الشكل 12-5) [83]. إن ثبات الأزهار عادة يمكن التعبير عنه كنسبة مئوية للأفراد التي يكون حملها من حبوب اللقاح خلال رحلة الرعي نقياً [21 و86]. إن تحليل تركيبة حمل حبوب اللقاح أظهرت درجة عالية من ثبات الأزهار وكما يظهر في الجدول (12-2). وهي أكثر ثباتاً من الارقام المذكورة في الجدول السابق وهذا يعني أن تعريف الحمل الصافي او النقي من حبوب اللقاح هو تعريف محدد وان الحمل المختلط من حبوب اللقاح غالباً ما يحتوي كميات صغيرة من حبوب لقاح لواحد او أكثر من الأنواع النباتية. مثال ذلك، وجد أن 19% من الحمل المختلط كان شغالة نحل العسل في الجدول (12-2) لان الحمل الصافي او النقي بلغ 81%. إن فترة الثبات على نوع الزهرة قد تختلف بشكل واضح. حيث وجد في الغالب أن نحل العسل يبقى على أزهار النوع النباتي الواحد خلال رحلة الرعي الواحدة. أفراد أخرى اظهروا فترات أطول في زيارة نفس النوع من الأزهار لمدة عدة ساعات او عدة أيام. كما أن الشغالات المختلفة لخلية نحل العسل قد تظهر ثباتاً على أزهار عدة أنواع نباتية، وان خلايا النحل المختلفة بالكامل قد تتخصص على الأزهار المختلفة. مع ذلك فان ثبات الأزهار المطلق يعد مضاد او معاكس للإنتاج ويمنع الحشرات من اكتشاف مصادر زهرية أخرى. وعليه فإن النحل الانفرادي يقوم بفحص أزهار الأنواع الأخرى بشكل

ثابت لتعقب فيما إذا كان هناك مزيدا من الأزهار وتكون النتيجة إظهار النحل الانفرادي درجات منخفضة من الثبات على الأزهار مقارنة بنحل العسل. في الحالة الأخيرة فان زيادة الكفاءة عن طريق الاستكشاف لمصادر الغذاء المتوفرة.



الشكل(12-5): حبوب اللقاح (A) لنبات *Ballota nigra* ذوثلاثة منخفضات طولية (B) لنبات *Galium plaustre* ذات عدة منخفضات طولية (C) لنبات *Leontodon sexatilis* (D) لنبات *Senecia jacobaea* (E) لنبات *Butomus umbellatus* (F) لنبات *Friocoulon aquaticum* حيث تظهر المنخفضات بشكل حلزوني (عن Proctor وآخرون، 1996) [96].

الجدول (12-2): ثبات الأزهار في بعض فوق عائلة Apoides (عن Grant، 1950) [43].

Genus	Pure pollen load (%)
Apis (honeybee)	81
Megachile (leafcutter bee, solitary)	65
Bombus (bumblebee)	55
Halictus (sweet bee, solitary)	81
Andrena (mining bee, solitary)	54
Anthophora (mining bee, solitary)	20

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

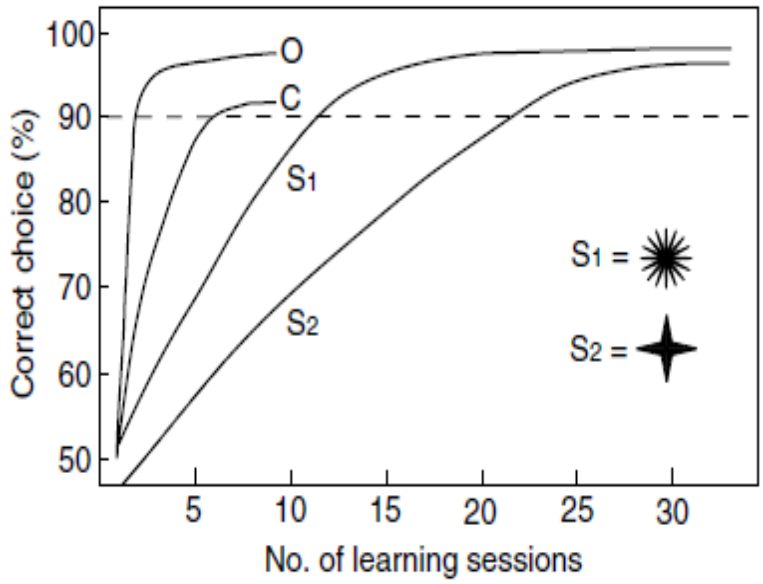
من خلال تحليل حمل حبوب اللقاح والملاحظات الحقلية المباشرة ظهر انه ليس جميع أنواع الملقحات أظهرت نفس الدرجة من الثقة لنوع واحد من الأزهار. وعلى الرغم من تفوق النحل الاجتماعي على المجاميع الأخرى من الملقحات، فإنه تم ملاحظة وجود نزعة للقيام بالزيارات المتعاقبة لأزهار نفس النوع من قبل النحل من خارج فوق عائلة Apoidea. مثال ذلك ما تم ملاحظته في بعض الفراشات وبدرجة اقل الذباب الحوام Hoverflies من عائلة Syrphidae [41 و74 و134] ان موضوع الثبات على النوع الزهري الواحد يعتمد على ما يأتي:-

اولاً) تمييز الزهرة Flower recognition:- إن درجة الثبات على الأزهار لا يتطلب فقط القدرة على التعلم السريع لتمييز نوع الزهرة ولكن تحتاج ايضاً إلى القابلية على تمييز الأزهار الأخرى التابعة لنفس النوع بسرعة وذلك على أساس الصفات المميزة لها وذلك لخفض احتمالية الخطأ. إن بإمكانية العديد من الملقحات الربط بين العديد من صفات الزهرة مثل (الشكل واللون والرائحة) مع الغذاء. يعد لون الزهرة من بين أهم الإشارات البصرية التي تتمكن من خلالها الملقحات من تحديد موقع الزهرة وتمييزها عن الأزهار الأخرى من مسافة معينة. أن تذكر صفات الزهرة مثل اللون او مصدر الغذاء يزيد من كفاءة سلوك الرعي. أن بإمكانية نحل العسل تذكر لون الزهرة بدقة تصل إلى 90%. وذلك بعد ستة زيارات يحصل من خلالها النحل على جائزة الغذاء (الشكل 12-6). إن فراشة اللهانة *Pieris rapae* تستطيع اختيار اللون الذي سبق وان تغذت عليه لمرة واحدة بدقة تصل إلى 82% [75]. في تجارب مع فراشات أخرى من عائلة Paplionidae المعروفة بالاسم *Bottus philenor* أظهرت أن قابلية الفراشات على التعلم او التعرف على اللون في فراشات النوع السابق تبقى مؤثرة وذلك لأنها تظهر نوع من التعلم المرتبط بين نوعين من المنبهات هما الرعي للحصول على الغذاء وسلوك وضع البيض. هذا التعلم يمكن اناث الفراشات من الرعي الكفوء للحصول على مصادر الرحيق وتحديد مواقع وضع البيض خاصة عند توافق كلا النشاطين في الوقت [136]. إن اختيار انعكاس طيف الأزهار وأنظمة إبصار اللون في الملقحات قد تطور مع مرور الوقت سوية من خلال العلاقة المتبادلة لقد ساد اعتقاد

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

خاطئ لفترة طويلة بالقول ان الحشرات لا ترى الأزهار الحمراء [13]. إن استثمار الثبات على الزهرة في الملقحات من غشائية الأجنحة بشكل مثالي ولمنع الاختيار الخاطئ للأزهار من قبل ملقحاتها، فإن ألوان الأزهار يجب ان تختلف ما أمكن عن أزهار الأنواع متباينة الموطن. ان ألوان الأزهار في النباتات من كاسيات البذور تظهر نوع من التدرج الحاد في طيف اللون حيث يكون لها أطوال موجية دقيقة تكون عندها الملقحات أكثر حساسية للاختلافات الموجودة في الطيف اللوني [12]. إن فحص جميع النباتات لبيئات معينة اظهر ان ألوان الأزهار كانت أكثر تنوعاً وأكثر تمييزاً من قبل الحشرات مقارنة بالإنسان. هذه الحقائق تشير إلى وجود تناغم في نشوء ألوان الأزهار مع النظام الحسي للملقحات من نحل العسل او ان يكون البديل هو عملية النشوء المشترك [79]. إن الأشكال والنماذج تبدو أكثر صعوبة لكي تتعلمها الحشرات، وان الحشرات تحتاج من 10–30 محاولة للوصول إلى مستوى من الدقة يكافئ ذاكرة اللون (الشكل 12–6). إن الأشكال الأكثر تعقيداً يمكن تعلمها بشكل أسرع من الأشكال البسيطة ويرجع ذلك إلى التفضيل الغريزي للأشكال ذات التخطيطات الكثيفة. ويعني بذلك الأشكال الحاوية على نسبة عالية بين الطول المحيط بالشكل الكبير وطول الأشكال التي يضمها الشكل. ان الانجذاب للإشارات البصرية يمكن ان تزداد بوجود الرحيق. إن أحد أوجه شكل الزهرة المهم للتعرف عليها من قبل الملقحات هو فيما إذ كان الشكل متناظر جانبياً او شعاعياً. إن الدقة العالية للشكل الذي يستقبله او يستلمه النحل (والحشرات الاخرى) يتم تأكيده او توضيحه من خلال قدرته لتعقب عدم اكتمال تناظر شكل الزهرة. إذ أن الأزهار كاملة التناظر تنتج رحيق أكثر من تلك الأزهار التي تظهر تذبذباً في تناظرها. ان الملقحات تسلط ضغط انتخابي على الأزهار من اجل ان يكون شكلها منتظماً [36]. إن الدرجة العالية من الثبات على نوع الزهرة لا يتطلب فقط القدرة السريعة على تعلم نوع الوردة التي ستمنح الجائزة (الغذاء) للحشرة الملقحة، ولكنها تتطلب ايضاً القابلية على تمييز أزهار نفس النوع بسرعة على أساس الصفات الكافية لأزهار النوع لتقليل الخطأ. ان قائمة الأبخرة الغنية بالروائح التي تنتجها الأزهار تلعب دوراً بارزاً في ظاهرة ثبات الزهرة. بالمقابل فإن التمييز الشمي في الملقحات

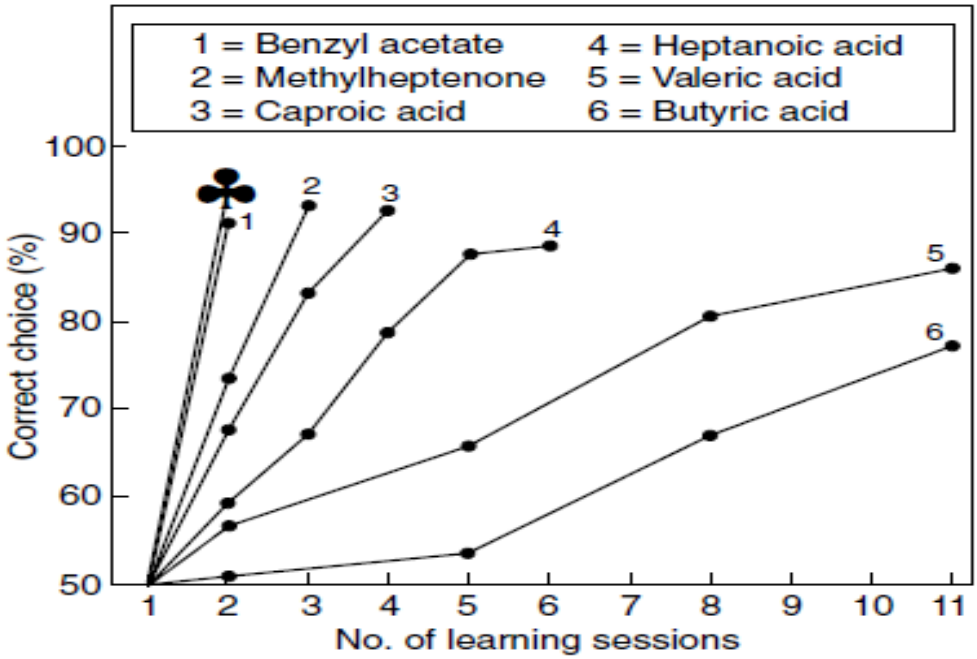
متطور جداً. وكذلك قدراتها على التعلم تكون في الغالب مثيرة للإعجاب ان نحل العسل بإمكانه ان يتعلم على رائحة الأزهار بحدود 93–100% بعد ان يتعرض للرائحة لمرة واحدة، بينما التكيف للألوان يحتاج من 4–6% زيادات (الشكل 12–6) لتذكرها.



الشكل(12-6): منحنيات التعلم. (O) للرائحة. (C) للون. (S) للشكال ففي نحل العسل وجد ان التعلم للانجذاب للرائحة النموذجية تتم بشكل أسرع من معدل تعلم الانجذاب للون، وان دقة تذكر الرائحة كانت الاعلى اما تعلم الانجذاب للأشكال فإنه يبدو الأكثر صعوبة من الرائحة واللون، وذلك بالرغم من وصوله إلى مستوى من الدقة المكافئة. إن الأشكال عالية التقسيم مثل الـ 16 نجمه المؤشرة (S1) كان تعلم الانجذاب لها أسرع من الشكل البسيط الحاوي على اربعة نجوم مؤشرة (S2) (عن Menzel واخرون).

ان روائح المركبات المفردة يكون تذكرها أكثر صعوبة من روائح الأزهار المركبة (الشكل 12–7). إن مزيج الروائح والألوان تكون في الغالب سهلة التذكر بعد توفرهم سوية مع الغذاء. إن العبير المميز للأزهار هو خليط من كيميائيات الأبخرة المميزة لنوع الزهرة [98]. هذه المركبات هي أحادية التربين Monoterpenoids والـ Sesquiterpenoides والـ Benzenoids والـ Phenylpropanoids ومشتقات الأحماض الدهنية، وبغض النظر عن هذا الاختلاف الكبير، فإن هذه المركبات يمكن تصنيعها حيوياً بواسطة بعض المسارات الايضية [126].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

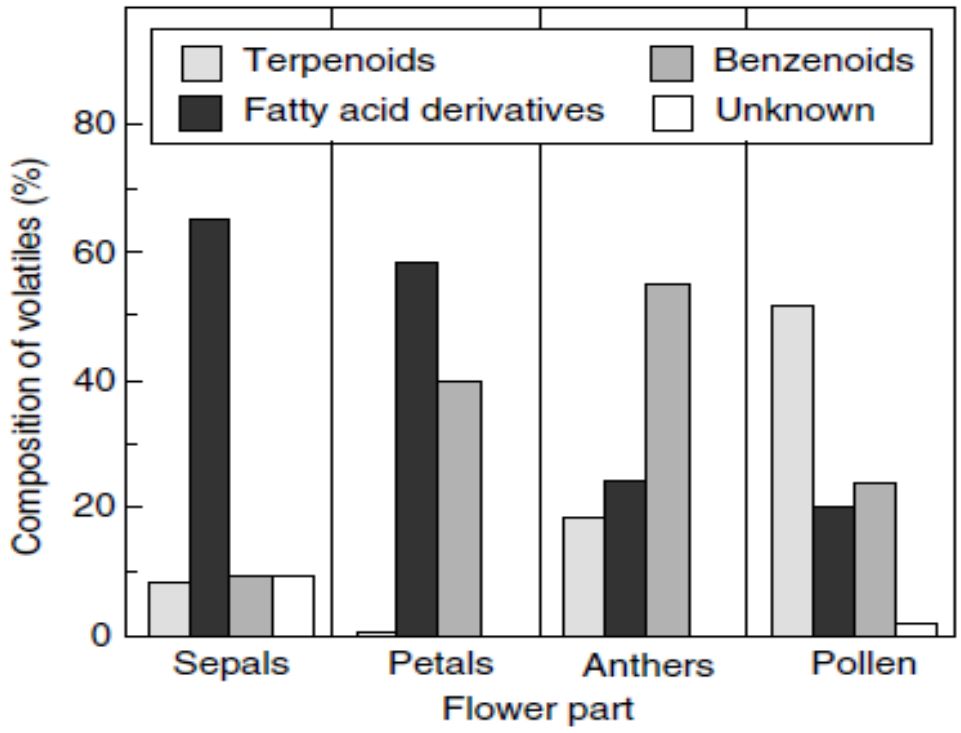


الشكل(12-7): منحنيات التعلم على الرائحة في نحل العسل على عبير الزهرة مقارنة بكيميائيات نقية مختلفة (عن Kriston، 1971) [67].

إن معظم ابخرة الأزهار هي عبارة عن عبير يحوي على الاقل بضع مكونات. على الرغم من ان الخليط هو السائد بواحد او أكثر من المكونات [24 و56 و64]، وهذا ليس بالضرورة ان يعني ان هذه الصيغ الإشارة الأكثر أهمية بالنسبة للحشرة. لذلك، فإن التحليل الكروماتوغرافي أظهرت ان رائحة أزهار زهرة الشمس عبارة عن خليط من 144 مكون، وأن ليس اقل من 28 منها تعد من المكونات الأساسية لرائحة زهرة الشمس. إن ما سبق يوضح التناغم الدقيق للجهاز الشمي في الحشرات ذات التكيف العالي والتي يشكل النحل جزءاً رئيسياً منها [94]. إن الغالبية العظمى من نحل العسل يستجيب سلوكياً لمزيج الروائح، والتي يثير النحل فيها عدد صغير من المكونات الرئيسة [69]. إن تقديم عدد كبير من مخاليط مكونات رائحة الزهرة المحتمل وجودها في الطبيعة أظهرت حقيقة ان النحل قادر على التمييز بين الآلاف من مخاليط الروائح، وأنها قادرة على تمييز العديد من الأزهار عن طريق الروائح فقط. إن الأدلة التجريبية أظهرت ان بإمكان نحل العسل تعلم التمييز على الاقل بين 700 رائحة زهرية مختلفة. إن الروائح الزهرية لا تعمل فقط كصفات تمييز للأزهار حيث تساعد النحل السريع على تمييز الأزهار، كما انها تمكن الملقحات بعد هبوطها على الأزهار

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

على الرعي الكفوء. ولهذا السبب فإن الأزهار قد تظهر نماذج مكانية لانبعاث عبيرها ضمن الزهرة الواحدة. ان نوعية وكمية الأبخرة المنتجة، تشكل ما يعرف بدليل روائح الرحيق (الشكل 12–8) إن خط الرائحة مع المنبهات الذوقية واللمسية تساعد الحشرات ذات الخبرة لإيجاد حبوب اللقاح والرحيق سريعاً [24 و25]. إن الرحيق يحوي هو الأخر على مركبات ذات رائحة والتي تعمل كإشارات حسية نافعة او ضارة للحشرات الزائرة للأزهار. هناك بعض الأمثلة المعروفة عن احتواء الرحيق على أبخرة تختلف عن رائحة مركبات أنسجة أزهار أخرى هذا الاختلاف قد يسهل سرعة تعقب الرائحة من قبل الملقحات وبذلك تقلل من فترة تعامل الملقحات مع الأزهار [87].



الشكل(12-8): نسبة اربعة مجاميع من مركبات الأبخرة المنتجة من قبل أربعة أجزاء من أزهارنبات الـ *Rosa rugosa* (عن Dobson وآخرون، 1990) [20].

إن ملاحظة ان حبوب اللقاح تنتج أبخرة ذات مواصفات تختلف تماماً عن روائح الأزهار، وهو دليل على ان حبوب اللقاح تكافئ الحشرات الملقحة بحبوب اللقاح. إن ما سبق يدعم حقيقة ان النحل يمكن أن يميز بين أنواع النباتات على أساس رائحة حبوب اللقاح. إن حصيلة تذوق الرحيق من المحتمل أن يتم تحديدها عن طريق

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

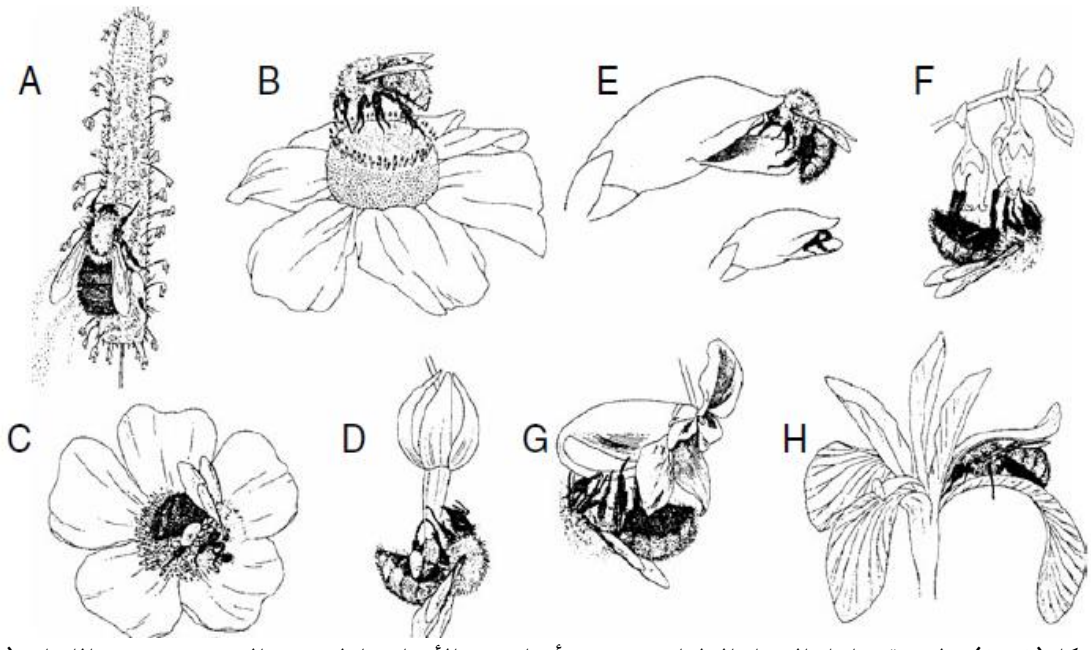
محتواها من الأحماض الامينية وذلك لوجود تباين كبير في محتوى كل رحيق من الأحماض الامينية والتي تمثل الإشارات الذوقية للحشرات. إن اختيارات الرعي من قبل بالغات الفراشات والتي يمثل الرحيق بالنسبة لها المصدر الوحيد للنتروجين والذي يتأثر بتركيز الأحماض الامينية الموجودة في الرحيق، وعليه فإن رعي الفراشات يتأثر بنوع الرحيق، كذلك فإن نحل العسل يستجيب للتباين الموجود في محتوى الرحيق من الأحماض الامينية وفي محاليل الرحيق الصناعية، لذلك فإن أي مجموعة من الأحماض الامينية التي وجدت في الرحيق قد تشارك او تساهم بشكل جيد في تمييز الأزهار من قبل الملقحات كما تلعب دوراً في سلوك الثبات على نوع الزهرة [33 و81].

تمتاز الأزهار إضافة إلى لونها وشكلها ورائحتها بقوامها او بنيتها الدقيقة Microtexture خاصة البتلات Petals. إذ أن أسطح البتلات تكون مغطاة بحواف دقيقة مايكروسكوبية. او بثرات وصفائح، والتي تعمل كعلامات او صفات تمييزية للحشرات الملقحة. إن النحل قد يستخدم هذه الصفات للتمييز بين السطح العلوي والسفلي للبتلات ومقدمة ومؤخره الزهرة. إن اللمس يشكل وسيلة حسية مهمة في عملية تمييز الأزهار المعقدة [60].

ثانياً) معاملة الأزهار Flower handling:- بعد هبوط النحل غير الخبير على الزهرة يبدأ بإظهار استجابته الغريزية عن طريق ملامسة الزهرة بأجزاء فمه Probing لفحصها، ولكن ينبغي على النحل تعلم كيفية استثمار الأزهار المعقدة بشكل كفوء. إن عملية التعلم تشمل توظيف الوقت والطاقة، بعد ان ينجح النحل في العثور على نوع الزهرة وفحصها بنجاح، ويبدأ بالتجوال والرعي على الزهرة. حيث يتعلم كيفية التعامل مع الأزهار المعقدة وهي مهمة ليست بالسهلة [70]. إن الأنواع المختلفة من الأزهار مع رحيقها غالباً ما تختبئ في أماكن معينة، وهذا يتطلب تقنيات مختلفة للتعامل معها، وعليه فإنه يجب على النحل تعلم بعض الأشياء مثل أين يهبط على الزهرة بالضبط وأين هو موقع او مكان وجود الرحيق، وكيفية الوصول اليه بالسرعة الممكنة (الشكل 12-9). حيث ينبغي إبعاد البتلات عن بعضها لكي يتم الوصول إلى الرحيق. او كما في أزهار نبات *Aconitum* spp حيث ينبغي على النحل الدخول إلى قاع الزهرة

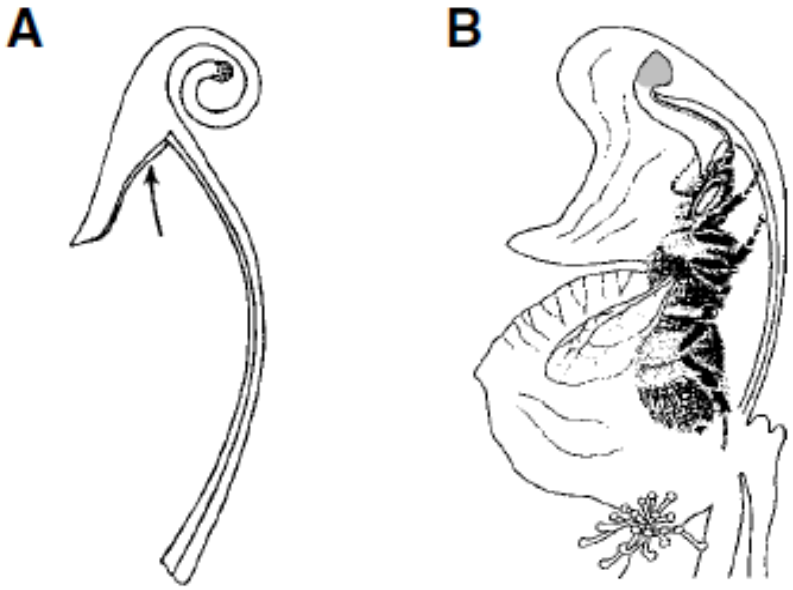
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

والعبور فوق المئبر للوصول إلى الرحيق المختفي بعمق داخل الزهرة (الشكل 12-10). إن تعلم تقنيات التعامل مع الأزهار على نوع نباتي واحد يبدو انه يتداخل او يتقاطع مع التقنيات التي تم تعلمها لأنواع نباتية أخرى وذلك لمحدودية سعة الأعصاب. إن النحل الطنان الذي لا يملك الخبرة في التعامل مع الأزهار خاصة الأزهار المعقدة المظهر او الشكل ومحدودة الرحيق، كما في الدغل *Impatiens biflora*، حيث لا يكون غنياً بالرحيق وهذا يتطلب من النحل الطنان زيارة ما بين 60-100 زهرة قبل وحصوله على كامل احتياجاته من الرحيق وهذا يتطلب تطوير مهـــــــاراته في استخلاص الرحيق (الشكل 12-11). إن ستراتيجية الثبات على نوع الزهرة يجب أن تزيد من كفاءة الرعي، وذلك لان الحشرة بمجرد معرفتها أين تجد الرحيق من نوع معين من الأزهار، وكيفية الوصول لتلك الأزهار بأقل جهد وذلك لادخار الوقت والطاقة.

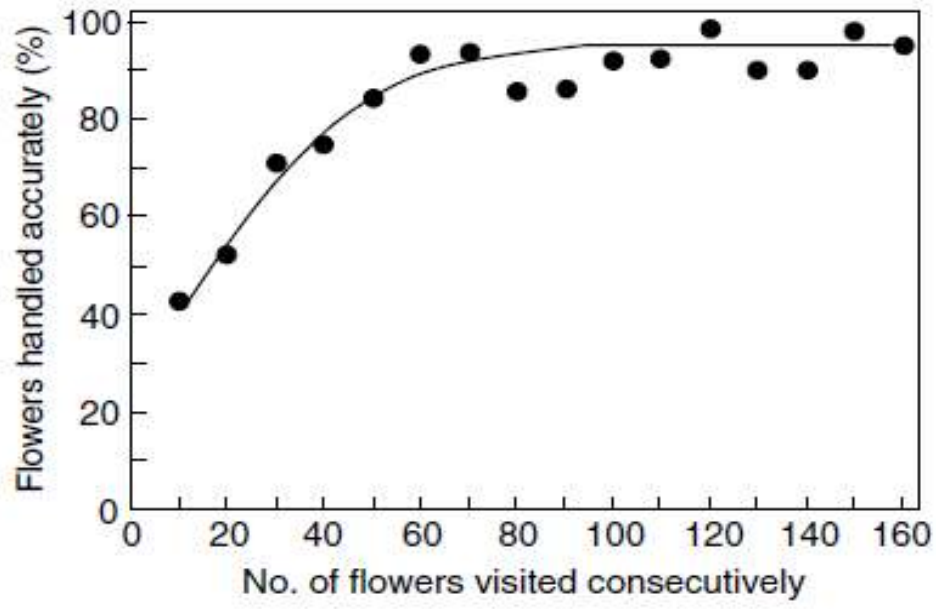


الشكل(12-9): طريقة تعامل النحل الطنان مع عدة أنواع من الأزهار خلال جمع الرحيق وحبوب اللقاح.(A) الصعود لأعلى الشمراخ الزهري في حشيشة الـ *Phleum* sp. لجمع حبوب اللقاح.(B) جمع الرحيق ومن المحتمل حبوب اللقاح من الزهرة مركبة.(C) مسك وهز مجاميع من المآبر في الزهرة *Rosa* sp. خلال جمع حبوب اللقاح.(D) مسك زهرة الـ*Solanum dulcamara* قبل تفتحها بالأرجل وأجزاء الفم وذلك خلال عملية جمع حبوب اللقاح من المئبر الأنبوبي وذلك بهز الزهرة.(F) الدخول داخل زهرة الـ*Chelone*.(F) جمع الرحيق من زهرة الـ*Vaccinium*.(G) سرقة الرحيق بواسطة القرض في مهماز زهرة الـ *Impatiens* sp.(H) زهرة Iris يزورها النحل من اجل الرحيق (عن Henrich، 1976)[45].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل (12-10): إن أزهار نبات قلنسوة الراهب تحوي زوج من بتلات الرحيق العمودية تظهر بشكل انبوبة، حيث يوجد الرحيق في نهاية الأنبوبة (A) بتلات الرحيق لزهرة الـ *Aconitum vulparia* (السهم يشير إلى مدخل الأنبوبة).(B) زهرة *Aconitum variegate* مع شغالة النحل الطنان التي غرزت لسانها في بتلات الرحيق. بعد دخول النحل داخل الزهرة يجب أن تمر فوق المئبر لكي تتمكن من فحص قمم بتلات الرحيق. (A) (عن Knoll، 1956) [63].(B) (عن Laverty و Plowright، 1988) [71].



الشكل (12-11): نجاح تحسين معاملة الأزهار في النحل الطنان عديم الخبرة بعد قيامه من 1-160 ملامسة لأزهار الـ *Impatiens biflora* (عن Heinrich، 1979a) [46].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

حركيات التلقيح Pollination energetics

إن علاقات تبادل المنفعة بين مجموعتين من الكائنات الحية يعود بالمنفعة لكليهما. واستناداً إلى النظرية المثالية Optimization فإن الكائنات تسعى إلى زيادة فرص بقائها إلى أقصى ما يمكن ونجاح تكاثرها من خلال الموازنة بين التكاليف مقابل الفوائد التي يمكن ان تعود عليها من كل نشاط او وظيفة. إن تطبيق تحليل الكلفة – الفائدة لتبادل المنفعة بين الحشرة – الزهرة اظهر انه مفيد جداً في فهم درجة الاعتماد على تبادل المنفعة. إن نظرية الرعي المثالي تقول ان ستراتيجيات الرعي تتضمن القرارات التي تزيد من صافي نسبة الغذاء المتناول إلى أقصى حد (صافي السعرات الحرارية لكل وحدة زمن). إن حركيات التلقيح يمكن دراستها بطريقتين هما:-

1-) **تحليل المفاهيم Concptual analysis:-** وتعتمد هذه الطريقة على نماذج Models التي تأخذ في حسابها السلوك والاليات الفسيولوجية التي تقف وراء عملية الرعي.

2-) **اختيار نماذج التنبوء Testing prediction:-** حيث يتم اختيار هذه النماذج في الحقل على أساس موازنة طاقة الرعي.

إن العوامل المؤثرة في تحليل الكلفة – الفائدة لرعي الحشرة يمكن اجمالها فيما يأتي:-

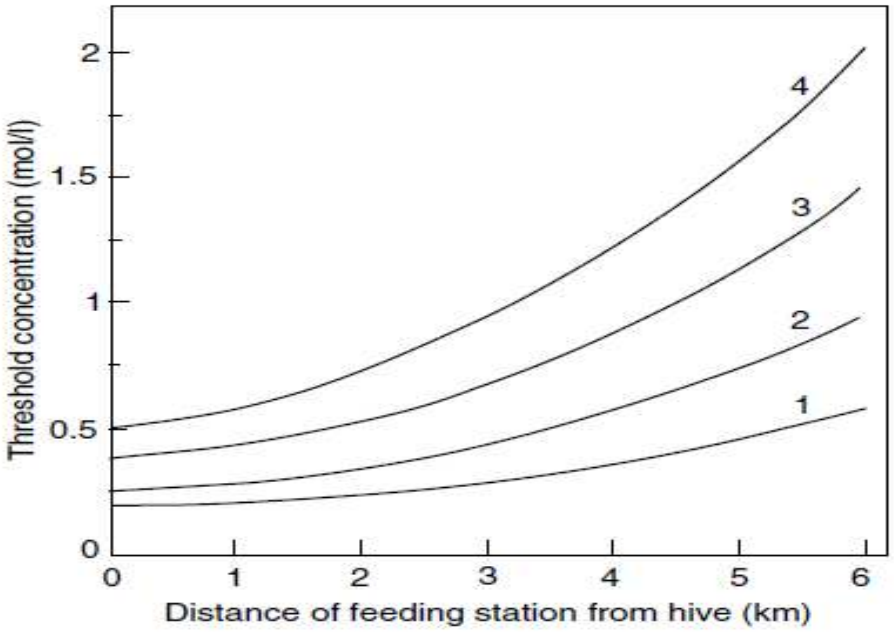
اولاً) المسافة Distance:- ويقصد بها المسافة عن مصدر الغذاء. حيث يقوم النحل عادة بالرعي فوق مساحة واسعة من الأرض التي تحيط بخلية النحل. إن دراسة تفصيلية على خلية نحل واحدة في غابة متساقطة الأوراق أظهرت ان أقصى مسافة لمنطقة الرعي تراوحت بين 600-800م. الا أن بعض أفراد الخلية ابتعدوا عن الخلية بضعة كيلومترات. وبسبب ان 95% من المستعمرة مارست نشاطها الرعوي ضمن قطر ستة كم، فإن مساحة مصدر غذاء هذه الخلية قد تزيد عن 10كم [2 و113]. إن مدى الرعي قد يكون كبير جداً، وذلك اعتماداً على مساحة منطقة الرعي والظروف البيئية [7]. إن النحل الطنان، يرعى في الغالب لمسافات تصل إلى عدة مئات من الأمتار او الكيلومترات من أعشاشها [131].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

إن جمع الغذاء يتطلب صرف طاقة كبيرة فالنحلة الطنانة السارحة تزن 500 ملغم تنفق بحدود 600J/ساعة، والتي تكافئ الطاقة المرتبطة بـ 40ملغم من الكلوكوز. إن حسابات النشاط الطيراني يعد مهماً في هذا المجال لأنه يمثل المساهم الأعظم في استهلاك الطاقة. ان دوران الحشرة أمام الزهرة، وهو ما تقوم به الحشرات الكبيرة عادة لاستخلاص الرحيق تعد عملية مكلفة. وللاقتصاد في صرفيات الطاقة فإن على النحل ان يقطع المسافة إلى مصدر الغذاء فقط في حالة كون عائد الرحلة جيد ومجزئ. حيث وجد تجريبياً أنه كلما كان تركيز السكر عالياً في محطة التغذية زاد عدد النحل في تلك المحطة. إن قرار جمع الغذاء من مصادره الموجودة على مسافة ينبغي على النحل إن يأخذ بالحسبان ليس فقط الطاقة اللازمة للحصول على الغذاء بالطيران ولكن عليه ايضاً أن يأخذ بالاعتبار الوقت الذي تستغرقه الرحلة. لذلك فإن العلاقة بين المسافة واقل تركيز من الغذاء للقيام بالرحلة وقد وجد أن العلاقة كانت غير خطية ولكنها تأخذ الشكل الآسي Exponential (الشكل 12-12) وعلى أساس ما سبق فإن الأزهار التي تكون على بعد 3كم من الخلية ينبغي إن تجهز الخلية بكمية من الرحيق تزيد بـ 3.4 مرة عن كمية الرحيق التي تجهزها الأزهار القريبة من الخلية عند قيام النحل بالرعي على تلك الأزهار. وعلى الرغم من استهلاك كمية من الطاقة، فإن النحل ذو كفاءة طيران عالية [138]. إن تكاليف رحلة الطيران والعودة إلى مصدر الغذاء الواقع على بعد 4.5 كم من خلية النحل تكافي 10% فقط من حاصل الرحيق. في الطبيعة يواجه النحل تباين في محتوى الأزهار من الرحيق. والسؤال هنا هل يلاحظ النحل ذلك؟ وإذا كانت الاجابة نعم. فهل ان ذلك يزعج النحل؟ في تجربة قام بها Real وآخرون تركت الحشرات للسرحان والرعي على قطعة من الأرض تحوي أزهار اصطناعية ذات لونين مميزين. حيث احتوت الأزهار الزرقاء على نفس الجائزة او المكافئة أما الأزهار الصفراء فاحتوت على كميات مختلفة من محلول السكر، ولكن على أساس المعدل فإن كمية محلول السكر مشابهة او مساوية لتلك الموجودة في الأزهار الزرقاء. إن النحل الطنان وكذلك زنابير الورق فضلاً عن الأزهار الزرقاء ذات المستويات المنخفضة من المحلول السكري. ومع ذلك، وجد انه عندما يكون متوسط

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

محتوى السكر في الأزهار ذات التباين العالي قد تم زيادته، فإن الحشرات تفضل السرحان او الرعي فوق هذه الأزهار وتشكل نمط من الرعي فيه مجازفة. من الواضح ان ستراتيجية الرعي في النحل تتضمن درجة من تجنب المجازفة [151]. لذلك، فإن المسافة تشكل أحد المقاييس التي يعتمد عليها قرار الرعي او السرحان، كذلك فإن التنبوء يشكل عامل اخر في قرار الرعي، فضلاً عن قيمة السعرات الحرارية للرحيق والتي تشكل المقياس الثالث.



الشكل (12-12): عند إيجاد نحل العسل المحلول السكري فإنه يجند أفراد النحل الآخرين في الخلية فقط عندما تكون محطة التغذية تحوي محلول سكري فوق التركيز الحرج. إن الحد الحرج للتركيز يزداد مع المسافة. إن التراكيز الحرجة تختلف مع المتغيرات البيئية مثل وجود الأغذية البديلة والظروف المناخية. إن الاستجابات لأربعة أيام مختلفة تم تمثيلها بأربعة منحنيات مختلفة وتعكس ظروف بيئية مختلفة (عن Boch، 1956) [8].

ثانياً) سهولة الوصول للغذاء Accessibility:- إن مظهر او مورفولوجية الزهرة يؤثر في الزمن الذي تحتاجه الملقحات للوصول إلى الزهرة لجمع الرحيق وحبوب اللقاح. إذ أن الأزهار المسطحة، او التي تكون بشكل الكوب المفتوح تحتاج إلى مهارات قليلة للتعامل معها. حيث يمكن الحصول على الرحيق من أي موقع على الزهرة. اما في حالة الأزهار المعقدة كما في زهرة قلنسوة الراهب Monkshood

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

المعروف بالاسم *Aconitium* spp انظر الشكل (12–10) فإن هذا النوع من الأزهار يتطلب من زائريه استخدام طرائق معقدة للتعامل معها وذلك لان موقع الرحيق فيها يصعب الوصول اليه بسهولة وتحتاج العملية إلى المزيد من الوقت. إن الأزهار المعقدة تسعى إلى تعويض الملقحات عن الجهد المبذول من قبلها بزيادة كمية الرحيق الذي توفره لها. إن عدد المحاولات والزمن اللازم للنحل الطنان عديم الخبرة لتعلم كيفية التعامل مع الزهرة يزداد مع تعقد الزهرة (الجدول 12–3).

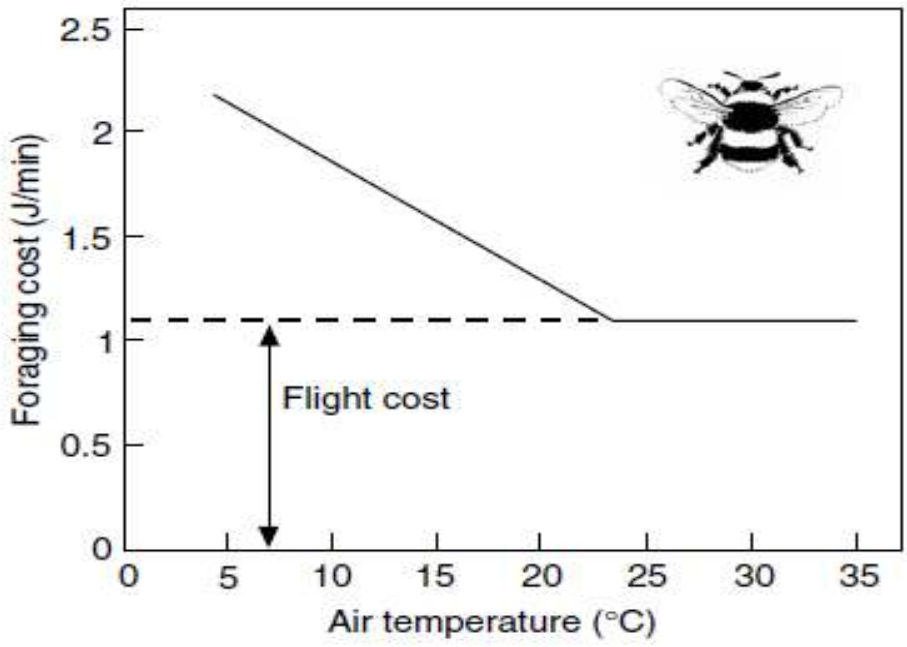
الجدول (12-3): الزمن اللازم لمعاملة الزهرة ونجاح سرحان شغالات النحل الطنان على تسعة أنواع من النباتات ذات الأزهار مختلفة التعقيد.(عن Laverty، 1994) [7].

Foraging success (%)	Handling time (s)		Flower type and plant species
			Open-cup flowers
100	0.5	5.5	*Apocynum sibiricum*
100	0.3	14.1	*A. androsaemifolium*
			Open-tube flowers
100	0.1	13.9	*Prunella vulgaris*
100	0.2	18.1	*Vicia cracca*
70	1.7	20.4	*Impatiens capensis*
			Closed-tube flowers
45	6.5	44.4	*Gentiana andrewsii*
45	8.1	196.6	*Chelone glabra*
			Monkshood flowers
35	13.6	134.7	*Aconitum henryi*
29	3	135.5	*A. napellus*

ثالثاً) الحرارة Temperature:- لقد تم مشاهدة النحل الطنان وهو يقوم بجمع الغذاء عند درجة حرارة قريبة من درجة الانجماد، او في المناطق القطبية حتى لو كانت درجة الحرارة اقل من الصفر المئوي. اما نشاط نحل العسل فإنه يعتمد على الموسم، بين درجتي الحرارة 10–16مْ. ان بإمكان نحل العسل السرحان في درجات الحرارة المنخفضة لأنه من مجموعة الحيوانات داخلية الحرارة Endothermic كما أنه يستطيع الطيران عندما لا تقل درجة حرارة المصدر عن 30مْ. إن نحل العسل يستطيع

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

ان يحافظ على درجة حرارة الجسم العالية عن طريق الحرارة المنتجة من خلال ايض الطيران وعندما لا يكون النحل في وضع الطيران، وذلك عن طريق ارتجاف عضلات الطيران مع بقاء الأجنحة منفردة [47 و130]. إن الرعي او السرحان عند درجات الحرارة المنخفضة، هي عملية مكلفة على مستوى الطاقة. إن قيام النحل الطنان بجمع الغذاء عند درجة حرارة 5مْ يحتاج إلى صرف 2–3 أضعاف الطاقة التي يصرفها عند جمع الغذاء على درجة حرارة 26مْ وذلك للحفاظ على درجة حرارة صدره عند 30 مْ أو أكثر (الشكل 12–13). إن زيادة درجة الحرارة هو متطلب أولي للوظائف الاعتيادية لعضلات الطيران للحفاظ على درجات الحرارة العالية للجسم، حيث يظهر النحل نشاط غير عادي في أنزيم الـ Fructose –1–6–diphosphatase الذي يساعد في توليد الحرارة عن طريق التحليل المائي لوحدات الطاقة ATP في بعض النحل الطنان فإن نشاط هذا الانزيم يزيد بـ 40 مرة عن نشاطه في نحل العسل، مما يسمح للنحل الطنان بالسرحان او الرعي عند الدرجات الحرارية المنخفضة أكثر من نحل العسل.



الشكل (12-13): التكاليف المحسوبة وعلاقتها بدرجات الحرارة للنحل الطنان الذي ينظم درجة حرارة صدره عند 30مْ ويصرف نصف وقته في الطيران والنصف الأخر في معاملة الأزهار. إن جميع التكاليف فوق الخط المتقطع تعود للتنظيم الحراري (عن Heinrich، 1979b) [47].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

إن الاستثمار في إنتاج حرارة إضافية تحت ظروف الجو البارد وذلك من خلال تناول اغذية ذات طاقة عالية. مثال ذلك النحل الطنان الذي يرعى في الاجواء الباردة يتغذى على أزهار الـ Rhododendron والذي يوفر للنحل الطنان كميات جيدة من الرحيق، فيما يتجنب نفس النحل التغذية على الكرز البري *Prunus avium* ونبات قاتل الحمل *Kalmia anqustifolia* وذلك لاحتواء أزهارها على كميات قليلة جداً من الرحيق. إن مجرد معرفة المتطلبات او الاحتياجات اللازمة من الطاقة للرعي عند الدرجات الحرارية المختلفة بشكل جيد، ومقدار الوقود الذي تحتاجه الحشرة للطيران في وحدة الزمن، إن محتوى الزهرة من الطاقة المستخلصة، ومعدل المسافة بين الأزهار، فإنه يمكن عمل تنبؤات لمعرفة أي نوع من الأزهار سيتم زيارتها عند الدرجات الحرارية المختلفة واي الأنواع التي لن يتم زيارتها. ان الباحث Heinrich في كتابه الموسوم (اقتصاديات النحل الطنان) اوضح أسس تجريبية تشير الى ان النحل الطنان يطبق ستراتيجية حرارية تأخذ في حسبانها عدد من المتغيرات وذلك لضمان إدامة الاتزان الموجب للطاقة (47). إن الأزهار التي تتنفتح في الصباح الباكر يتم زيارتها عادة من قبل الحشرات الكبيرة، والتي يمكنها ان تنظم حرارة جسمها مع ارتفاع درجة الحرارة، اما الملقحات الصغيرة التي تبدأ بالنشاط. في الصباح الباكر على أزهار نبات الـ *Arctostaphylos otayensis* من عائلة Ericaceae التي تبدأ كل زهرة من أزهارها تحوي 1.3 J من السكر وفي هذا الوقت يكون النحل الطنان قد فقد رغبته في تلك الأزهار حيث تبدأ الملقحات الصغيرة بعد ذلك بزيارتها بشكل دائم [48]. لكي تكون الأزهار قابلة للزيارة خلال الأجواء الباردة فإن إنتاج الرحيق من قبل الزهرة يجب أن يكون وفيرا او ان الأزهار المرتفعة، ان ما سبق يساعد الحشرات في زيارتها بشكل متعاقب وسريع. إن ميل الأزهار للنمو بشكل متقارب من بعضها مقارنة بنموها عند درجات الحرارة الربيعية بشكل متعاقب وسريع ستراتيجية تساعد في نجاح عملية تلقيح النباتات. إضافة لما سبق فقد وجد ان النباتات التي تنمو في المناطق الشمالية المرتفعة تنتج رحيق أكثر من النباتات التي تنمو في الأماكن المنخفضة، إن ماسبق يمثل نوع من التكيف لتزويد الملقحات بكميات عالية من الطاقة [48]. بالرغم من ان

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

معرفتنا بالعلاقة بين توفر الرحيق ومتطلبات الملقحات من الطاقة لا زالت بعيدة عن الكمال، الا أن هناك أدلة كافية للقول ان العرض والطلب يمثل نوع من التناغم الدقيق بين الأزهار وملقحاتها.

رابعاً) تقييم مصدر غذاء Food – source evaluation:- إن النحل العائد من رحلة الرعي يوضح لأفراد خليته بالتفصيل موقع مصدر الغذاء ونوعيته وذلك من خلال رقصاته المشهورة. لقد قام الباحث Karl von Frisch وآخرون بتحديد أي العوامل التي يستخدمها لحساب العائدات او الريح من نشاطه الرعوي [32]. وقد وجدوا ان النحل يأخذ في حسابه جميع صفات مصدر الغذاء في الطبيعة وفترة الرقص مثل المسافة عن مصدر الغذاء، ونوعية الرحيق (تركيز السكر) واللزوجة، ومدى سهولة الحصول على الرحيق، وتجانس سريان الرحيق والراحة والوقت من النهار والظروف الجوية. بالإضافة إلى التكاليف المباشرة (مثل الطيران والطاقة المصروفة في التعامل مع الزهرة والوقت)، إذ أن النحل يتخذ قرارات الرعي بعد ان يحسب ايضاً التكاليف غير المباشرة مثل المجازفة نتيجة الافتراس واستهلاك غطاء الجسم وتمزيقه [50]. الا أنه من غير الواضح لحد الان هو كيفية حساب الوقت مثل الوقت المستنفذ في معاملة النبات والزهرة، الا أن هناك بعض الادلة التي تقترح ان النحل وخلال قيامه بحساب حاصل الرعي والتكاليف فإن النحل يعمل على تكامل ميزانيه الوقت بطريقة او أخرى مع ميزانية طاقته ثم تقدير الوقت على أساس وحدات الطاقة [129]. ان الدراسات الخاصة بحركيات التلقيح يجب ان تتضمن العوامل الاتية:-

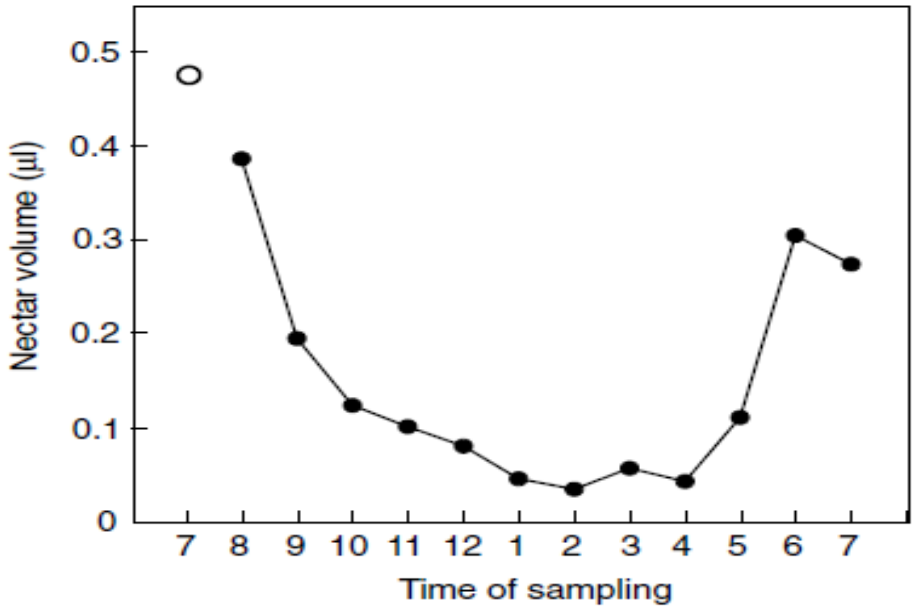
1-) سلوك رعي او سرحان الملقح:- وتشمل المسافة التي سيقطعها الملقح للوصول إلى منطقة الرعي والمسافة بين النباتات التي سيطير اليها، واتخاذ قرارات الهبوط وشكل حركة الملقح وسرعته.

2-) نوع الجائزة وكميتها:- مثل حبوب اللقاح وتركيب الرحيق، كمية السعرات الحرارية والتوزيع المكاني للنباتات.

3-) تكاليف معاملة الزهرة:- مثل الطاقة والوقت الذي يستنفذه الملقح في معاملة الزهرة.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

خامساً) ستراتيجية الجائزة او المكافئة Reward strategy:- إن تشجيع التلقيح الخارجي للنباتات تحتاج إلى زيارتها من قبل الحشرات وبعض الحيوانات الفقرية، والتي يقوم النبات بمكافئتها لخدماتها. ان الأزهار يجب أن تزود الملقحات بالرحيق الكافي، ولكن يجب أن تكون مكافأة الرحيق محدودة وذلك لتشجيع الملقحات على زيارة نباتات أخرى من نفس النوع [62]. إن إفراز الرحيق من قبل الزهرة او النبات قد تكيفت للوقت من النهار والموسم ونوع النبات المفضل من قبل الحشرة الملقحة (الشكل 12-14).



الشكل(12-14): متوسط أحجام الرحيق المفرز / ساعة من قبل أزهار نبات *Cerinthe major* خلال يوم واحد في غياب الحشرات. إن القراءة الأولى (الدائرة المفتوحة. عند الساعة السابعة) تمثل تراكم الرحيق خلال الليل (عن Gilbert وآخرون، 1991) [35].

إن النحلة الطنانة بوزن 100 ملغم قد تصرف بحدود 0.3 J/ دقيقة بعد ان تهبط على الزهرة، بينما فراشة الـ *Sphinx* ذات وزن الـ 30 غم تمتص رحيق خلال عملية الحوم او الطيران في مدخل الزهرة تصرف او تستهلك بحدود 140 ضعف عما صرفته النحلة الطنانة [48]. إن إنتاج الرحيق يستنزف النبات من حيث الطلب على الكاربون، الا أنه يصعب لحد الان تحديد تكاليف كمية الرحيق المنتجة على أساس مفهوم النمو والتكاثر وكل الذي يستطيع قوله في الوقت الحاضر هوان الطاقة المصروفة على إفراز الرحيق تختلف بشكل كبير بين الأنواع النباتية [23]. ومهما كان مستوى الطاقة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

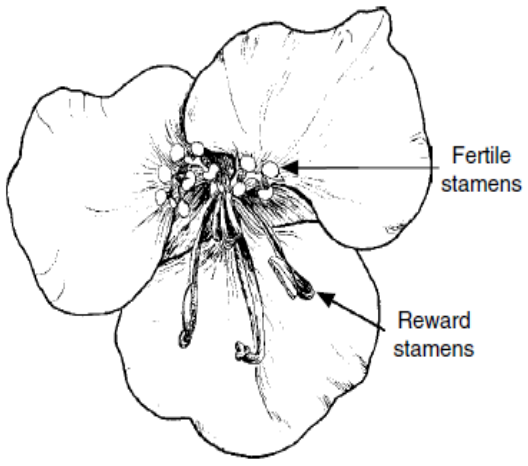
المستثمر، فإن من المنطق التصور ان النباتات تسعى إلى خفض الخسارة عن طريق الحد من سريان الرحيق ما أمكن ذلك ومن ثم توجيه الطاقة المدخرة لإنتاج البذور ان ما سبق يقودنا إلى افتراض ان بعض أفراد النوع النباتي قد تحاول غش أفراد نوعها النباتي وتدخر الطاقة وذلك عن طريق إفراز كمية قليلة من الرحيق او التوقف اصلا عن افراز الرحيق. إن النحل المعتاد على زيارة نوع محدد او معين من الأزهار فإنه سوف يستمر في زيارة المزيد من تلك الأزهار ولكن من دون ان يحصل على مكافأة ولو لمرة واحدة. إن هذا النوع من الخداع او الغش يسمى الـ Automimcry بالتشبه الذاتي، ان التداخل بين نحل العسل، والنباتات المنتجة للرحيق، والمتشبهات الذاتية الخادعة يمكن فهمها عند تطبيق نظرية اللعب Gamet theory [78]، كما هو متبع في دراسة سريان الرحيق في الأزهار المفردة لنبات *Cerinthe major* من عائلة Boraginaceae. إن 25% من هذه الازهار تنتج كميات وفيرة من الرحيق بينما النسبة الباقية تنتج كميات صغيرة من الرحيق. إن النسبة الملاحظة بين الأزهار وفيرة الرحيق والأزهار قليلة الافراز للرحيق تكون قريبة الملائمة للقيمة التي تم التنبؤ بها على اساس نوع الزهرة وكميات الرحيق المنتج ومتوسط التمييز للأزهار والوقت الذي تستغرقه الحشرة الملقحة في التعامل مع الزهرة [35].

تقارير أخرى حول الاختلافات الجوهرية في انتاج الرحيق بين النباتات أظهرت ان النباتات يمكن ان تعتمد ستراتيجيات مختلفة، ففي دراسة لـ 28 نوع نباتي أظهرت ان 24 منها تعود لـ 23 جنس و16 عائلة كانت تحوي أزهار عديمة الرحيق. من بين هذه الأنواع، وجد ان تكرار الأزهار عديمة الرحيق على النبات الواحد بلغ معدلها 24%. إن شيوع هذه الظاهرة يشير الى ان وجود بعض الأزهار عديمة الرحيق يزيد من درجة ملائمة النبات. إن حقيقة ان الأزهار عديمة الرحيق لا تدفع تكاليف انتاج الرحيق. ومع عدم قدرة الملقحات على التمييز بين الأزهار الحاوية على الرحيق وتلك الخالية من الرحيق، وهذا يدعم الفرضية القائلة بإن النباتات يمكن ان تصل إلى حالة من النشوء تكون فيها نسبة الأزهار الخادعة ثابته [121]. إن الأحماض الامينية في رحيق أزهار النباتات البدائية من مغطاة البذور، توجد بكميات صغيرة نسبياً. وفي

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

بعض مراتب النبات الأخرى وجدت بكميات جيدة. إن تراكيز هذه الاحماض تختلف في نوع الملقح وتركيز الأحماض الامينية في الرحيق قاد الباحثين إلى فكرة أن وجود هذا الارتباط يعكس التكيف للملقحات التي تمتلك مصادر بديلة للنتروجين، مثال ذلك الفراشات والعث. لذلك فإن الأزهار الانبوبية قد تكيفت للتلقيح من قبل حرشفية الأجنحة لاحتوائها على مستوى عالي من الاحماض الامينية مقارنة بالأزهار التي يتغذى عليها الذباب [3]. ففي تجربة أظهرت ان اناث فراشات الـ *Pieris rapae* فضلت التغذية على الرحيق الحاوي على الأحماض لامينية مقارنة بالرحيق الحاوي على السكر فقط [2].

إن بعض أنواع النبات تحوي نوعين من السداة Stamen بعضها يحوي مئبر Anther تكاثري ينتج حبوب لقاح طبيعية والبعض الأخر من الاسدية ذات مأبر للجائزة او مكافأة Reward Stamen (الشكل 12-15). إن المئبر او السداة الخاصة بمكافأة الملقح تكون واضحة وذات ألوان براقة لجذب الملقحات وتنتج كميات محدودة من حبوب اللقاح الصغيرة ذات القيمة الغذائية العالية [88].



الشكل(12-15): زهرة نبات *Commelina tuberose* لها نوعين من الاسدية (عن Hess، 1990) (49).

سادساً) تأشير حالة الرحيق Signaling nectar status:- يمكن زيادة كفاءة رعي او سرحان النحل من خلال تجنب الحركة العشوائية للنحل بين الأزهار وتجنب زيارة الأزهار التي لا تحوي مصدر للغذاء من جهة مع تمييز الأزهار الغنية بمصادر الغذاء من جهة أخرى. إن مثل هذا السلوك تم ملاحظته في بعض غشائية الاجنحة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

التي تتعقب وهي طائرة في الجو حالة الأزهار من خلال قدرتها على شم ما يعرف بطبعات القدم Footprints، وهي عبارة عن أبخرة الفيرومونات التي تتركها النحلات التي سبق زيارتها لتلك الأزهار. حيث يعمل نحل العسل والنحل الطنان الجامع للرحيق على ترك رائحة يمكن تعقبها تشير إلى خلو الزهرة من الغذاء وبذلك تعطي اشارة لزميلاتها بعدم الهبوط على تلك الزهرة حفاظاً على الطاقة والوقت [110 و118]. إن كفاءة رعي النحل الطنان لازال أكثر صقلاً ووضوحاً وذلك من خلال قابليته للثبات اعتماداً على نوع الزهرة، وفترة تجنبه للزهرة التي سبق زيارتها. إن فترات رفض الأزهار يبدوانها ترتبط عكسياً مع نسب افراز الرحيق والتي تختلف كثيراً بين الأنواع النباتية المختلفة ان النحل الطنان *Bombus terrestris* كمثال اظهر استجابة طرد لمدة 3–10 دقائق لأزهار نبات *Symphytum officinals* عند افرازها للرحيق بنسبة عالية، بينما انتهت فترة الطرد لنباتي الـ *Melilotus officinalis* والـ *Lotus corniculatus* اللذان يمتازان بنسب إفراز جيد للرحيق بعد 2 و24 ساعة على التوالي [119]. إن نحل العسل والنحل الطنان يمكن ان يتركا رسالة كيميائية على مصدر الغذاء تقول انه جدير بالاهتمام لزيارته. هذه الرسالة او الفيرمون يمكن ان تقرر من قبل الرسغ، وقد وجد ان هذا الفيرمون يتكون في النحل الطنان من الالكانات Alkanes والالكينات Alkenes [111]. إن تمييز هذا الفيرمون من قبل النحل يساعد النحل في تمييز واختيار أفضل الأزهار من حيث الإنتاجية. كذلك فإن النحل غير اللاسع السارح من مجموعة الـ Meliponini يترك علامات من رائحة جاذبة على مصادر الغذاء الجيدة ليعود اليها بعد ذلك، كما يترك علامات طاردة على مصادر الغذاء الفقيرة لكي لا يعود اليها ثانية [52 و89]. من الواضح ان استخدام مثل هذه الإشارات يحسن من كفاءة النحل في جمع الطعام من خلال اختزاله للوقت المستنفذ في زيارة الأزهار قليلة او عديمة الغذاء، كذلك الوقت الذي يستغرقه للوصول إلى الأزهار الغنية بالغذاء. إن النبات هو الأخر يقوم بالإعلان عن حالة نمو أزهاره إذ أن كفاءة عملية التلقيح تزداد عندما يقوم النبات بإطلاق إشارة للملقحات يعلن من خلالها النبات أن الأزهار قد تم تلقيحها من قبل زائرين سابقين. حيث وجد ان العديد من النباتات تعطي تحذيرات دقيقة

مثل تغير لون الزهرة، او انتاج رائحة معينة [117] وكما قد يتغير شكل الزهرة. لذلك، فإن أزهار نبات *Lotus scoparius* البرتقالية تتحول إلى اللون الاصفر بعد تلقيحها [35]. كذلك فإن التلقيح يؤدي إلى لون أزهار نبات *Lupinus spinosus* موضعياً حيث يظهر على بتلاتها بقع بيضاء وعند تلقيح الأزهار تتحول هذه البقع إلى اللون الوردي هذا التغير في اللون يبدو انه يحفز بنمو أنابيب حبوب اللقاح داخل القلم [90]. إن تغير أزهار نبات الـ *Viola cornuta* من اللون الأبيض إلى الارجواني استجابة للتلقيح يعد من التغيرات المميزة ان سبب هذا التغير ناتج عن تصنيع الـ Anthocyanins الانثوسيانينات نتيجة زيادة تغير الجينات الثلاثة المسؤولة عن التصنيع الحيوي للانثوسيانينات. إن من المفترض ان الهرمونات المرتبطة بعملية التلقيح، مثل الاثيلين Ethylene وحامض الجبريليك Geibberellic acid، تعمل على نسخ نشاط هذه الجينات وإنتاج صبغات الأزهار [27].

إن الأزهار قد تتغير ايضاً مع العمر. مثال ذلك إن ألوان الأزهار في ما يقارب 456 نوع نباتي تعود لـ 78 عائلة مختلفة تعود لمغطاة البذور، هذه العائلات النباتية تتعرض بشكل دراماتيكي لتغيرات مختلفة في الأزهار بعد التلقيح خاصة مثل التغير في الحيوية الجنسية وافراز الرحيق بالرغم من ان هذه التغيرات هي تغيرات قليلة نسبياً، هذا التغير قد يجعل الأزهار غير جاذبة للملقحات بسبب عدم وجود حبوب اللقاح والسؤال الذي يطرح نفسه هو لماذا تحتفظ النباتات إذا بالأزهار التي فقدت قدرتها على التكاثر؟ إذ يبدوان احتفاظ النبات بأزهاره القديمة يزيد من جاذبية النبات للملقحات من على بُعد. في المدى القريب فإن النحل يتعلم كيفية التمييز بين ألوان الأزهار مع تجنب الأزهار بعد تغيرها (133 و134). لذلك فإن تغير لون الأزهار استجابة لعملية التلقيح او بسبب تقدم الزهرة في العمر، فإن الأزهار تستمر في خدمة النبات من خلال جذب الملقحات. إن تغير انتاج عبير او شذى الأزهار بعد تلقيحها لم تدرس بشكل جيد لحد الان [117]، ولكن هناك بعض الحالات التي تشمل عائلات نباتية مختلفة قد تم توثيقها في المراجع [107 و124]. مثال ذلك، وجد ان أزهار الاوركيد *Catasetum maculatum* تتوقف عن انتاج الرائحة بالكامل خلال دقائق بعد تلقيح الزهرة، بينما

هذه العملية تستغرق ساعات في أزهار نبات الـ *Nicotiana attenuate* وإلى ايام في أزهار نبات *Platanthera bifolia* وأنواع أخرى. بهذه الطريقة فإن النبات يحافظ على مصادره ويوجه زائريه باتجاه الأزهار ذات المصادر الجيدة [98].

حركة الملقحات بين الأزهار متعددة النورة الزهرية

Pollinator movement within multiple-flower inflorescences

لتسهيل تمييز الأزهار وزيادة العائد من زيارة الملقحات الحشرية للأزهار. فإن العديد من الأنواع النباتية تكون أزهارها متجمعة في نورة زهرية حيث تكون أكثر وضوحاً من الزهرة المفردة. إن الشماريخ ونبات قلنسوة الراهب Monkshood وعشب الطرفة Willowherb الشكل (12–16) ونبات الـ Lupin مثال جيد لما سبق. إذ ان التوزيع المكاني للأزهار يوفر أبعاد إضافية لاقتصاديات عملية التلقيح. مثال ذلك ضمن النورة الزهرية العمودية فإن النحل والذباب يتبعان خط للرعي او السرحان يبدأ من قرب قاعدة او قاع النورة الزهرية صعوداً للأعلى. وذلك لإن الأزهار السفلية تزود الحشرات برحيق أكثر من الأزهار العلوية. إن ما سبق يتفق مع نظرية الرعي المثالية Optimal foraging theory.إذ أن الحشرات تبدأ بزيارة مصدر الرحيق الغني الذي تجده (مثال ذلك الأزهار الموجودة في قاعدة النورة الزهرية).



الشكل (12-16): نورة زهرية عمودية لنبات قفاز الثعلب *Digitalis lutea*.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

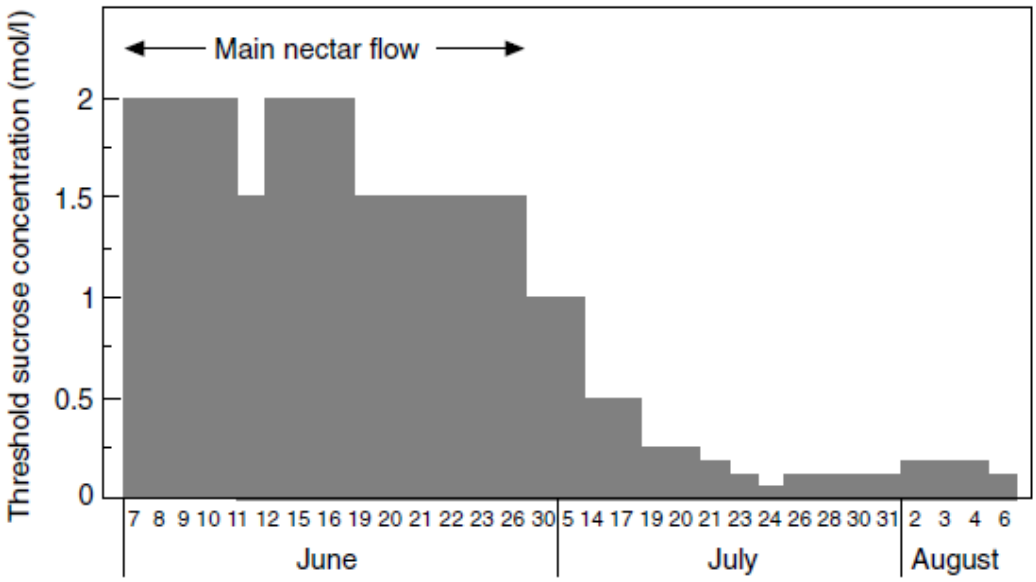
وعندما تكون المسافة إلى الأزهار العلوية صغيرة، والأكثر من ذلك، ان تركيز السكر هنا غالباً ما يكون اعلي من ذلك الموجود في الأزهار السفلية للنورة الزهرية. ان حركة الملقحات باتجاه الاعلى تتناسب بشكل جيد، ذلك لان أزهار هذه الأنواع تنضج مأبرها Anthers بعدة ايام قبل نضوج الاسدية. وعليه فإن هناك زهرة جديدة تتفتح في كل يوم في قمة النورة الزهرية لتحل محل الزهرة الهرمة او الكبيرة الموجودة في أسفل النورة الزهرية. إن الأزهار القديمة او السفلية هي أزهار انثوية، ذات اسدية مستقبلة لحبوب اللقاح، بينما الأزهار العلوية هي أزهار ذكرية ذات مأبر Anthers ناضجة، ولكن الاسدية لازالت غير ناضجة ان سلوك الرعي بدءا من الاسفل ومن ثم زيارة الأزهار العلوية الحاوية على حبوب اللقاح قبل مغادرة الحشرة للنورة الزهرية فإنه يساعد على التلقيح الخلطي Cross-pollination وخفض امكانية التلقيح الذاتي. إن ستراتيدجية تفتح أزهار النباتات قد تكيفت بشكل جيد مع سلوك الحشرة الملقحة (47 و77).

المنافسة Competition

إن العلاقة بين الحشرة – الزهرة تشمل بعض الشروط الأساسية لوجود تلك العلاقة والتي تؤثر في طرفي العلاقة الحشرة والنبات وهو توفر الغذاء بالنسبة للملقحات ونجاح عملية تكاثر النبات. لذلك، فإن التنافس على مصادر الغذاء المتاحة هي مسألة حتمية الحدوث بين الجانبين. إن نجاح تكاثر النبات يتم تحديده في الغالب من قبل الملقحات ودرجة نشاطها (10). إن النباتات يمكن ان تتنافس على الملقحات من خلال إنتاجها المزيد من الأزهار. وفي نفس الوقت فإن ذلك يزيد من عملية التلقيح بين الأزهار الموجودة على نفس النبات هذه العملية ايضاً تقلل من تصدير حبوب اللقاح الى خارج النبات. هناك حلول عديدة لهذه المشكلة (62 و115). منها ان النوع النباتي يستطيع الهروب من المنافسة من خلال استخدام أنواع مختلفة من الملقحات، مثال ذلك من خلال الاختلاف في مورفولوجية او شكل الزهرة اوعن طريق التزهير في اوقات مختلفة. إن التكيف لأنواع مختلفة من الملقحات، مثل تقديم مكافأة كبيرة (رحيق) في الصباح الباكر حيث تعمل على جذب النحل الطنان. او نمو الأنابيب التاجية للأزهار لتصبح طويلة لكل الحشرات ذات الخرطوم الطويل من الوصول لوحدها الى الرحيق

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

[99] وهذا يمثل بلا شك أحد الحلول الواسعة الانتشار والمؤثرة. إن وقت التزهير يخضع لسيطرة الجينات، وعليه فإن الأنواع النباتية التي يتم تلقيحها من قبل الملقحات الكبيرة يمكن ان تتجنب التداخل بين هذه الملقحات عن طريق الاختلاف في وقت تفتح الأزهار. من الواضح إذا أن تجزئة المصادر واحلال الصفة يعد تبادل منفعة مفيد لكل من النباتات والملقحات. إن ستراتيجية توقيت تفتح الأزهار لوحظت في بعض المجتمعات النباتية البسيطة نسبياً. لذلك، فإن الأنواع النباتية المختلفة في مجتمعات المروج في جبال روكي اظهرت وجود عزل مؤقت في فترات تفتح الأزهار، وهذا يعمل على خفض المنافسة على الملقحات من النحل الطنان [95]. كذلك وجد أن معظم نباتات المستنقعات التي تلقح بالحشرات تستخدم نفس النوع من النحل الطنان وان تفتح ازهارها يتم في اوقات مختلفة. إن التحليل الدقيق اظهر ان الأنواع النباتية تعتمد كلياً او لحد كبير على التلقيح بواسطة النحل الطنان أظهرت أن هناك فصل حاد بين فترات تفتح الأزهار مقارنة بالأنواع التي تعتمد بشكل اقل على النحل الطنان [47]. في الربيع الباكر وجد ان أزهار بعض النباتات وعدد كبير نسبياً من الملقحات تتنافس من اجل الغذاء. إن وقت تفتح الأزهار المبكر أو المتقدم، إضافة الى فترة نمو البذور الطويلة، تكون مفيدة للنبات من خلال نسبة النجاح العالية للتلقيح. إن مخاطر الانجماد في الربيع الباكر قد تعمل بالاتجاه المعاكس. وفي اواخر الربيع وبداية الصيف هناك تفتح سريع للأزهار وهذا ينعكس بشكل جيد في التغيرات الموسمية للتركيز الحرج في محاليل السكروز الذي يحفز رقصات التجنيد في نحل العسل السارح، وأن المستويات العالية من السكروز فقط هي التي تثير تلك الرقصات. في وسط الصيف تصبح مصادر الغذاء الطبيعية فقيرة وفي نفس الوقت تبدأ حشرات أخرى بالتغذية على تلك الأزهار لتشارك نحل العسل في غذاءه. وبذلك يزداد التنافس بين الملقحات على الغذاء. ونتيجة لما سبق فإن رقصات الاستدعاء او التجنيد التي تقوم بها شغالات النحل تثار بتراكيز منخفضة من السكر حتى لوكان التركيز اقل بـ 16 مرة من تركيز محلول السكر الموجود في اواخر الربيع (الشكل 12-17).



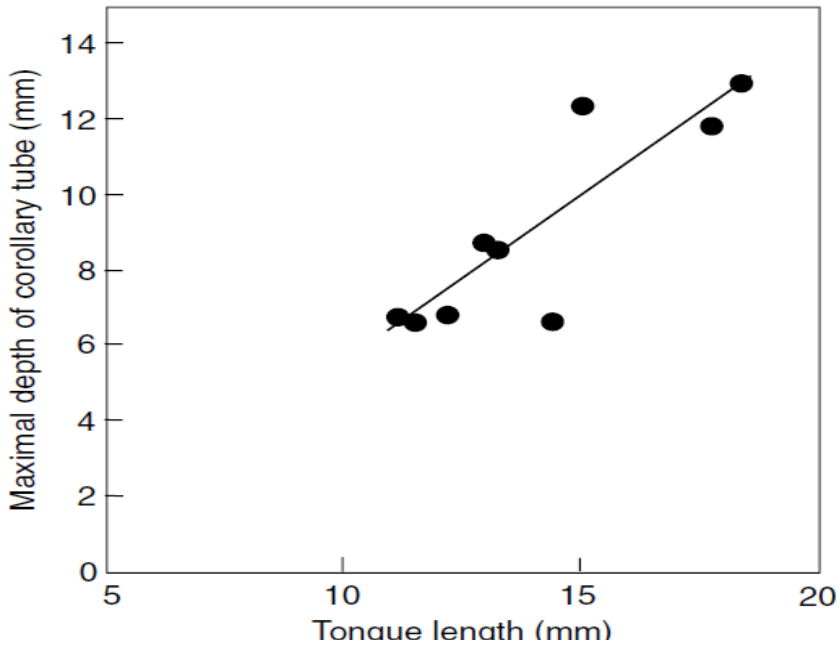
الشكل (12-17): التراكيز الحرجة من السكروالمطلوبة لأثارة سلوك رقصة التجنيد في نحل العسل السارح في بداية ووسط الصيف. إن الحدود الحرجة المرتفعة تتطابق مع سريان الرحيق في الأزهار في بداية الصيف (عن Lindauer، 1984) [76].

من الواضح، أن نحل العسل يثبت مستوى قبوله بحسب او بفعل الظروف ومقارنة نوعية الغذاء بالمتوفر من الغذاء عموماً. في الربيع وجد أن بعض أنواع النبات مثل نبات الطرفة (*Salix* spp) والمديد (*Taraxacum officinalis*) تنتج كميات كبيرة جداً من الرحيق وحبوب اللقاح. إن تغذية العديد من الحشرات على هذه المصادر الغذائية الوفيرة، يحفز قيام هذه النباتات باعتماد ستراتيجية الاغراق Dumping لجذب العديد من الحشرات. وتكون النتيجة اختزال عملية انتاج البذور في النباتات المتنافسة مع تقوية وضع تجهيز الغذاء للحشرات. لذلك فإن وجود نباتات المديد في بستان التفاح يمكن ان يجذب الملقحات بعيداً عن أشجار التفاح. علماً ان نبات المديد يمكن أن تنمو فيه البذور من دون حاجة الى التلقيح. وعليه فإن إنتاج الرحيق في مثل هذه النباتات يجب ان تكون له وظيفة أخرى غير تلك التي تشجع على التكاثر. ومع ذلك لازلنا في حاجة الى معرفة ذلك.

إن من الأمثلة الممتعة حول تداخلات التنافس بين نوعين متوطنين من الملقحات من النحل الطنان حيث يسرح كلا النوعين على نوعين مختلفين من الأزهار.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

وإن كل نوع من النحل يفضل نوعاً واحداً من الأزهار، ومع ذلك فعندما يتم إزالة جميع او معظم أفراد أي من نوعي النحل من مساحة معينة، فإن أفراد النوع المتبقية تقوم بالإضافة الى زيارتها لأزهار النوع المتكيفة لزيارته تبدأ بزيارة أزهار النوع الشاغرة بتكرار أكثر [51]. وخلاصة ما سبق فإن هناك دليل قوي على حدوث تنافس بين النباتات على الملقحات وأن حصيلة هذه العملية هو تقاسم المصادر (الشكل 12-18) [99] والإحلال. إن النباتات قد تعمل على تقليل المنافسة على الملقحات من خلال تكييف دورة حياتها للفترات التي تزداد فيها فرص التلقيح او يكون التلقيح فيها مثالياً. او من خلال التكييفات التركيبية والفسيولوجية التي تعمل على خفض طيف الملقحات مع ضمان بقاء مصادر غذاء كافية للملقحات المتبقية [59 و87].



الشكل(12-18): طول الخرطوم او اللسان مقابل أعلى عمق لأنبوبة تاج لزهرة التي تم زيارتها من قبل ملكات تسعة أنواع من النحل الطنان (عن Ranta وLundberg، 1980) [99].

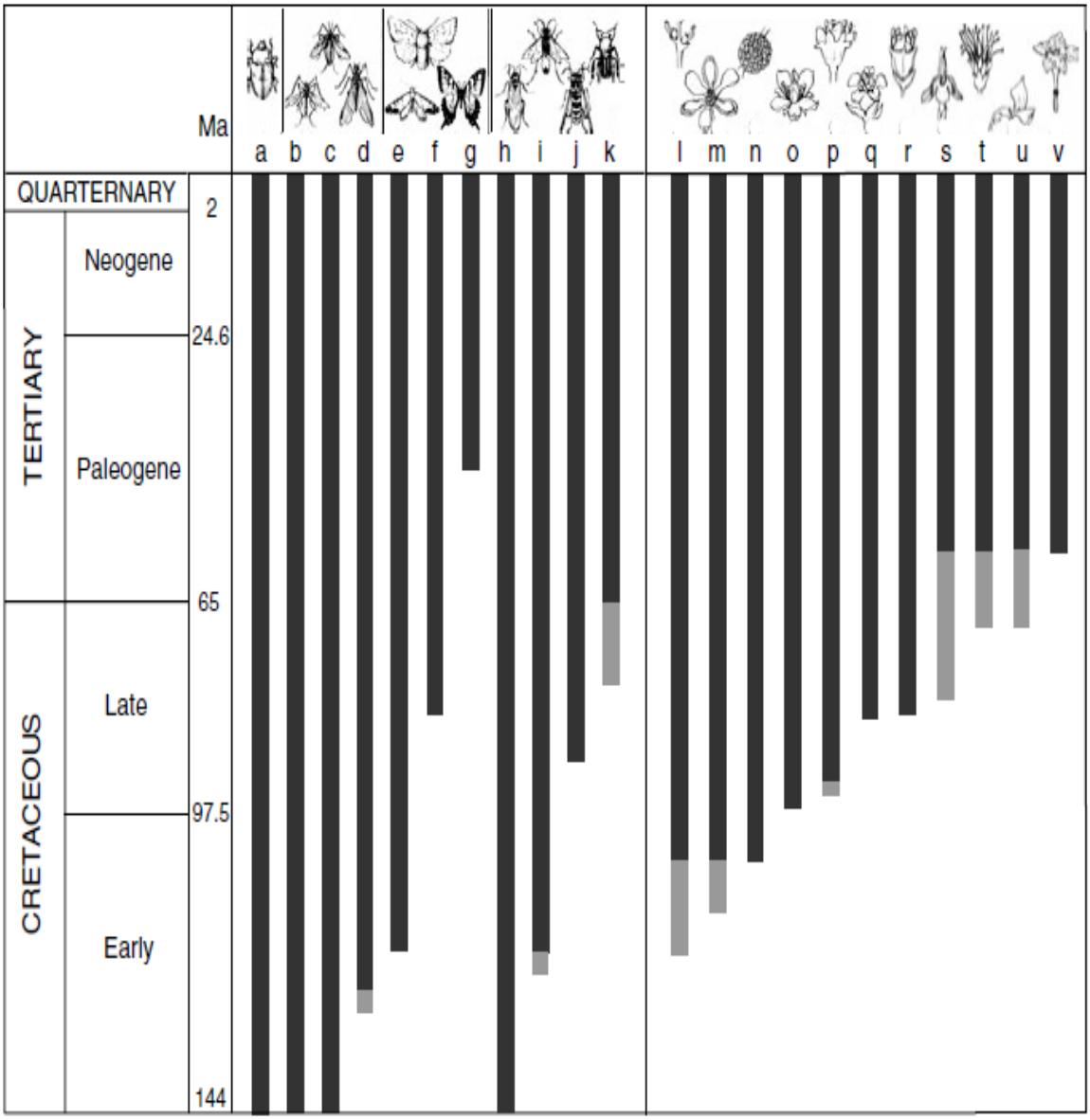
النشوء Evolution

تعد النباتات من مغطاة البذور Angiosperms من أكبر المجاميع النباتية المعروفة على اليابسة، حيث تمتاز بتنوع ازهارها في الحجم والشكل واللون. هذا التباين الواضح دفع لينايوس لبناء تقسيمه للنباتات الزهرية في كتابه التقسيم الطبيعي (1735) على

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

أساس الاعضاء التناسلية. إن النجاحات غير الاعتيادية في نشوء نباتات مغطاة او كاسيات البذور جاءت لاشك نتيجة التكيفات الحاصلة في أعضائها التناسلية للتلقيح بواسطة الحشرات. إن نظام التلقيح قد تم استنتاجه من المتحجرات النباتية وعلم التقسيم، الخاصة بألية التلقيح في الأجداد. حيث أظهرت المتحجرات أن مغطاة البذور الاولى هي نباتات محبة للحشرات Entomophilous، وذلك بالرغم من أن بعض مغطاة البذور المبكرة استخدمت الحشرات والرياح كناقلات لحبوب اللقاح [15 و18]. إن التشعب الشعاعي السريع لمغطاة البذور في نهاية العصر الطباشري المبكر (ما بين 130 –90 مليون سنة مضت) وإسلافها من العصر او الدهر الوسيط لمجتمعات السرخسيات وذيل الحصان، ونباتات عاريات البذور خلال العصر الطباشيري المتأخر والعصر الثالثي Tertiary المبكر، قد تم ربطها مع التنوع الآني للحشرات الجامعة لحبوب اللقاح والرحيق خلال العصور التي سبق الإشارة اليها. (الشكل 12–19). إن العديد من انظمة التلقيح المعقدة والتي تميز نباتات مغطاة البذور قد نشأت في ذلك الوقت. إن فوائد التلقيح بواسطة الحشرات مقارنة بالتلقيح بواسطة الرياح هي فوائد منوعة او عديدة. ومع ذلك فإن مضار هذا التلقيح موجودة ايضاً، [15 و19]. إن العديد من العائلات النباتية التي يتم تلقيحها بواسطة الحشرات تضم ايضاً العديد من الأنواع التي تتلقح هوائياً مثل الأنواع التابعة للأجناس *Fraxinus* من عائلة Oleaceae، والجنس *Thalictrum* من عائلة Ranunculaceae، والجنس *Ambrosia* من عائلة Asteraceae. إن التلقيح بواسطة الحشرات لا يحتاج الى كميات كبيرة من حبوب اللقاح ويمكن للحشرات ان تقوم بعملية التلقيح بكمية صغيرة من حبوب اللقاح مقارنة بالتلقيح الهوائي. إن التلقيح الحشري يسمح ايضاً بالتلقيح الخلطي بفاعلية جيدة خاصة في النباتات ذات الكثافات السكانية المنخفضة. إضافة الى ضمان وصول حبوب اللقاح الى نباتات النوع الواحد المنتشرة على مسافات متباعدة مع نباتات أنواع أخرى. كذلك فإن بعض المجتمعات النباتية الموجودة في الغابات الاستوائية الرطبة، هذه المجتمعات يحدث فيها التلقيح الهوائي تماماً وذلك لحاجة تلك البيئات الى حركة هواء كافية (الجدول 12–4).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل (12-19): وقت الظهور على المقياس الزمني الجيولوجي لمجاميع حشرية مختلفة الوثيقة الصلة بنشوء التلقيح بواسطة الحشرات (k-a) مقارنة مع ظهور الأنواع الزهرية الرئيسة (V-I). إن الأعمدة السوداء تعتمد على دليل المتحجرات المباشرة. الاعمدة الرمادية توضح مدى احتمالية الاستدلال على ادلة غير المتحجرات المباشرة. Ma، مليون سنة قبل ظهور الحشرات: (a) غمدية الأجنحة، (d-b) ذات الجناحين، (b) Tipulidae (c) Mycetophilidae (d) Empididae، (g-e) حرشفية الاجنحة (e) Microptergidae (f) Noctuidae (g) Papilionidae، (k-h) غشائية الاجنحة، (h) Symphyta، (I) Sphecidae، (j) Vespidae، (k) Aphidae. النباتات [1] أزهار صغيرة بسيطة مع بضعة أجزاء زهرية، (m) أزهار دائرية او شبه دائرية مع العديد من الاجزاء، (n) أزهار كلاميدية صغيرة، (o) أزهار دائرية كلاميدية متباينة وأزهار خيطية الشكل او اكتينية. (p) ازهار من النوع الـ Epigynous والكلاميدية المتباينة (q) الأزهار المتوطنة، (r) الأزهار الـ Epigynous وأحادية الكلاميد، (s) أزهار الـ Zygomorphie، (t) الأزهار الفرشاتية، (u) الأزهار البابليونيدية، (v) الأزهار القمعية العميقة. (عن Crepet و Friis، 1987) [17].

على العكس مما سبق فإن الأنواع النباتية هوائية التلقيح تكون هي الغالبة او المسيطرة في المناطق المعتدلة ذات الرياح المرتدة مثل المناطق الواقعة شمال خط العرضوفي المجتمعات النباتية ذات التنوع المنخفض.

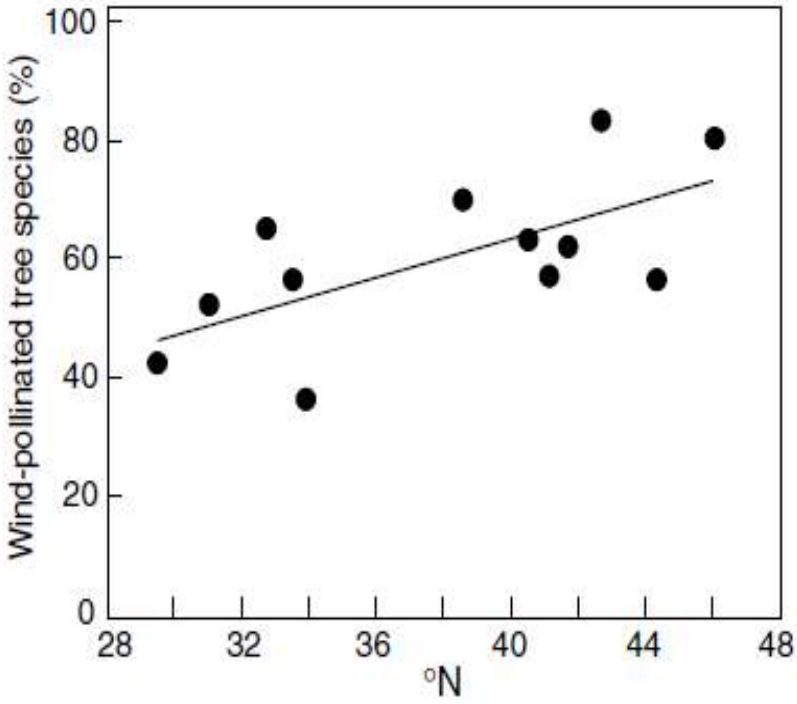
الجدول (12-4): نسبة الأنواع النباتية في انظمة التلقيح المختلطة في أشجار الغابات الاستوائية المطيرة في كوستاريكا والأمازون وكولومبيا.

Pollen vector	Average	Colombia Upland Can (Ref. 125)	Colombia Flooded Can (Ref. 125)	Costa Rica Lowland Sub (Ref. 66)	Costa Rica Lowland Can (Ref. 6)	Costa Rica Lowland Can + Sub (Ref. 58)
Medium or large bee	27	17	24	22	44	29
Small bee	19	35	17	17	8	19
Beetle	7	4	5	16	—	9
Butterfly	8	12	15	5	2	6
Moth	8	4	5	7	14	12
Wasp	4	3	7	2	4	2
Small insect	16	17	14	8	23	19
Bat	4	2	5	4	4	4
Hummingbird	8	5	7	18	2	6
Wind	2	0	3	3	—	2
Total		100% (n=68)	100% (n=74)	100% (n=220)	100% (n=52)	110% (n=145)

لذلك، فإن نسبة النباتات هوائية التلقيح تزداد بثبات مع خط العرض والارتفاع لتصل الى ما نسبته 80–100 % من بين اشجار المناطق الشمالية (الشكل(12–20) [102]. إن عملية تكاثر النباتات هوائياً في مقابل التلقيح بواسطة الحشرات تحتاج الى تكاليف الطاقة العالية لإنجاز العملية من قبل الحشرات وهي مسألة في حاجة الى دراسة. في الوقت الحاضر تلعب غشائية الأجنحة دوراً مركزياً في تلقيح الأزهار، ولكن في الماضي فإن هناك مجاميع حشرية أخرى كانت هي السائدة في عملية التلقيح. ففي البداية كان هناك مدى من الحشرات غير المتخصصة، مع ان الخنافس كانت هي السائدة بين تلك الحشرات، حيث تعمل كحاملات لحبوب اللقاح. إن الحشرات من

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

غمدية الأجنحة وثنائية الأجنحة لازالت هي من الملقحات الرئيسة لمغطاة البذور الأساسية. إن انساب هذه الحشرات تم تثبيتها في العصر الجوراسي المتأخر ووجد أنها ترتبط مع تلك الموجودة حالياً. مثال ذلك الخنافس الملقحة للنباتات الخشبية من مغطاة البذور البدائية مثل تلك التابعة للأجناس *Magnolia* والـ *Calycanthus* ربما عادت الى أصولها التي نشأت منها [122]. إن خنافس بعض الأجناس بالكامل وحتى العائلات لازالت تتغذى وبالذات على أجزاء الأزهار وأن تأثيرها الجانبي هنا يجعلها تعمل كملقحات.



الشكل (12-20): نسبة أشجار النوع الملقحة هوائياً في الشمال الشرقي من أمريكا كعامل لخط العرض (عن Regal، 1982) [102].

إن نشوء التنوع في أزهار مغطاة البذور يفسر على انه نتيجة لعلاقات النشوء المشترك مع الحشرات الملقحة [26]. إن المؤلفين والكتاب استخدموا مصطلح النشوء المشترك Co–evolution لتشير الى تغير النشوء المتبادل للأنواع المتداخلة [123]. واستناداً الى هذا التعريف فإن علاقة النشوء بين النباتات والحشرات الملقحة هي في معظم الحالات شديدة عدم التناظر إن للملقحات تأثير قاطع في نشوء النباتات الزهرية، ومن ضمنها التشعب الشعاعي للعديد من مراتب النبات التقسيمية، فيما أثرت النباتات بقوة في

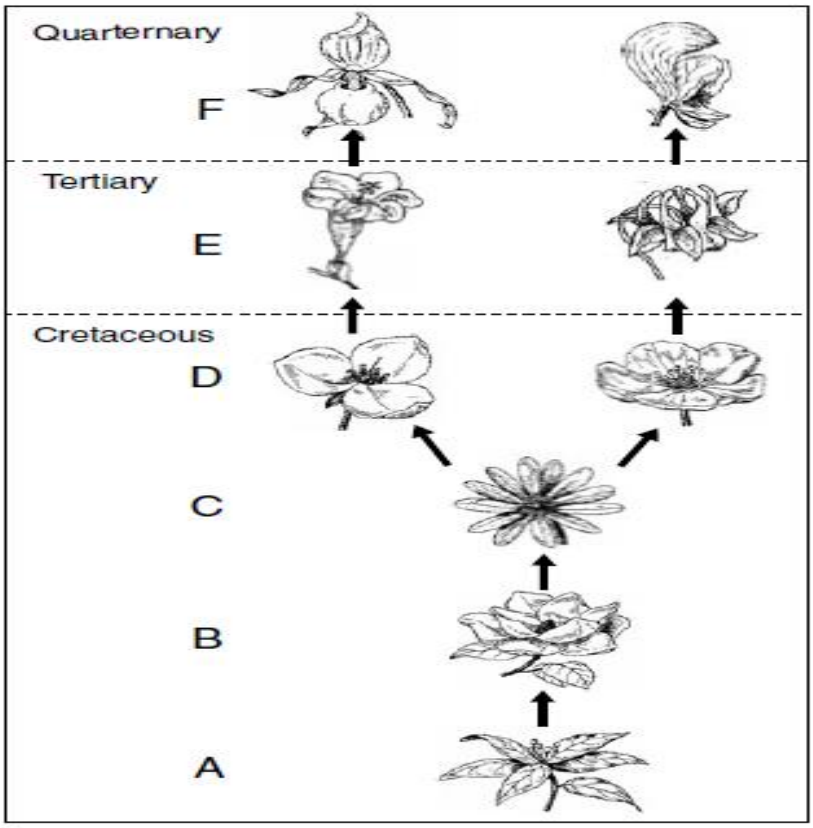
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

عملية نشوء (مثل ذلك الاستنواع) الحشرات الملقحة. إن عدم التناظر في علاقات النشوء اصبح اقل انحرافاً عند تمييز حقيقة أن الملقحات تتجمع بشكل مجاميع عاملة (مثل، الذباب طويل اللسان او النحل الصغير الجامع للرحيق) والتي تسلط ضغوط انتخابية متشابهة، وذلك من خلال تحفيز نمو خطوط معينة من الأزهار (مثل الأزهار ذات الأنابيب التويجية الطويلة والضيقة او طريقة عرض حبوب اللقاح). إن الضغط الانتخابي التقاربي المسلط من مجاميع الملقحات العاملة قد يشكل عاملاً مهماً يقف وراء تنوع الأزهار [29] كما ان النشوء المشترك المتناظر ينتج عن بعض الارتباطات القوية الاستثنائية بين النباتات والحشرات الملقحة. مثال ذلك العلاقة بين التين وزنابيره الملقحة وكذلك العلاقة بين نبات اليوكا Yucca وعث اليوكا [123]. مجاميع أخرى من الحشرات قد تختلف في شدة الضغط الانتخابي الذي تسلطه على النباتات الزهرية. إن الدور المحوري في نشوء الأزهار ناتج عن حشرات فوق عائلة النحل او Apoidea وذلك لان النحل يعتمد كلياً على الأزهار كمصدر للغذاء وذلك خلال طوري اليرقة والكاملات، حيث يمتلك النحل العديد من التكيفات التي تمكنه من التغذية على الأزهار. إن بإمكان الجهاز الهضمي للنحل من استخلاص العناصر الغذائية من حبوب اللقاح [127]. كما نجحت بضع مجاميع أخرى من الحشرات من استثمار حبوب اللقاح الغنية بالبروتين. إن القدرات العالية للتعلم في حشرات Apoidea مع قابليتها الجيدة للطيران وقدرتها الملاحية، تساعد في ثبات هذه المجموعة على الأزهار واستثمار الأزهار المنتشرة في المساحات الشاسعة [87]. إن هذه الصفات شجعت عملية تخصص الملقحات على الأزهار، ومقابل ذلك فإن الأزهار هي الأخرى تمتلك العديد من التراكيب مثل الانبوبة الزهرية وصفات التويج الذي يحيط بالاسدية والمدقة، هذه التراكيب مرتبطة بالتلقيح بواسطة النحل. إن متحجرات الأزهار الباقية اظهرت ان أزهار مغطاة البذور البدائية تمتلك اعداد كبيرة من الاسدية والمدقات والبتلات والتي تنتظم بشكل حلزوني كما في الأزهار التي نجدها اليوم في أنواع الماكنوليا Magnolia وفي أزهار نبات الليلك الأبيض المائية Nymphae.ومع مرور الوقت فإن هذه الأزهار نمت الى الشكل الاعتيادي المتناظر شعاعياً، والاتجاه نحو أخذ أشكال

الأزهار المتكيفة لعمل علاقات مع مجاميع معينة من الحشرات (الشكل 12-21). إن هذا التكيف يشمل حدوث اختزال في عدد كؤوس وبتلات الزهرة وتكوين الأنابيب التويجية مع حدوث تغير في مواقع إنتاج الرحيق لتناسب فقط الحشرات طويلة اللسان او الخرطوم. وفي العصر الطباشيري المتأخر فإن أنواع الأزهار القريبة Zygomorphic ذات المستوى الواحد من التناظر بدأت بالظهور. إن اتحاد أجزاء الزهرة، كما في أزهار الـ Papilionid. حدثت في العصر الثالثي Tertiary المبكر وانتشرت كأنواع زهرية متقدمة لتعكس بذلك بداية نشوء التداخل المميز بين حشرات غشائية الأجنحة والنباتات من مغطاة البذور. إن النحل وجد نفسه غير قادر على تطويع جزئيين من جسمه هما المساحات الوسطية للظهر وتلك التي تقع أسفل الراس. وعليه فإن الأزهار القرنية مثل بعض أزهار نباتات العائلة البقولية، استغلت هذه الصفة في النحل ووضعت حملها من حبوب اللقاح على الجوانب غير المتاحة للنحل لمنع انتقالها الى سلة جمع حبوب اللقاح. إن زمن ظهور النسبة الأعلى من المراتب او المجاميع التقسيمية للنباتات من مغطاة البذور الجديدة كان في العصر الطباشيري المتأخر والعصر الثالثي المبكر، وهي الفترة التي يبدوان النحل قد ظهر فيها ايضاً، مما يقودنا الى الاعتقاد بوجود درجة من العلاقة النسبية [18 و44 و82]. إن التحول المتزايد الى الأزهار ثلاثية الأبعاد، كما في أزهار الاوركيد وأزهار نبات قلنسوة الراهب *Aconitum* sp. له ميزتان، الأولى سهولة تمييز هذه الأزهار من قبل الملقحات من على بُعد، وذلك بسبب شكلها الواضح والمميز، وثانياً سهولة وصول الملقحات الى رحيق وحبوب لقاحها بسبب تكيف الاسدية والمدقات للملقحات المتخصصة. وهنا لابد من ملاحظة إن النحل الطنان يظهر تفضيل غريزي للأزهار ثنائية التناظر الجانبي، حيث يلاحظ ان النحل الطنان الصغير وعديم الخبرة يحاول ان يكتسب الخبرة من خلال زيارته لهذا النوع من الأزهار [104]. إن الموقع المتقدم لحشرات غشائية الأجنحة في ارتباط النشوء بين الحشرات والأزهار أكدته العديد من الملاحظات منها أن المجاميع النباتية تم تلقيحها من قبل مجاميع حشرية أخرى. لذلك، فإن النباتات التي يلقحها النحل في جنوب كاليفورنيا بلغ معدل عدد الأنواع في كل جنس 5.9 نوع، فيما

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

بلغ معدل عدد الأنواع 3.4 / جنس في الأنواع النباتية الملقحة بحشرات من غير النحل. هذا الاختلاف يعني أن هناك زيادة في نسبة الاستنواع في النباتات الملقحة بواسطة النحل [42]. فائدة أخرى من التلقيح بواسطة النحل وجد في الشعر الذي يكسو جسم النحل. هذه الصفة مكنت النحل من نقل عدد كبير من حبوب اللقاح ايضاً مما يعني انتاج عدد كبير من البذور لكل زهرة أكثر من أي مجموعة حشرية أخرى. وعليه فإن النحل هو القوة الدافعة باتجاه تباين تصميم الأزهار.



الشكل(12-21): اتجاهات النشوء في أشكال الزهرة خلال أكثر من 100 مليون سنة. وكما في الامثلة الاتية (A) أزهار مبكرة ذات شكل او تناظر غير مميز.(B) زهرة ذات شكل نصف كروي مفتوح.(C) زهرة نموذجية مفتوحة متناظرة شعاعياً كما في زهرة ادونيس .sp *Adonis* ومنها يحدث انفراج في تغير الشكل في ذوات الفلقة (اليسار) وذات الفلقتين (اليمين).(D) أزهار مختزلة ولكن ذات عدد ثابت من الاجزاء الزهرية الفريزيا .sp *Freesia* (يسار) وأزهار الـ sp *Aquilegia* (يمين).(F) الـ .sp *Cypripedium* (يسار) وأزهار الـ .sp *Aconthium* (يمين) (عن Leppik، 1971) [73].

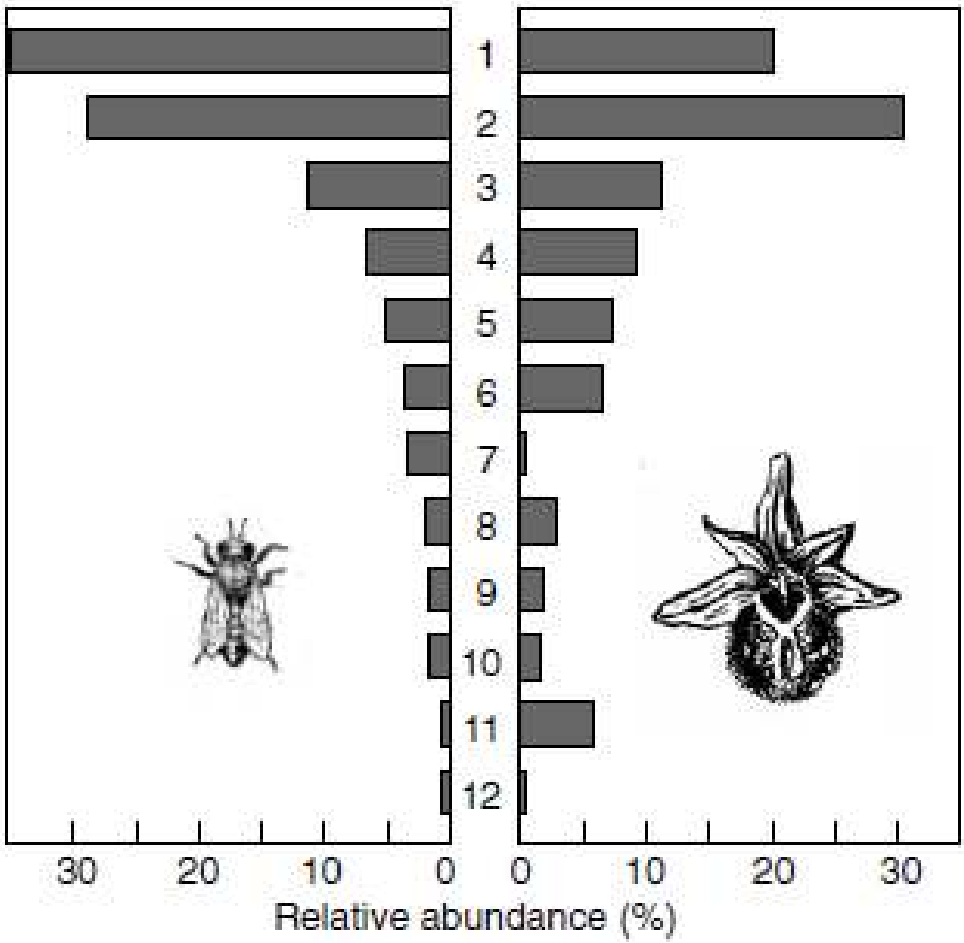
إن التكيف للتلقيح بواسطة الحشرات بلغ ذروته في تعدد الأشكال العالي ضمن الأنواع التابعة لعائلة الاوركيد Orchidaceae إن نباتات الاوركيد ذات الفلقة الواحدة تمثل

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الأكثر حداثة والأكثر تنوعاً كعائلة ضمن النباتات الوعائية حيث تضم أكثر من 25 الف نوع. في أزهار الاوركيد تلتصق حبوب اللقاح مع بعضها لتصبح بشكل رزم ذات شكل هراوي تسمى البولينيا Pollinia وعادة يكون هناك اثنين من الـ Pollinia لكل زهرة. إن كل Pollinia تحوي على قطعة لاصقة تساعدها في الالتصاق براس الحشرة الزائرة او أي جزء من جسمها لنقل الـ Pollinia الى زهرة أخرى اعتماداً على شكل نوع الزهرة، إذ أن الحشرة الملقحة تهبط بوضعية تضمن وضع البولينيا بدقة على المدقة. أن بولينيا واحدة كافية لإخصاب جميع المبايض في عملية تلقيح واحدة، تؤدي الى إنتاج العديد من البذور الصغيرة. أن تنوع تراكيب أزهار الاوركيد تمثل حالات التكيف لأنواع مختلفة من الملقحات، وأن ما يقرب من 60% من الاوركيد يتم تلقيحها بواسطة نحل العسل. أما البقية فيتم تلقيحها من قبل الحشرات الأخرى. إن تنوع أزهار الاوركيد يبدو أنه لا يقتصر على شكل الزهرة بل يمتد ليشمل رائحة او عبير الزهرة. إن تمييز الزهرة من قبل الحشرات الملقحة لا يتم تحفيزه من خلال التنوع الكبير في أشكال الأزهار وانما يتم ايضاً من خلال التباين في روائح الأزهار [57]. إن حالة عجيبة من الخداع وجدت في أزهار الاوركيد التي تقوم بإغراء الحشرات الزائرة باستخدام الفيرمون الجنسي المزيف للحشرات. إن ما يقرب من ثلث أزهار أنواع الاوركيد توفر الرحيق او حبوب اللقاح كمكافأة للحشرات الزائرة، ولكنها تنتج ايضاً رائحة مشابهة للجاذبات الجنسية التي تطلقها الحشرات الملقحة. إن أزهار الجنس *Ophrys* على سبيل المثال تطلق ابخرة تظهر تشابهاً كبيراً للمركبات الفيرمونية التي تنتجها الاناث الملقحة لأزهار الاوركيد (الشكل 12-22) خطوة إضافية أخرى وجدت في أزهار الاوركيد من النوع *Ophryes sphegodes* وهي انه وخلال عملية التلقيح يزداد إنتاج المركبات المشابهة لفيرومونات الإناث الملقحة للأزهار بعد التزاوج. هذا المركب هو Farnesyl hexanoate، الذي يثبط التزاوج مع الاناث الملقحة من قبل ذكور النحل، مما يخفض من عدد الأزهار التي يتم زيارتها [105]. إن العديد من أزهار الاوركيد، إضافة للروائح الجاذبة، طورت العديد من المنبهات البصرية واللمسية لتشابه بذلك حشرات نفس النوع الذي يقوم بتلقيحها (الشكل 12-23). ان الذكور الحارسة تثار بمجرد

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

هبوطها حيث تحاول التزاوج مع هذه الزهرة. هذا التزاوج الكاذب نادراً ما يؤدي الى إطلاق الذكور للحيامن ولكنه يؤدي الى قيام الذكر بملامسة الـ Pollinia التي تلتصق بجسم الذكر. حيث يحدث التلقيح عند انجذاب الحشرة الى زهرة أخرى. إن لهذه الستراتيجية فائدة تتمثل في أن زيارة الزهرة لا يخمد الرغبة الجنسية لدى الحشرة وعليه فإن الزهرة التالية تبقى جاذبة كالزهرة السابقة. إن هذه الحالات اعتبرت على أنها نوع من السلوك التطفلي على جزء من النبات، وذلك لان الحشرة تم استغلالها من غير مكافأة [120].



الشكل(12-22): حالة لقيام زهرة بإغراء الحشرات بإطلاق مشابه للفيرمون ان مكونات الفيرمون الجنسي للنحل الملقح *Andrena nigroaenea* تم مقارنته مع عبير زهرة الاوركيد *Ophrys sphegodes*. إن مستخلص كيوتكل انثى النحل العذراء (يسار) احتوى 12 سلسلة مستقيمة من الهيدروكاربونات المشبعة وغير المشبعة (الأرقام من 1-12) والتي وجدت ايضاً في مستخلصات شمعية لزهرة الاوركيد *O. sphegodes* (يمين) مما يشير الى وجود تشابه (عن Schiestl واخرون، 1999) [109].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

حفظ الطبيعة Nature conservation

إن تلقيح الحشرات للنباتات هو الأساس في تنوع النبات في الانظمة البيئية العالمية وأن أي انخفاض معنوي في الملقحات الطبيعية قد يكون لها تأثيرات مدمرة في عالم النبات وبالأخص نحل العسل، كما اشار الى ذلك Neff و Simpson. إن علماء البيئة المختصين بالحفاظ على البيئة لديهم كميات جيدة من المعلومات حول التأثيرات التي يمكن ان تسببها التغييرات الحاصلة في قوة الملقحات على المجتمعات النباتية. هناك تجربتين على المقياس الكبير او الواسع سيتم الإشارة اليها لبيان انه عند انخفاض اعداد سكان الملقحات المحلية فإن اعداد البذور التي تنتجها الأنواع النباتية في البيئات الطبيعية او الزراعية تنخفض هي الأخرى. في بداية سبعينيات القرن العشرين. تم رش مساحات واسعة من غابات Brunswick الجديدة في كندا بمبيد حشري سام جداً لنحل العسل لمكافحة حشرة دودة براعم البيسية *Choristoneura fumiferana*. إن موت النحل كان له تأثير شديد في عدم نجاح التلقيح في حقول عنيب الذئب Blue–berry وعند التوقف عن استخدام ذلك المبيد، لوحظ عودة ثابتة لنحل العسل (56 و61) إن سوء استعمال مبيد الديازينون لمكافحة المنْ في حقول الجت في الأجزاء الشمالية الغربية من أمريكا ادى الى قتل معظم النحل القلوي Alkalibees في عام 1973. وبعد مرور أكثر من سنتين تمكن هذا النحل من استعادة 25% من اعداده السابقة [54]. كذلك وجد أن استخدام مبيدات الأدغال بشكل واسع، أدت الى إزالة العوائل البديلة كمصادر لغذاء الملقحات كان لها تأثير سلبي واضح على النباتات النامية طبيعياً من خلال على الملقحات الحشرية البرية. إن تدمير البيئة، مثل إزالة حافات الاراضي والاسيجة تعمل على خفض تنوع النباتات الرعوية ومواقع أعشاش الملقحات الطبيعية وهذا يمثل السبب الرئيس لانخفاض التنوع وخفض أعداد النحل المحلي [11]. هذا الانخفاض قد يؤدي بالمقابل الى انخفاض أعداد النباتات. شكل اخر من أشكال تحوير البيئة سببها الأنشطة البشرية ويتمثل ذلك في تجزئة البيئات او تقطيعها. إن حيوية سكان النبات قد تتأثر بتشظية او تجزئة البيئة المحلية حيث يؤدي الى خفض أعداد الحشرات الملقحة. هذه التأثيرات قد تم ملاحظتها

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

في حقل مزروع بنبات الـ *Genthianella campestris* هذا النبات موجود في حقول او بيئات مجزأة صغيرة وكبيرة موجودة في اراضي الحشائش. حيث وجد أن نسب انقراض هذا النبات ازدادت مع زيادة التجزئة، وذلك بسبب انخفاض التلقيح الخلطي، في القطع الكبيرة من البيئة المجزأة وجد أن نسبة زيارة النحل الطنان لنبات *G.campestris* كانت أكثر بحدود 4-5 مرات من نسب زيارات نفس النحل في البيئات المجزأة الصغيرة. ونتيجة لذلك حدث انخفاض في عقد البذور فضلاً عن انخفاض نوعيتها في البيئات الصغيرة بشكل واضح حيث يؤدي ذلك بدوره الى حدوث اختلاف في حيوية سكان النبات (72).

إن عملية إيصال نحل العسل او النحل الطنان الى مناطق جديدة قد تحمل بين جوانبها بعض المجازفات او المخاطر على الملقحات المحلية. ففي تاسمانيا Tasmania، على سبيل المثال فإن الحشرة الزائرة للأزهار الأكثر توفراً هي شغالة نحل العسل التي تم ادخالها الى المنطقة حيث تفوقت أعدادها بما يزيد عن عشرة إضعاف او أكثر عن بقية الحشرات الزائرة للأزهار هذه العملية مكنت شغالات النحل من جمع معظم مصادر الغذاء التي تحتويها الأزهار خلال الصباح وذلك قبل ان يبدأ نشاط النحل المحلي، والذي قد لا تكفيه مصادر الغذاء المتبقية للتغذية عليها هو وبقية الملقحات المحلية.

مما سبق يتضح أن الأنواع البرية من الملقحات وكذلك نحل العسل يعانيان كثيراً على مستوى العالم من تدمير البيئات الطبيعية والزراعية، وإن التسمم بمبيدات الحشرات وانتشار الطفيليات ومسببات الأمراض عوامل مهمة تقف وراء ازمة تلقيح المحاصيل الزراعية والنباتات الطبيعية [61].

الاقتصاد Economy

إن المساهمة الأساسية او المحورية غير المنظورة للحشرات في مصادر الغذاء البشرية هو تلقيح نباتات المحاصيل. إن ما يقرب من 30% من غذائنا مشتق او يأتي من النباتات التي يقوم النحل بتلقيحها. إذ أن النحل يمتاز بكفاءته العالية والمدهشة في تلقيح النباتات، فعلى سبيل المثال، وجد أن مئة نحلة كانت كافية لتلقيح هكتار واحد

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

مزروع بأشجار التفاح خلال خمس ساعات. إن دور النحل في إنتاج العسل وبقية المنتجات تعد قليلة جداً مقارنة بما تقوم به من تلقيح المحاصيل الزراعية. إذ أن قيمة المحاصيل الملقحة من قبل النحل تزيد بأكثر من 50 ضعف عن قيمة ما ينتجه النحل من عسل ومواد أخرى. إن تحديد الأرقام الحقيقية الناتجة عن الخسارة التي يمكن أن تحدث في المحاصيل الزراعية نتيجة اختفاء النحل لا يمكن تحديدها لحد الان، الا أنه تم تقدير قيمة المحاصيل الملقحة بنحل العسل بـ 14 مليار دولار أمريكي موسمياً ولـ 63 محصول في أمريكا لوحدها [65]. إن القيمة الاقتصادية لتلقيح نحل العسل لـ 177 محصول في الاتحاد الاوربي يقدر بـ 4 مليار يورو[17]. إن المستويات المنخفضة من التلقيح لا تعمل فقط على خفض نوعية المحاصيل كالتفاح والرقي وبقية الثمار بل تعمل ايضاً على خفض الإنتاج. إن ما يقرب من 80% من المحاصيل الملقحة بواسطة الحشرات في العالم الغربي يتم تلقيحها بنحل العسل. إن دراسات عديدة ومكررة اظهرت انه بالنسبة للعديد من المحاصيل أن نحل العسل المحلي هومن الملقحات المهمة لتلك المحاصيل [65 و92]. إن انخفاض أعداد أنواع النحل البري، والتي تم توثيقها بشكل جيد في العديد من مناطق اوربا وأمريكا الشمالية، أصبحت موضع اهتمام لمستقبل الإنتاج الزراعي [61]. إن ابقاء مساحات من الأرض غير مزروعة تعد بيئات ملاجئ (25% من مجموع المساحة) [4] قد تعمل على ايقاف حدوث المزيد من الانخفاض في اعداد النحل البري. كما انها تعد ملاجئ جيدة للأعداء الطبيعية لمكافحة الحشرات الضارة [65، 92]. إن الأنواع النباتية ذاتية التلقيح قد تنتج حاصلات عالية عندما تزرع بالقرب من بيئات الملقحات الجيدة. مثال ذلك، وجد أن شجيرات القهوة أظهرت زيادة في الإنتاج تزيد عن 50% في المناطق التي يوجد فيها نحل بري او نحل عسل دخيل [105].

إن تعويض النقص الحاصل في الملقحات الطبيعية المحلية، ينبغي ان يتم من خلال تأجير أعداد كبيرة من خلايا النحل ونقلها الى الأماكن التي تعاني من نقص في الملقحات [30 و53]. كما يمكن الحصول على قدرة تلقيح إضافية من خلال تربية أنواع أخرى من النحل. وقد تم إنتاج ونشر مثل هذه الأنواع على المستوى التجاري لتشجيع

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

نجاح عملية التلقيح سواء في الحقول المفتوحة مثل النحل قاطع الأوراق او داخل البيوت الزجاجية مثل النحل الطنان.

الخلاصات Conclusions

إن العلاقات المدهشة الموجودة بين الحشرات والأزهار تفتح النافذة على أقدم وأطول العلاقات في التنوع الحيوي. هذه العلاقات أظهرت في نفس الوقت تعقيداً ومديات من التداخل تفوق جميع الأنواع المعروفة من التداخلات بين الحشرات والنباتات. هذا التعقيد نشأ من التداخل بين نظامين نشيطين (الحشرة والنبات). إن نظرة متعمقة في علاقة تبادل المنفعة Mutualism بين النباتات وملقحاتها، واللذان يشكلان تداخلاً تنافسياً يتمثل في:-

1-) تنافس النباتات على الملقحات.

2-) تنافس الملقحات على الأزهار كمصادر للغذاء (58).

إن نتائج هذه العلاقة المعقدة من الصعب التنبؤ به. إن العلاقات بين الأزهار والملقحات أصبحت اليوم عناوين للعديد من الكتب منها كتاب الحشرات والأزهار لمؤلفة F.G.Barths (5) لمزيد من العلاقات راجع (21 و37 و40 و47 و96 و123).

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

References المصادر

1. Adler, L.S. (2000). The ecological significance of toxic nectar. Oikos, 91, 409–20.
2. Alm, J., Ohnmeiss, T.E., Lanza, J., and Vriesenga, L. (1990). Preference of cabbage white butterflies and honey bees for nectar that contains amino acids. Oecologia, 84, 53–7.
3. Baker, H.G. and Baker, I. (1986). The occurrence and significance of amino acids in floral nectars. Plant Systematics and Evolution, 151, 175–86.
4. Banaszak, J. (2000). Effect of habitat heterogeneity on the diversity and density of pollinating insects. In Interchanges of insects between agricultural and surrounding landscapes (ed. B. Ekbom, M.E. Irwin, and Y. Robert), pp. 123–40. Kluwer, Dordrecht.
5. Barth, F.G. (1985). Insects and flowers. The biology of a partnership. Princeton University Press, Princeton, NJ.
6. Bawa, K.S., Bullock, S.H., Perry, D.R., Coville, R.E., and Grayum, M.H. (1985). Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. American Journal of Botany, 72, 346–56.
7. Beekman, M. and Ratnieks, F.L.W. (2000). Long-range foraging by the honey-bee, *Apis mellifera* L. Functional Ecology, 14, 490–6.
8. Boch, R. (1956). Die Ta¨nze der Biene bei nahen und fernen Trachtquellen. Zeitschrift fu¨ r Vergleichende Physiologie, 38, 136–67.
9. Braun, E., MacVicar, R.M., Gibson, D.A., Pankiw, P., and Guppy, J. (1953). Studies in red clover seed production. Canadian Journal of Agricultural Science, 3, 48–53.
10. Burd, M. (1994). Bateman's principle and plant recognition: the role of pollen limitation in fruit and seed set. Botanical Review, 60, 83–139.
11. Cane, J. H. (2001). Habitat fragmentation and native bees: a premature verdict? Conservation Ecology, 5, article no. 3.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

12. Chittka, L. (1997). Bee color vision is optimal for coding flower color, but flower colors are not optimal for being coded—why? Israel Journal of Plant Sciences, 45, 115–27.
13. Chittka, L. and Waser, N.M. (1997). Why red flowers are not invisible to bees. Israel Journal of Plant Sciences, 45, 169–83.
14. Cook, J.M. and Rasplus, J.Y. (2003). Mutualists with attitude: coevolving fig wasps and figs. Trends in Ecology and Evolution, 18, 241–8.
15. Cox, P.A. (1991). Abiotic pollination: an evolutionary escape for animal- pollinated angiosperms. Philosophical Transactions of the Royal Society B, 333, 217–24.
16. Crane, P.R., Friis, E.M., and Pedersen, K.R. (1995). The origin and early diversification of angiosperms. Nature, 374, 27–33.
17. Crepet, W.L. and Friis, E.M. (1987). The evolution of insect pollination in angiosperms. In The origins of Angiosperms and their biological consequences (ed. E.M. Friis, W.G. Chalconer, and P.R. Crane), pp. 181–201. Cambridge University Press, Cambridge.
18. Crepet, W.L., Friis, E.M, and Nixon, K.C. (1991). Fossil evidence for the evolution of biotic pollination. Philosophical Transactions of the Royal Society B, 333, 187–95.
19. Culley, T.M., Weller, S.G., and Sakai, A.K. (2002). The evolution of wind pollination in angiosperms. Trends in Ecology and Evolution, 17, 361–9.
20. Dafni, A. (1984). Mimicry and deception in pollination. Annual Review of Ecology and Systematics, 15, 259–78.
21. Dafni, A. (1992). Pollination ecology. A practical approach. IRL Press, Oxford.
22. Darwin, C. (1859). The origin of species. John Murray, London.
23. De La Barrera, E. and Nobel, P.S. (2004). Nectar: properties, floral aspects, and speculations on origin. Trends in Plant Science, 9, 65–9.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

24. Dobson, H.E.M. (1994). Floral volatiles in insect biology. In Insect–plant interactions,Vol.5(ed.E.A.Bernays), pp. 47–81. CRC Press, Boca Raton, FL.
25. Dobson, H.E.M., Bergstro¨m, G., and Groth, I. (1990). Differences in fragrance chemistry between flower parts of *Rosa rugosa* Thunb. (Rosaceae). Israel Journal of Botany, 39, 143–56.
26. Dodd, M.E., Silvertown, J., and Chase, M.W. (1999). Phylogenetic analysis of trait evolution and species diversity variation among angiosperm families. Evolution, 53, 732–44.
27. Farzad, M., Griesbach, R., Hammond, J., Weiss, M.R., and Elmendorf, H.G. (2003). Differential expression of three key anthocyanin biosynthetic genes in a color-changing flower, *Viola cornuta* cv. Yesterday, Today and Tomorrow. Plant Science, 165, 1333–42.
28. Feinsinger, P. (1983). Coevolution and pollination. In Coevolution (ed. D.J. Futuyma and M. Slatkin), pp. 282–310. Sinauer, Sunderland, MA.
29. Fenster, C.B., Armbruster, W.S., Wilson, P., Dudash, M.R., and Thomson, J.D. (2004). Pollination syndromes and floral specialization. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, 35, 375–403.
30. Free, J.B. (1993). Insect pollination of crops (2nd edn). Academic Press, London.
31. Friis, E.M. and Crepet, W.L. (1987). Time of appearance of floral features. In The origins of angiosperms and their biological consequences (ed. E.M. Friis, W.G. Chalconer, and P.R. Crane), pp. 145–79. Cambridge University Press, Cambridge.
32. Frisch, K. von (1967). The dance language and orientation of bees. Harvard University Press, Cambridge.
33. Gardener, M.C. and Gillman, M.P. (2002). The taste of nectar—a neglected area of pollination ecology. Oikos, 98, 552–7.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

34. Gegear, R.J. and Laverty, T.M. (1995). Effect of flower complexity on relearning flower-handling skills in bumble bees. Canadian Journal of Zoology, 73, 2052–8.
35. Gilbert, F.S., Haines, H., and Dickson, K. (1991). Empty flowers. Functional Ecology, 5, 29–39.
36. Giurfa, M., Dafni, A., and Neal, P.R. (1999). Floral symmetry and its role in plant–pollinator systems. International Journal of Plant Sciences, 160, S41–S50.
37. Gould, J.L. and Gould, C.G. (1988). The honey bee. W.H. Freeman, New York.
38. Goulson, D. (2000). Are insects flower constant because they use search images to find flowers? Oikos, 88, 547–52.
39. Goulson, D. (2003). Effects of introduced bees on native ecosystems. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, 34, 1–26.
40. Goulson, D. (2003a). Bumblebees. Their behaviour and ecology. Oxford University Press, Oxford.
41. Goulson, D., Stout, J.C., and Hawson, S.A. (1997). Can flower constancy in nectaring butterflies be explained by Darwin's interference hypothesis? Oecologia, 112, 225–31.
42. Grant, V. (1949). Pollination systems as isolating mechanisms in angiosperms. Evolution, 3, 82–97.
43. Grant, V. (1950). The flower constancy of bees. Botanical Review, 16, 379–98.
44. Grimaldi, D.A. (1996). Captured in amber. Scientific American, 274(4), 71–7.
45. Heinrich, B. (1976). The foraging specializations of individual bumblebees. Ecological Monographs, 46, 105–28.
46. Heinrich, B. (1979a). 'Majoring' and 'minoring' by foraging bumblebees, *Bombus vagans*: an experimental analysis. Ecology, 60, 245–55.
47. Heinrich, B. (1979b). Bumblebee economics. Harvard University Press, Cambridge, MA.
48. Heinrich, B. and Raven, P.H. (1972). Energetics and pollination ecology. Science, 176, 597–602.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

49. Hess, D. (1990). Die Blu¨ te (2nd edn). Ulmer, Stuttgart.
50. Higginson, A.D. and Barnard, C.J. (2004). Accumulating wing damage affects foraging decisions in honeybees (*Apis mellifera* L.). Ecological Entomology, 29, 52–9.
51. Inouye, D.W. (1978). Resource partitioning in bumblebees: experimental studies of foraging behavior. Ecology, 59, 672–8.
52. Jarau, S., Hrncir, M., Ayasse, M., Schulz, C., Francke, W., Zucchi, R., et al. (2004). A stingless bee (*Melipona seminigra*) marks food sources with a pheromone from its claw retractor tendons. Journal of Chemical Ecology, 30, 793–804.
53. Jay, S.C. (1986). Spatial management of honey bees on crops. Annual Review of Entomology, 31, 49–65.
54. Johansen, C.A. (1977). Pesticides and pollinators. Annual Review of Entomology, 22, 177–92.
55. Jones, C.E. and Buchmann, S.L. (1974). Ultraviolet floral patterns as functional orientation cues in hymenopterous pollination systems. Animal Behaviour, 22, 481–5.
56. Ju¨ rgens, A., Witt, T., and Gottsberger, G. (2003). Flower scent composition in *Dianthus* and *Saponaria* species (Caryophyllaceae) and its relevance for pollination biology and taxonomy. Biochemical Systematics and Ecology, 31, 345–57.
57. Kaiser, R. (1993). The scents of orchids. Olfactory and chemical investigations. Elsevier, Amsterdam.
58. Kang, H. and Bawa, K.S. (2003). Effects of successional status, habit, sexual systems, and pollinators on flowering patterns in tropical rain forest trees. American Journal of Botany, 90, 865–76.
59. Kevan, P.G. and Baker, H.G. (1983). Insects as flower visitors and pollinators. Annual Review of Entomology, 28, 407–53.
60. Kevan, P.G. and Lane, M. (1985). Flower petal microtexture is a tactile cue for bees. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 82, 4750–2.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

61. Kevan, P.G. and Phillips T.P. (2001). The economic impacts of pollinator declines: an approach to assessing the consequences. Conservation Ecology, 5, article no. 8.
62. Klinkhamer, P.G.L. and de Jong, T.J. (1993). Attractiveness to pollinators: a plant's dilemma. Oikos, 66, 180–4.
63. Knoll, F. (1956). Die Biologie der Blu¨ te. Springer, Berlin.
64. Knudsen, J.T., Tollsten, L., and Bergstro¨m, G. (1993). Floral scents—a checklist of volatile compounds isolated by head-space techniques. Phytochemistry, 33, 253–80.
65. Kremen, C., Williams N.M., and Thorp, R.W. (2002). Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 99, 16812–16.
66. Kress, W.J. and Beach, J.H. (1990). Cited in: Bawa, K.S. (1990). Plant–pollinator interactions in tropical rain forests. Annual Review of Ecology and Systematics, 21, 399–422.
67. Kriston, I. (1971). Zum Problem des Lernverhaltens von *Apis mellifica* L. gegenu¨ ber verschiedenen Duftstoffen. Zeitschrift fu¨ r Vergleichende Physiologie, 74, 169–89.
68. Kullenberg, B. (1961). Studies on *Ophrys* L. pollination. Zoologiska Bidrag fra˚n Uppsala, 34, 1–340.
69. Laloi, D., Bailez, O., Blight, M.M., Roger B., Pham-Dele`gue, H.M., and Wadhams, L.J. (2000). Recognition of complex odors by restrained and free-flying honeybees, *Apis mellifera*. Journal of Chemical Ecology, 26, 2307–19.
70. Laverty, T.M. (1994). Bumble bee learning and flower morphology. Animal Behaviour, 47, 531–45.
71. Laverty, T.M. and Plowright, R.C. (1988). Flower handling by bumblebees: a comparison of specialists and generalists. Animal Behaviour, 36, 733–40.
72. Lennartsson, T. (2002). Extinction thresholds and disrupted plant–pollinator interactions in fragmented plant populations. Ecology, 83, 3060–72.
73. Leppik, E.E. (1971). Origin and evolution of bilateral symmetry in flowers. Evolutionary Biology, 5, 49–86.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

74. Lewis, A.C. (1993). Learning and the evolution of resources: pollinators and flower morphology. In Insect learning. Ecological and evolutionary perspectives (ed. D.R. Papaj and A.C. Lewis), pp. 219–42. Chapman & Hall, New York.
75. Lewis, A.C. and Lipani, G. (1990). Learning and flower use in butterflies: hypotheses from honey bees. In Insect–plant interactions, Vol. 2 (ed. E.A. Bernays), pp. 95–110. CRC Press, Boca Raton, FL.
76. Lindauer, M. (1948). U¨ ber die Einwirkung von Duftund Geschmacksstoffen sowie and erer Faktoren auf die Ta¨nze der Bienen. Zeitschrift fu¨ r Vergleichende Physiologie, 31, 348–412.
77. McKone, M.J., Ostertag, R., Rausher, J.T., Heiser, D.A., and Russell, F.L. (1995). An exception to Darwin's syndrome: floral position, protogyny, and insect visitation in *Besseya bullii* (Scrophulariaceae). Oecologia, 101, 68–74.
78. Maynard Smith, J. (1982). Evolution and the theory of games. Cambridge University Press, Cambridge.
79. Menzel, R. and Shmida, A. (1993). The ecology of flower colours and the natural colour vision of insect pollinators: the Israeli flora as a study case. Biological Reviews, 68, 81–120.
80. Menzel, R., Erber, I., and Masuhr, T. (1974). Learning and memory in the honeybee. In Experimental analysis of insect behaviour (ed. L. Barton Browne), pp. 195–217. Springer, Berlin.
81. Mevi-Schu¨ tz, J., Goverde, M., and Erhardt, A. (2003). Effects of fertilization and elevated CO2 on larval food and butterfly nectar amino acid preference in *Coenonympha pamphilus* L. Behavioral Ecology and Sociobiology, 54, 36–43.
82. Michener, C.D. and Grimaldi, D.A. (1988). The oldest fossil bee: apoid history, evolutionary stasis, and antiquity

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

of social behavior. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 85, 6424–6.
83. Moore, P.D., Webb, J.A., and Collinson, M.E. (1991). Pollen analysis (2nd edn). Blackwell, Oxford.
84. Morse, R.A. (1958). The pollination of bird's-foot trefoil. Proceedings of the Tenth International Congress of Entomology, 4, 951–3.
85. Nason, J.D., Herre, E.A., and Hamrick, J.L. (1998). The breeding structure of a tropical keystone plant resource. Nature, 391, 685–7.
86. Ne'eman, G., Dafni, A., and Potts, S.G. (1999). A new pollination probability index (PPI) for pollen load analysis as a measure for pollination effectiveness of bees. Journal of Apicultural Research, 38, 19–24.
87. Neff, J.L. and Simpson, B.B. (1993). Bees, pollination systems and plant diversity. In Hymenoptera and biodiversity (ed. J. LaSalle and I.D. Gauld), pp. 143–67. CAB International, Wallingford, UK.
88. Nepi, M., Guarnieri, M., and Pacini, E. (2003). 'Real' and feed pollen of *Lagerstroemia indica*: ecophysiological differences. Plant Biology, 5, 311–14.
89. Nieh, J.C., Ramı´rez, S., and Nogueira-Neto, P. (2003). Multi-source odor-marking of food by a stingless bee, *Melipona mandacaia*. Behavioral Ecology and Sociobiology, 54, 578–86.
90. Nuttman, C. and Willmer, P. (2003). How does insect visitation trigger floral colour change? Ecological Entomology, 28, 467–74.
91. Olesen, J.M. and Warncke, E. (1989). Flowering and seasonal changes in flower sex ratio and frequency of flower visitors in a population of *Saxifraga hirculus*. Holarctic Ecology, 12, 21–30.
92. O'Toole, C. (1993). Diversity of native bees and agrosystems. In Hymenoptera and biodiversity (ed. J. LaSalle and I.D. Gauld), pp. 169–96. CAB International, Wallingford, UK.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

93. Paxton, R.J. and Tengo¨ , J. (2001). Double duped males: the sweet and the sour of the orchid's bouquet. Trends in Ecology and Evolution, 16, 167–9.
94. Pham-Dele`gue, M.H., Etievant, P., Guichard, E., Marilleau, R., Douault, P., Chauffaille, J., et al. (1990). Chemicals involved in honeybee–sunflower relationship. Journal of Chemical Ecology, 16, 3053–65.
95. Pleasants, J.M. (1980). Competition for bumblebee pollinators in Rocky Mountain plant communities. Ecology, 61, 1446–59.
96. Proctor, M., Yeo, P., and Lack, A. (1996). The natural history of pollination. Harper Collins, London.
97. Raguso, R.A. (2004a). Why are some floral nectars scented? Ecology, 85, 1486–94.
98. Raguso, R.A. (2004b). Why do flowers smell? The chemical ecology of fragrance-driven pollination. In Advances in insect chemical ecology (ed. R.T. Carde´ and J.G. Millar), pp.151–78. Cambridge University Press, Cambridge.
99. Ranta, E. and Lundberg, H. (1980). Resource portioning in bumblebees: the significance of differences in proboscis length. Oikos, 35, 298–302.
100. Reader, R.J. (1975). Competitive relationships of some bog ericads for major insect pollinators. Canadian Journal of Botany, 53, 1300–5.
101. Real, L., Ott, J., and Silverline, E. (1982). On the trade-off between the mean and the variance in foraging: effects of spatial distribution and color preference. Ecology, 63, 1617–23.
102. Regal, P.J. (1982). Pollination by wind and animals: ecology and geographic patterns. Annual Review of Ecology and Systematics, 13, 497–524.
103. Ricketts, T.H., Daily, G.C., Ehrlich, P.R., and Michener, C.D. (2004). Economic value of tropical forest to coffee production. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 101, 12579–82.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

104. Rodrı´guez, I., Gumbert, A., Hempel de Ibarra, N., Kunze, J., and Giurfa, M. (2004). Symmetry is in the eye of the 'beeholder': innate preference for bilateral symmetry in flower-naive bumblebees. Naturwissenschaften, 91, 374–7.
105. Roubik, D.W. (2002). The value of bees to the coffee harvest. Nature, 417, 708.
106. Roulston, T.A.H., Cane, J.H., and Buchmann, S.L. (2000). What governs protein content of pollen: pollinator preferences, pollen–pistil interactions, or phylogeny? Ecological Monographs, 70, 617–43.
107. Sazima, M., Vogel, S., Cocucci, A., and Hausner, G. (1993). The perfume flowers of Cyphomandra (Solanaceae): pollination by euglossine bees, bellows mechanism, osmophores, and volatiles. Plant Systematica and Evolution, 187, 51–88.
108. Schiestl, F.P. and Ayasse, M. (2001). Post-pollination emission of a repellent compound in a sexually deceptive orchid: a new mechanism for maximizing reproductive success? Oecologia, 126, 531–4.
109. Schiestl, F.P., Ayasse, M., Paulus, H.F., Lo¨ fstedt, C., Hansson, B.S., Ibarra, F., et al. (1999). Orchid pollination by sexual swindle. Nature, 399, 421–2.
110. Schmitt, U. and Bertsch, A. (1990). Do foraging bumblebees scent-mark food sources and does it matter? Oecologia, 82, 137–44.
111. Schmitt, U., Lu¨ bke, G., and Francke, W. (1991). Tarsal secretion marks food sources in bumblebees (Hymenoptera: Apidae). Chemoecology, 2, 35–40.
112. Schnetter, B. (1972). Experiments on pattern discrimination in honey bees. In Information processing in the visual system of arthropods (ed. R. Wehner), pp. 195–201. Springer, Berlin.
113. Seeley, T.D. (1985). Honeybee ecology. Princeton University Press, Princeton, NJ.
114. Snodgrass, R.E. (1956). Anatomy of the honey bee. Comstock, Ithaca, NY.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

115. Snow, A.A., Spira, T.P., Simpson, R., and Klips, R.A. (1996). The ecology of geitonogamous pollination. In Floral biology. Studies on floral evolution in animal pollinated plants (ed. G. Lloyd and S.C.H. Barrett), pp. 191–216. Chapman & Hall, New York.
116. Sprengel, C.K. (1793). Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Be fruchtung der Blumen. F. Vieweg, Berlin (reprinted 1972 by J. Cramer, Lehre, and Weldon & Wesley, Codicote, UK and New York. An English translation of the general part of this book by P. Haase has been published in Floral biology. Studies on floral evolution in animal pollinated plants (ed. D.G. Lloyd and S.C.H. Barrett), 1996, pp. 3–43. Chapman & Hall, New York.)
117. Stead, A.D. (1992). Pollination-induced flower senescence: a review. Plant Growth Regulation, 11, 13–20.
118. Stout, J.C. and Goulson, D. (2001). The use of conspecific and interspecific scent marks by foraging bumblebees and honeybees. Animal Behaviour, 62, 183–9.
119. Stout, J.C. and Goulson, D. (2002). The influence of nectar secretion rates on the responses of bumblebees (*Bombus* spp.) to previously visited flowers. Behavioral and Ecological Sociobiology, 52, 239–46.
120. Stowe, M.K. (1988). Chemical mimicry. In Chemical mediation of coevolution (ed. K.C. Spencer), pp. 513–80. Academic Press, San Diego.
121. Thakar, J.D., Kunte, K., Chauhan, A.K., Watve, A.V., and Watve, M.G. (2003). Nectarless flowers: ecological correlates and evolutionary stability. Oecologia, 136, 565–70.
122. Thien, L.B., Azuma, H., and Kawano, S. (2000). New perspectives on the pollination biology of basal angiosperms. International Journal of Plant Sciences, 161, S225–35.
123. Thompson, J.N. (1994). The coevolutionary process. University of Chicago Press, Chicago.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

124. Tollsten, L. and Bergstro¨m, G. (1989). Variation and post-pollination changes in floral odours released by *Platanthera bifolia* (Orchidaceae). Nordic Journal of Botany, 9, 359–62.
125. Van Dulmen, A. (2001). Pollination and phenology of flowers in the canopy of two contrasting rain forest types in Amazonia, Colombia. Plant Ecology, 153, 73–85.
126. Vainstein, A., Lewinsohn, E., Pichersky, E., and Weiss, D. (2001). Floral fragrance. New inroads into an old commodity. Plant Physiology, 127, 1383–9.
127. Velthuis, H.W.W. (1992). Pollen digestion and the evolution of sociality in bees. Bee World, 73, 77–89.
128. Vogel, S. (1996). Christian Konrad Sprengel's theory of the flower: the cradle of floral ecology. In Floral biology. Studies on floral evolution in animal-pollinated plants (ed. D.G. Lloyd and S.C.H. Barrett), pp. 44–62. Chapman & Hall, New York.
129. Waddington, K.D. (1985). Cost-intake information used in foraging. Journal of Insect Physiology, 31, 891–7.
130. Waddington, K.D. (1990). Foraging profits and thoracic temperature of honey bees (*Apis mellifera*). Journal of Comparative Physiology B, 160, 325–9.
131. Walther-Hellwig, K. and Frankl, R. (2000). Foraging habitats and foraging distances of bumblebees, *Bombus* spp. (Hym., Apidae), in an agricultural landscape. Journal of Applied Entomology, 124, 299–306.
132. Waser, N.M. (1986). Flower constancy: definition, cause, and measurement. American Naturalist, 127, 593–603.
133. Weiss, M.R. (1991). Floral colour changes as cues for pollinators. Nature, 354, 227–9.
134. Weiss, M.R. (1995). Associative colour learning in a nymphalid butterfly. Ecological Entomology, 20, 298–301.
135. Weiss, M.R. and Lamont, B.B. (1997). Floral color change and insect pollination: a dynamic relationship. Israel Journal of Plant Sciences, 45, 185–99.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

136. Weiss, M.R. and Papaj, D.R. (2003). Colour learning in two behavioural contexts: how much can a butterfly keep in mind? Animal Behaviour, 65, 425–34.
137. Williams, I.H. (1994). The dependence of crop production within the European Union on pollination by honey bees. Agricultural Zoology Reviews, 6, 229–57.
138. Wolf, T.J., Ellington, C.P., and Begley, I.S. (1999). Foraging costs in bumblebees: field conditions cause large individual differences. Insectes Sociaux, 46, 291–5.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الفصل الثالث عشر
كيف نطبق معرفتنا عن الحشرات والنباتات

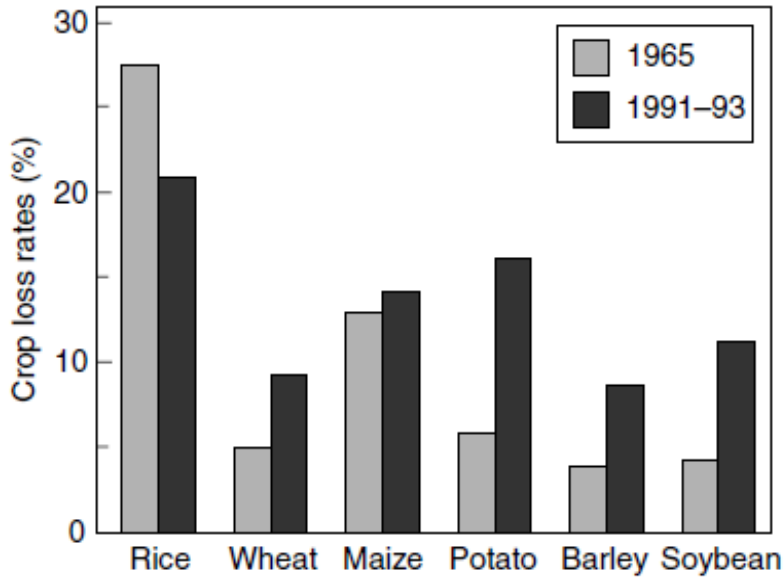
تمهيد
أي الأنواع الحشرية العاشبة تصبح افات ولماذا؟
مقاومة العائل النباتي
قلة الآفات في الزراعة المتعددة، لماذا؟
مبيدات الحشرات نباتية الاصل ومانعات التغذية
مكافحة الادغال بالحشرات العاشبة
الخلاصة
المصادر

تمهيد

إن فصول الكتاب السابقة هدفت إلى مساعدتنا لتطوير الزراعة المستدامة باستخدام الطرائق البيئية في مكافحة الآفات. إن خسائر ما قبل الحصاد في إنتاج المحاصيل الزراعية تتراوح ما بين 10–100% في حالة عدم استخدام مبيدات الحشرات. اما في التي تستخدم فيها مبيدات الحشرات وطرائق المكافحة غير الكيميائية، فإن الخسائر التي تسببها الحشرات العاشبة تصل إلى 13% [99]، بينما تقدر الخسائر الموسمية في ناتج الكتلة الحيوية للأنظمة البيئية الطبيعية بفعل العاشبات بـ 10% (أنظر الفصل الثاني).

إن الخسائر التي تسببها الآفات الحيوانية قد تم ملاحظتها على مدى 25 عاماً، وكانت هناك زيادة مستمرة في الخسائر في المحاصيل الغذائية الرئيسة (الشكل 13–1)، وبالرغم من أن الخسارة أكثر مما تم تعويضه من خلال زيادة الانتاج في وحدة المساحة [87]. ألا أن من الواضح أن هناك ارتباط موجب بين إنتاجيات المحاصيل الزراعية وحساسيتها للآفات الحشرية والعوامل الحيوية وغير الحيوية الاخرى عند محاولة زيادة الانتاج الزراعي لتغذية سكان العالم وبنسبة الزيادة الحالية البالغة 1.1 % في السنة ولخفض استخدام مبيدات الحشرات المصنعة، ولتحويل الزراعة الحالية إلى أنظمة الزراعة المستدامة، إن يتطلب النظر الثاقب لما تم الحصول عليه من الدراسات الخاصة بعلاقة الحشرة بالنبات والتي تشكل مادة لا غنى عنها. لذلك فإن هذا الفصل سيهتم بشرح اوجه التداخلات بين الحشرة والنبات، والتي قد توضح اولاً لماذا تقوم بعض أنواع الحشرات بالوصول لحالة النوع الافة وماهي الاجراءات التي يمكن اعتمادها لخفض او منع ظهور الأنواع الضارة، وثانياً بيان امكانية مكافحة الادغال باستخدام الحشرات العاشبة.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل (13-1): الخسائر بالمحاصيل نتيجة الآفات الحيوانية لستة محاصيل غذائية رئيسة في عام 1965 و1991 -1993 (عن Oerke وأخرون، 1994 وOerke وDehne، 1997) [87و88].

أي الأنواع الحشرية العاشبة تصبح افات ولماذا؟

Which herbivorous insect species become pests and why?

إن الاجابة على ذلك يتطلب معرفة ما يأتي:-

اولاً) صفات نوع الافة العاشبة Characteristics of herbivorous pest species:- إن بعض الأنواع الحشرية قد قدر لها أن تصبح أفة عند وجود نبات المحصول المفضل لديها، فيما الأنواع الاخرى ومن ضمنها الأنواع القريبة لها، تكون غير قادرة للانتقال للتغذية على مصدر غذائي جديد. إن العديد من الصفات الفسلجية والسلوكية الخاصة بالنوع تلعب دوراً في هذا المجال، مثل الخصوبة، مدى غذاء اليرقات وتعدد الاجيال، هذه الصفات تساهم في وصول النوع الحشري إلى مستوى الافة خاصة عند توفر البيئة أو المسكن المناسب للنوع. إن تحليل الصفات الحيوية للعديد من الأنواع التابعة للجنس *Pieris* مكننا من فهم لماذا، من بين أنواع عديدة جداً أومن بين نويعات جغرافية من فراشات الـ *Pieris* المتغذية على الصليبيات، كان هناك نوعين فقط هما *P.rapae* و*P.brassicae* تمكنا من الوصول إلى مستوى الافة الاقتصادية على محاصيل العائلة الصليبية على مستوى العالم. إذ يعمل كلا

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

النوعين على استغلال أو استثمار مدى واسع من الصليبيات نسبياً مقارنة بأنواع الـ *Pieris* الاخرى، إن التغذية الواسعة Euryphagy، يبدو أنها مرتبطة بالتكيف المسبق Preadaptions للمحاصيل العائلة. إن تعدد الاجيال في كلا النوعين هي صفة أو خاصية أخرى تمكنها من استعمار أو احتلال بيئات جديدة، إذ أن إناث الـ *P.rapae* قد تضع أكثر من 800 بيضة خلال فترة حياتها. صفة ثالثة تساهم في وصول كلا النوعين إلى حالة الافة هو تفضيلها للمجاميع السكانية الكثيفة من العائل [23]. لذلك فان هناك عدة عوامل قد تحول النوع الحشري الى افة ضارة عند تعرضها لنوع المحصول النباتي الذي يعد من الناحية الفسيولوجية والسلوكية عائلاً مقبولاً.

ثانياً) عواقب ادخالات نبات المحصول Consequences of crop – plant introductions:- في الانظمة البيئة الطبيعية وجد أن معظم علاقات الحشرة – النبات هي حصيلة ملايين السنوات من النشوء (أنظر الفصل الحادي عشر). ونتيجة لما سبق حدثت حالة من الاتزان بين النباتات والعاشبات إلى الحد الذي يصعب معه ازاحة النباتات بسبب مهاجمة الحشرات لتلك النباتات. فعندما يتعرض النبات لنوع حشري غير معروف فإن الوضع يصبح مختلفاً. وكما لاحظ الباحث Southwood [11] في شرحه للنشوء من وجهة نظر علاقات الحشرة بالنبات. حيث قال حتى اليوم فإنه عندما يهاجم نوع نباتي التغذية لأول مرة عائل جديد فإنه يؤدي إلى حدوث ضرر كبير. إن العديد من نباتات المحاصيل، خاصة تلك الموجودة في المناطق المعتدلة هي أنواع دخيلة. حيث وجد في معظم الامثلة أن أفاتها الحشرية انتقلت من التغذية على النباتات المحلية إلى التغذية على المحصول الجديد، حيث تقوم باجتياح نوخ Niche جديد يكون فيه الغذاء متوفراً والاعداء الطبيعية فيه نادرة. والأكثر من ذلك، فإن مقاومة نباتات المحصول الدخيل غير المتكيفة للأنواع الحشرية المحلية تكون صعبة. مثال ذلك، وجد أن نبات البطاطا *Solanum tubersum* موطنه الاصلي امريكا الجنوبية وادخل بعد ذلك إلى امريكا الشمالية. وأن خنفساء كولورادو البطاطا *Leptinotarsa decemlineta* كانت تعيش على نبات الباذنجان نوع *S. rostratum*، حيث انتقلت بعد ذلك للتغذية على مصدر الغذاء الجديد *S.*

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

tubersum بنجاح. وذلك لان نبات البطاطا الاخير لا يحتوي على مركبات لمقاومتها. هذه الخنفساء اصبحت فيما بعد افة رئيسة على البطاطا حيث انتشرت بعد ذلك من امريكا الشمالية إلى اوربا ودول العالم الاخرى. إن عدد الأنواع الحشرية التي تعد افات للمحاصيل الزراعية هو في الحقيقة عدد صغير من وجهة عدد الأنواع التي تغزو مناطق جديدة. فعلى المستوى العالمي، هناك ما يقرب من 9000 نوع حشري يهاجم المحاصيل الزراعية، الا أن 5% منها تعد افات خطيرة بينما يصل مجموع طيف الآفات على المحصول في مناطق زراعته على مستوى العالم كبير جداً. مثال ذلك على نبات الكاكي هناك 1400 نوع من الآفات، وعلى القطن 1360 نوع، وعلى قصب السكر 1300 نوع. ان هذا العدد الكبير من الأنواع يعمل في الحقيقة على الحاق ضرر بالمحصول الا أنه ضرر غير معنوي، ففي موقع واحد وفي نفس الوقت نجد أن هناك عدد قليل من أنواع الآفات وعادة تتراوح ما بين 4–8 أنواع وان الافة الرئيسة فقط قد يتطلب الامر مكافحتها. لذلك فان محصول قطن وبغض النظر عن طيف آفاته الضخم على مستوى العالم فإنه (أي القطن) يواجه على مستوى منطقة معينة بحدود خمسة أنواع حشرية تحتاج مكافحة [52].

إن القدرات العالية للحشرات على الانتشار ادى إلى زيارة النباتات في المجتمعات الطبيعية والزراعية من قبل العديد من الأنواع الحشرية العاشبة. مع ذلك فان جزء صغير من الانواع الزائرة تستطيع ان تكون روابط ثابته أو دائمية مع تلك النباتات. مثال ذلك، وجد أن ما يقرب من 40 نوع حشري فقط تمكن من استعمار أو احتلال حقول فول الصويا Soybean في ولاية الينوي Illinois الامريكية، بينما وخلال فترة 12 سنة تم جمع أكثر من 400 نوع عاشب من هذه الحقول. وبالرغم من أن أكثر من 60 نوع من المنْ تم صيدها في حقول فول الصويا في ولاية الينوي لوحدها، ولكن ولا نوع واحد من المنْ كان قادراً على استغلال نباتات فول الصويا كعائل دائمي في شمال أو جنوب امريكا [63]. في حالة تبنى النوع الحشري لنبات غذائي جديد، فإن نوع المحصول، حتى في حالة وجوده بإعداد كبيرة، فإنه من الواضح أنه يمثل خطوة صعبة لمعظم الحشرات.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

إن السؤال الان هومن أين جاءت الآفات الحشرية؟ وهل ان هذه الآفات الحشرية تعود إلى حيوانات المنطقة المحلية أم أنها أنواع مهاجرة؟ إن من بين 148 نوع حشري رئيس تهاجم المحاصيل الزراعية في الولايات المتحدة فإن 57 نوعاً (أي اقل من 40%) هي أنواع دخيلة. كذلك وجد أن 70 نوعاً من الآفات الحشرية الرئيسة في الغابات الامريكية كان معظمها أنواع محلية، وأن أقل من 30% كان مصدرها اوربا ومناطق اخرى [98]. وفي اوربا وجد أن ما يقرب من 20% فقط من الآفات الحشرية هي افات دخيلة [97]. لذلك، فإنه في الانظمة الطبيعة والزراعية فإن غالبية أنواع الآفات الحشرية هي أنواع محلية Native، وذلك بالرغم من أن بعض أخطر الآفات الحشرية في الغابات هي أنواع دخيلة.

ثالثاً) العمليات الزراعية تشجع حدوث مشاكل الآفات Agricultural practices promote the occurrence of pest problems:- بسبب عمليات المكننة وكفاءة عملية الحراثة وادارة العمليات الزراعية، والحصاد وعمليات التصنيع الزراعي، فإن المحاصيل الزراعية اصبحت تزوع بشكل دائم وفق نظام المحصول الواحد Monoculture خاصة في العالم الغربي. ان زراعة المحصول الواحد تمثل البيئة المفضلة للعديد من الأنواع الحشرية التي تنشط عندما تكون هناك كميات غير محدودة من الغذاء. والسؤال الان هو لماذا تكون مثل هذه الانظمة عرضة لان تظهر فيها الحشرات بشكل وبائي مقارنة بالأنظمة الطبيعية؟ [103]. توجد اجابة بسيطة على هذا السؤال وذلك لان لكل نوع حشري أو طراز حيوي، وكذلك كل نوع أو صنف نباتي، وكل نوع من التربة ينمو عليها المحصول، وأن كل مناخ دقيق يشكلون وضعية خاصة. وبسبب أن طبيعة كل عامل أو مكون من المكونات السابقة ذات ابعاد متعددة، فإن العوامل المسببة لظهور النوع الحشري بشكل وبائي تكون هي الاخرى متنوعة. مع ذلك، فإن بعض أهم العوامل المشجعة لوبائية النوع الحشري في النظام البيئي الزراعي هي عوامل منظورة وواضحة. هذه العوامل من جهة تشمل انخفاض مستوى الكيميائيات وعوامل المقاومة الفيزيائية في نباتات المحاصيل الهجينة مقارنة بأسلافها البرية أو القريبة من الأنواع البرية، ومن جهة اخرى فإن تبسيط

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

Simplification تركيبة الأنواع المكونة للنظام البيئي الزراعي مقارنة بالأنظمة البيئية الطبيعية. إن عملية التبسيط تتضمن اختزال كبير في عدد الأنواع النباتية والحيوانية، وزيادة التشابه الجيني أو التوحد الجيني للمحصول، فضلاً عن ترك الدورات الزراعية، وإزالة التنوع الارضي من خلال تسوية الارض بشكل جيد [103]. وزيادة تجانسها من خلال ازالة حواف الحقول ومساحات الحشائش والاراضي غير المزروعة، كذلك فإن كثافات الاعداء الطبيعية تنخفض في الزراعات المفردة مقارنة بأنظمة الزراعة المختلطة [37]. مثال ذلك، وجد أن كمية الضرر في براعم نبات السلجم *Brassica napus* الذي تسببه خنافس حبوب لقاح السلجم *Meligethes aeneus*، ارتبط مع درجة عدم تجانس المساحة المزروعة بالسلجم. كما وجد أن ضرر المحصول كان أقل، فيما كان التطفل على الحشرات العاشبة اعلى في المساحات المعقدة (المختلطة) مقارنة بالمساحات البسيطة (زراعة مفردة) [124]. وبحسب بعض معرفتنا حول مقاومة العائل النباتي واهمية الزراعة المتعددة أو المختلطة في زيادة التنوع الزراعي والتي سيتم شرحها لاحقاً. كما يعتقد أن هناك عوامل اخرى تنبه نمو الآفات الحشرية والتي تم شرحها بالتفصيل في بعض المصادر الحديثة [12 و50 و62].

مقاومة النبات العائل Host –plant resistance

في الطبيعة تعد مقاومة النبات العائل والاعداء الطبيعية من العوامل الدائمية في مكافحة سكان الحشرات العاشبة. لذلك، فإن الطرائق الحديثة في السيطرة على الآفات تأخذ بنظر الاعتبار تربية العوائل النباتية المقاومة للآفات كطريقة رئيسة لتنظيم اعداد الافة الحشرية على نباتات المحصول. منذ أن عرف الانسان الزراعة، وذلك قبل أكثر من 10 الالاف سنة، حاول الانسان انتخاب نباتات المحصول. للحصول على نباتات ذات إنتاجية عالية وقيمة غذائية جيدة، فضلاً عن انخفاض سميتها للبائن والمقاومة المقبولة ضد الآفات والامراض وإن من ضمن جهودنا لتطوير اصناف ذات انتاجية عالية، أمكن الحصول على بضع أنواع مزروعة تمكنت من الحفاظ على مستوى من المقاومة للحشرات من أصولها البرية وبشكل عام فإن الاصناف عالية الانتاج ادت إلى خفض تنوع دفاعاتها [97]. إن تربية النباتات المقاومة هي أحد الانشطة التي

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

ميزت القرن العشرين والتي جاءت من معرفة القواعد الوراثية لهذه العملية ومعرفة طرائق الانتخاب الخلطي، فضلاً عن عمليات تهجين النباتات. هذه الطرائق تطورت كتنبؤ بعد اعادة اكتشاف قوانين مندل الوراثية عام 1955 من قبل Hugo de vries وبالرغم من عملية نمو وتطور استخدام اصناف المحاصيل المقاومة للحشرات المنتجة بطرائق تربية النبات التقليدية والتي تعد من الطرائق التي تأخذ وقتاً طويلاً لإنتاج الاصناف المقاومة فضلاً عن كلفتها العالية. الا إن الفائدة الاقتصادية من استخدام الاصناف المقاومة للآفات تم تقديره بأنه يزيد بـ 120 ضعف عن قيمة المبالغ المستثمرة في إنتاج هذه الاصناف. إن بعض الاصناف الجديدة من القطن والرز ومحاصيل الخضر والتي تم تحسينها حديثاً تحوي صفات مقاومة للحشرات كافية لاستبعاد عملية استخدام مبيدات الحشرات بالكامل [72 و114]. هناك اليوم مراجع كثيرة توثق المكافحة الوراثية لمفصليات الارجل وتباين المقاومة في المحاصيل الزراعية [انظر 41 و75 و90 و117]. من المراجع السابقة يمكن القول إن سبب قلة الاصناف المقاومة من المحاصيل الزراعية هو بسبب الحاجة إلى مصادر المقاومة. خاصة وإن الآفات الحشرية تمتاز بتعقدها وتنوعها. لذلك، فإنه تم استخدام تقنيات جديدة مثل التحوير الجيني أو الوراثي واستخدام طريقة التأشير الجزيئي لأجراء عملية الانتخاب [70] إن موضوع مقاومة العائل النباتي للآفات، هو موضوع واسع اليوم وهو موضع اهتمام العاملين في مجال النبات والهندسة الوراثية ومكافحة الآفات، لذلك سيتم تناول هذا الموضوع من خلال المحاور الاتية:-

اولاً) اليات المقاومة في العائل النباتي Host – plant resistance mechanisms:- إن الباحثين في مجال تربية النباتات العائل المقاومة للآفات اهتموا ولفترة طويلة بالطرائق السريعة في تشخيص الانماط الجينية أو الوراثية المقاومة ورصد توريث تلك الصفات في خطوط الذرية الناتجة فيما كانوا اقل اهتماماً في الاليات التي تقف وراء المقاومة. الا أن الباحث Painter [89] كان من أوائل الباحثين الذي وضع الاسس العلمية لتفسير ظاهرة المقاومة والياتها، وفي المراجع الحديثة يلاحظ أن هناك تكامل ما بين طرائق مربو النبات وتحليل اليات. المقاومة [90 و111

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

و[135]. لقد تمكن Painter من تمييز ثلاثة اسباب للمقاومة والناتجة من العلاقات الحشرية النباتية، هذه الاسباب هي:-

1-) عدم التفضيل Non – preference:- ويقصد بها مجموعة صفات النبات واستجابات الحشرة التي تؤدي إلى ابعاد الحشرة بعيداً عن النبات وعدم استخدام ذلك الصنف النباتي لوضع البيض أو التغذية أو استخدامه كملجأ، أو خليط الاغراض الثلاثة معاً. وذلك لان مصطلح عدم التفضيل يغير استجابة الحشرة أكثر من صفات النبات.

2-) التضاد الحيوي Antibiosis:- ويقصد به صفات النبات التي تظهر استجابة سالبة تتمثل بتجنب الحشرات للنبات [64]. إن التضاد الحيوي يعمل على خفض خصوبة الحشرة، وطول فترة اطوار الحشرة، وزيادة نسبة الموت في الحشرات المهاجمة للنبات وعليه فإن التضاد الحيوي يهتم بالصفات النباتية التي تؤثر في الجوانب الفسلجية للحشرات العاشبة. هناك مصطلح أخر قريب من مصطلح التضاد الحيوي هو مصطلح الـ Antixenosis أي المضاد للضيوف لان كلمة Xenosis اليونانية تعني الضيف، واليوم يستخدم هذا المصطلح ليعني مضاد للغرباء ويعرف بأنه صفات النبات التي تجعل النبات غير مفضل من قبل الحشرات.

3-) التحمل Tolerance:- وهو شكل من اشكال المقاومة ومنها يظهر النبات قابليته على النمو والتكاثر واصلاح جروحه إلى حد ما بغض النظر عن وجود اعداد من الافة الحشرية مساوية لتلك المسببة للضرر في العائل النباتي الحساس. إن التحمل هو صفة النبات التي يمكن التعبير عنها دون اعتبار فيما إذا كانت الحشرة أو أي كائن أخر مسؤول عن الفقد في انسجة النبات. وبذلك فإن التحمل يختلف عن التضاد الحيوي أو التضاد للغرباء في أنه لا يسلط ضغط إنتخابي على سكان العاشبات. لذلك فإن التحمل يعد اليوم شكل من أشكال المقاومة، ولكنه يوضح ايضاً كألية من اليات الدفاع النباتية والتي تأتي بعد المقاومة [118]. وعندما تكون الافة الحشرية ناقلة لواحد أو أكثر من مسببات امراض النبات، فإن التحمل تعد صفة غير مرغوبه وذلك لان النبات المتحمل يسمح بزيادة اعداد سكان الحشرة الناقلة مما يزيد

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

من خطر انتشار المسبب المرضي [135]. إن التحمل هو صفة نباتية يصعب تعقبها ويتطلب اجراء ملاحظات مستمرة حول اعداد سكان الحشرات على النبات ومدى تأثيرها في إنتاجية النبات أو المحصول.

مما سبق، يبدو أن التحمل هو النمط أو الإلية الأقل شيوعاً ضمن آليات النبات الدفاعية. إن فحص أكثر من 200 تقرير حول مقاومة الخضراوات للآفات من مفصليات الأرجل أظهر أن 10% فقط من الحالات كانت تعزى إلى التحمل اما بقية الحالات فكانت تعزى إلى الـ Antixenosis والـ Antibiosis [117]. ومع ذلك، فإنه قد تم توثيق حالات التحمل على الأقل في 13 نوعاً من المحاصيل [36].

ثانياً) المقاومة الجزئية Partial resistance:- بالرغم من صعوبة الحصول على مقاومة كاملة لنوع حشري معين، وأن ما نلاحظه من حالات مقاومة ما هي إلا حالات مقاومة جزئية، إن فائدة المقاومة غير الكاملة أو الجزئية، هو أنها تسلط ضغط انتخابي ضعيف على سكان الحشرة. إن تكامل المقاومة الجزئية مع بعض إجراءات الإدارة المتكاملة للآفات قد تكون كافية لتقليل الضرر فضلاً عن خفض احتمالية ظهور نمط حيوي جديد من الحشرة يكون أكثر ضراوة [46 و47]. وضمن هذه الفقرة يجب أن نشير ايضاً إلى مصطلحين في هذا المجال هما:-

1-) المقاومة الأفقية أو المقاومة متعددة الجينات:- وهي صفة كمية يحكمها مزيج أو خليط من جينات مقاومة ثانوية أو متنحية تراكمت في نمط جيني معين.

2-) المقاومة العمودية:- وهي المقاومة التي يحكمها جين واحد أو أكثر في العائل النباتي، كل جين فيها يناظر أو يماثل الجين الخاص الذي يحكم القدرة على التطفل لدى نوع الآفة لذلك فهي تسمى ايضاً مقاومة الجين للجين Gene for gene resistance. إن العديد من حالات المقاومة متعددة الجينات للحشرات في النبات قد تم معرفتها وتوثيقها في العديد من أنواع المحاصيل. كذلك فإن العديد من حالات المقاومة العمودية أو أحادية الجين قد تم توثيقها هي الأخرى في العديد من المراجع. إن من أكثر الأمثلة التي درست وراثياً بشكل جيد عن المقاومة العمودية هي مقاومة نبات الحنطة لذبابة هيشيان، حيث أظهرت الدراسة وجود 26 جين مقاومة أمكن

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

تمييزها [90] وإن كل جين مقاومة في الحنطة يقابله جين في الذبابة مسؤول عن دحر مقاومة النبات العائل – للذبابة. إن هناك اختلاف مهم بين نوعي المقاومة من حيث الثبات، إذ أن المقاومة الأفقية ناتجة عن تراكم جينات من خلايا جرثومية مختلفة Germplasma.هذه العملية تؤدي إلى بناء مستوى مقنع من المقاومة، هذه العملية تعد مضيعة للوقت حيث أنها تحتاج لفترة زمنية طويلة لبناء مثل هذه المقاومة. الا أن ما يعوض ذلك هو صعوبة التغلب أو دحر هذا النوع من المقاومة من قبل الأنماط الحيوية للحشرات الكاسرة لتلك المقاومة وبذلك تكون المقاومة الأفقية أكثر ثباتاً من المقاومة العمودية.

إن فترة ثبات المقاومة قد تكون قصيرة في بعض الأحيان، وخاصة عندما يكون مستوى المقاومة عالي جداً، وأن توريثها يكون بسيط، وأن الأصناف المقاومة يمكن زراعتها بشكل واسع. وفي مثل هذه الحالات فإن الحشرات تستطيع التغلب على هذه المقاومة من خلال تطويرها لأنماط حيوية Biotypes ذات جينات قادرة على دحر مقاومة العائل النباتي. في العديد من الحالات المعروفة وجد أن ثلاثة أجيال كانت كافية لانتحاب أنماط حيوية قادرة على كسر مقاومة النبات العائل، واحياناً نجد أن الجهد الذي تبذله الحشرات يكون ملغي قبل ان ينتشر استخدام الأصناف المقاومة على المستوى العالمي. هذه الحالات حدثت كمثال لأصناف من الكرنب أو اللهانة المسماة Brussels sprouts المقاومة لحشرة من اللهانة *Brevicoryne brassicae* [34].

إن هناك العديد من الستراتيجيات المعتمدة لتحسين ثبات وبقاء المقاومة وذلك مثلاً من خلال خفض الضغط الانتخابي على الآفة الحشرية [35]. مع ذلك، فإن التكيف الحشري للأصناف الجديدة يحتاج لوقت أطول حتى تحت أنظمة ضغط انتخابي قوية [39]. وإن عدة امثلة عن المقاومة التي استغرق دحرها فترة طويلة أصبحت معروفة اليوم. مثال ذلك، صنف التفاح (Winter majetin) المقاوم لحشرة من التفاح الصوفي *Eriosoma lanigerum* منذ عام 1831م حيث لازال هذا الصنف محتفظاً بصفة المقاومة لحد ألان. مثال أخر عن المقاومة الجزئية وجد في

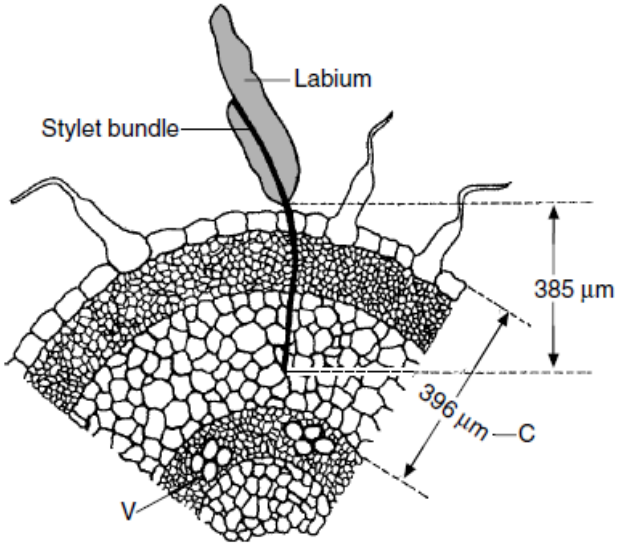
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

شجيرات العنب المقاومة لحشرة من فلوكسيرا العنب *Phylloxera vitifoliae* في مزارع العنب الفرنسية هذه المقاومة لازالت فعالة منذ عام 1890م [90]. إن المقاومة الأفقية أو متعددة الجينات هي أكثر ثباتاً وبقاءاً من المقاومة العمودية، حيث لوحظ أن مقاومة العائل النباتي المرتبطة بوجود عدد من المركبات الكيميائية وعدد من الاليات الفسيولوجية والمظهرية يخفض من فرصة النوع الحشري لكسر أو دحر مثل هذه المقاومة المتعددة الجينات مقارنة بالمقاومة الناتجة عن مركب كيميائي مفرد (مقاومة عمودية). إن محاولة فهم لماذا يسهل كسر أو دحر المقاومة في بعض الحالات فيما يصعب دحرها في حالات أخرى، إن تكيف الحشرات هو عامل حرج، وأن الحشرات قد تتكيف فسلجياً لوجود المركبات السامة مثلاً في غذائها هذا التكيف قد يكون أكثر سهولة من التكيف على صفات نبات جديد. وذلك لان الحالة الأخيرة قد تحتاج إلى سلسلة من التغيرات، وضمنها التكيف لمختلف الإشارات التي تحكم سلوك وضع البيض والتغذية. إن وجهة النظر هذه تتفق مع حقيقة ان مربو النبات ينتخبون أنماط وراثية مقاومة للحشرات اخذين بنظر الاعتبار أنماط المقاومة الناتجة عن التضاد للغرباء Antixenotic والتي تكون أكثر فائدة من المقاومة الناشئة عن التضاد الحيوي Antibiotic وذلك لان النوع الأخير يكون اقل ثباتاً [117].

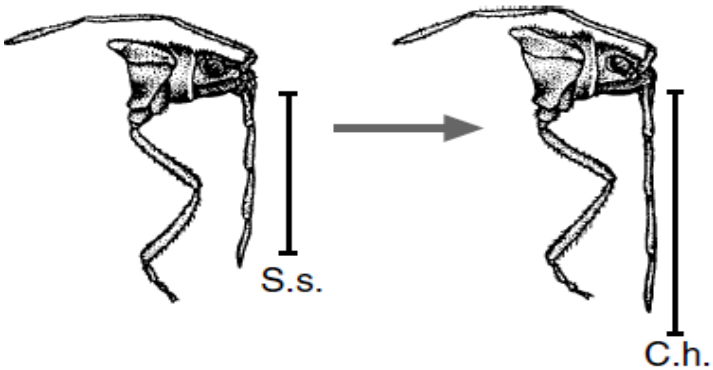
ثالثاً) صفات النبات المرتبطة بالمقاومة Plant characteristic associated with resistance:- من الغريب ان تكون صفات النبات سبباً في مقاومة النباتات المزروعة للآفات كما هو الحال في الأنواع لتلك النباتات حيث تلعب الصفات الفيزيائية (الشكل 13-1) والكيميائية والحياتية دوراً مهماً في المقاومة فإن العديد من تلك الصفات أو العوامل في مقاومة النبات للآفات قد تم الإشارة اليها في أماكن أخرى من هذا الكتاب للحصول على مزيد من المعلومات حول اليات المقاومة التي تم تمييزها في محاصيل نباتية معينة، يمكن الرجوع إلى المصادر [75 و90 و114 و117]. إن المقاومة المعتمدة على الصفات المظهرية غالباً ما تزود النبات بحماية طويلة الأمد مقارنة بالمقاومة المعتمدة على الصفات أو العوامل الكيميائية. وإن المقاومة الفيزيائية الناتجة عن الحواجز الفيزيائية هي المقاومة التي لا يمكن التغلب عليها ومثالها بقة الـ

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

haematoloma *Jadera* التي تتغذى على بذور أنواع من أشجار Sapindaceous الموجودة في امريكا الشمالية، وقد وجد ان هذا البق العاشب تختلف في طول خرطومها وذلك استجابة لإدخال عوائل مختلفة جديدة خلال خمسين سنة فقط، مما ساعدها في التغذية على البذور الصغيرة والكبيرة مقارنة ببذور عائلها الأصلي (الشكل 1303) [22].



الشكل (13-2): مقاومة النبات للحشرة بسبب صفاته التشريحية. إن سمك قشرة الساق (C) في نبات *Lycopersicon hirsutum* أعاقت حشرة المنْ *Macrosiphum euphorbiae* من الوصول بأجزاء فمها لأنسجة الأوعية الناقلة (V) (عن Quiros وآخرون، 1977) [100].



الشكل(13-3): بقة الـ *Jodera hematoloma* المتخصصة في التغذية على بذور أشجار عائلة Sapindaceae بواسطة خرطومها الأنبوبي الاسطواني الذي يمكن الحشرة من اختراق جدار الثمرة والتغذية على البذور. ومخترقة غلاف البذرة لامتصاص محتويات البذرة السائلة ان سكان الحشرة التي تعيش على الأشجار المحلية *Sapindus saponaria* (قطر ثمارها 6.1 ملم) لها خرطوم بطول 6.7 ملم. بينما افراد سكان البقة التي تعيش على النوع الدخيل *Cardisopermum halicacabum* (قطر ثمارها 8.5 ملم) وطول خرطومها 7.8 ملم. (عن Carroll وDingle، 1996) [22].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

إن إدخال جينات المقاومة إلى الأصناف ذات الإنتاجية العالية يتطلب بعض التضحية في الإنتاج. أي أن لهذه المقاومة تكاليف إن هذه التكاليف ترجع إلى حقيقة أن معظم أشكال أو أنواع المقاومة في النبات يبدو أنها تتضمن أو تتطلب توجيه بعض مصادر النبات لزيادة انتاج مركبات الايض الثانوية أو إنتاج تراكيب دفاعية فيزيائية. إن الأنظمة الدفاعية يتم إدامتها في الظروف الطبيعية تحت الضغط الانتخابي لأعداء الأصناف النباتية المقاومة، وإن هذه الإدامة تضعف في حالة غياب العاشبات وذلك بهدف ادخار التكاليف غير الضرورية للدفاع. هذه الفرضية دعمتها نتائج التجربة الآتية:-

حيث تم حماية مجموعة سكانية من نبات *Arabidopsis thaliana* من الحشرات ومسببات أمراض النبات، مما أدى إلى تغيير شكل الانتخاب في صفتين لخفض ضرر العاشبات، هذه الصفتين هما خفض مجموع تركيز الـ Glucosinolates وخفض كثافة الشعيرات الغدية Tichomes [74]. هذه النتائج أظهرت بوضوح أن النوع النباتي يسعى إلى ادخار التكاليف الدفاعية عند انخفاض خطر إصابته بالآفات. إن عملية انتخاب نوع محسن من محصول ما في الماضي ارتبط مع انخفاض مستويات مركبات معينة من مركبات الايض الثانوية (الجدول 13-1) وتكون النتيجة زيادة حساسيتها للعاشبات. كما تم ملاحظة انخفاض إنتاجية أصناف فول الصويا المقاومة للحشرات العاشبة مقارنة بأصناف فول الصويا الجيدة النامية في غياب الآفات [63] هذه الملاحظة تتفق مع ما سبق.

الجدول (13-1): تأثير التدجين في كميات مركبات الايض الثانوية.

Compounds	Plant	% of wild species	Reference
Quinolizidine alkaloids	Lupin	0.5	140
Cucurbitacins	Squash	1	55
2-Tridecanone	Tomato	1.5	137
Glycoalkaloids	Potato tubers	4	59
Glucosinolates	Cabbage	20	60
Gramine	Barley	20	71

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

حالة مشابهة أخرى وجدت عند تربية صنفين من الشعير مختلفين في تماثلهما الجيني لحشرة المنْ *Schizaphis graminum* في تنافس مع بعضهما تحت ظروف خالية من الحشرات، حيث وجد أن الصنف الحساس من الشعير كان منافساً جيداً، اما عند تعريض مزارع صنفين من الشعير لتغذية المنْ وجد أن النتيجة انعكست حيث أصبح الصنف المقاوم المنافس الأفضل [139]. ويبدو أن تكاليف المقاومة في العديد من الحالات يصعب تعقبها [13]. إن للأنواع الحشرية المختلفة متطلبات غذائية مختلفة مما يجعلها تظهر استجابات مختلفة لعوامل النبات الدفاعية، وإن الصنف النباتي المنتخب لمقاومة نوع حشري معين يبقى عادة حساس للأنواع الحشرية الأخرى. إن عملية تربية أصناف مقاومة لعدة أنواع من الحشرات تعد عملية صعبة، وقد اتضح ذلك عند محاولة تربية أصناف قطن مقاومة لثلاثة أنواع حشرية رئيسة تصيب القطن. إذ أن صنف القطن ذو الأوراق الملساء تعاني قليلاً من يرقات الجنس *Helicoverpa*، الا أن هذا الصنف معرض لمزيد من الضرر من بق اللايكس *Lygus lineolaris*. أما سلالات صنف القطن Frago – bract التي تمتاز بتحور قناباتها بحيث تكون براعم القطن معرضة، هذا الصنف يمتاز بقلة أو انخفاض إصابته بحشرة سوسة جوز القطن *Anthonomas grandis*، ولكنه يصبح أكثر حساسية لبق النبات المبرقش. مما سبق يتبين أن مقاومة الصنف لحشرة معينة قد يجعله أكثر حساسية لحشرة أخرى. وبغض النظر عن هذه المعوقات فإن هناك احتمالية لتطوير أصناف من القطن مقاومة للحشرات الثلاثة السابقة فضلاً عن مقاومتها لقافز أوراق القطن *Pseudatomoscelis seriates* [16]. إن ما سبق يوضح إمكانية الحصول على حماية جيدة للنبات من مجموعة حشرية معقدة.

إن مقاومة النبات للعاشبات تنشأ عن مكونات مباشرة أو غير مباشرة، وذلك من خلال تأثيرها في المستوى الغذائي الثالث. إن الأصناف المختلفة قد تختلف في إنتاجيتها للكيميائيات الحليلة الجاذبة للحشرات المتغذية على الحشرات فيما بينها، كما تم ملاحظته في نباتات الجربيرا *Gerbera jamesonii* في حالة الحلم المفترس [96].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

رابعاً) طرائق تربية المقاومة Methodology of resistance breeding:- إن تربية النبات تعتمد على استثمار التباين الجيني أو الوراثي الموجود في أنواع المحاصيل واقاربها من الأنواع البرية حيث تهدف إلى تشجيع المقاومة للآفات الحشرية والأمراض من خلال عمليات الانتخاب وطرائق التربية. إن الطرائق المعتمدة اليوم تتضمن خليط من:

1-) استخدام نماذج النمو السكاني لاستكشاف ستراتيجيات إدارة المقاومة.

2-) تطوير طرائق اختبار كفوءة.

3-) استثمار العديد من حالات التضاد للغرباء Antixenosis كنماذج للمقاومة.

4-) تقييم فاعلية تقنيات علم الحياة الجزيئي [109].

إن طرائق تربية الأصناف المقاومة للحشرات:- يمكن ان تقع في مجموعتين هما:-

1-) الطرائق التقليديةConventional methods:- هناك اليوم أكثر من 1300 مجموعة من الـ Germplasm التي تضم عدد كبير جداً من جينات المقاومة، هذه الجينات تم جمعها من الأنواع النباتية البرية ومن عدد كبير من الأصناف المزروعة في مناطق العالم المختلفة [36 و113]. إن مجاميع الـ Germplasm المذكورة انفاً مسجلة في قاعدة المعلومات الخاصة بالـ FAO. حيث تحتوي على جينات تستخدم في الأنشطة المختلفة لتحسين المحاصيل. ومع ذلك فقد لوحظ إن 80-90% من أصناف عدة محاصيل غذائية مهمة ثم فقدها خلال القرن العشرين مما يشير إلى ضرورة إطلاق ناقوس الخطر لتحسين مصادر غذائناً [129]. إن الأصناف البرية تعد مصدراً قيماً لجينات المقاومة للحشرات ومسببات امراض النبات [2]. مثال ذلك أن المستويات العالية من المقاومة لنوعين من قافزات النبات تم نقلها من نبات الرز البري *Oryza officinalis* إلى صنف الرز المزروع *Oryza sativa* [57]. وهناك تقديرات تشير إلى أن مربو النبات اليوم يستخدمون 6% من جينات المقاومة الموجودة في النباتات البرية فقط في برامج تربية النبات.

إن مقاومة النبات للحشرات، وكما أشرنا سابقاً قد تعتمد على جين مقاومة واحد (مقاومة عمودية)، الا أنها غالباً ما تعتمد على عدة جينات للمقاومة (مقاومة أفقية) أو

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

على عدد قليل من الجينات، في الطريقة المندلية يكون من السهل تربية الأصناف المقاومة ذات الجين المفرد. ومن الأمثلة التقليدية في هذا المجال هو مقاومة نبات الرز لقافز النبات البني *Nilaparvata lugens* [90]. وفي النباتات البرية فإن المقاومة للحشرات نادراً ما يعتمد جين مقاومة مفرد. إذ أن النباتات البرية المقاومة تعتمد على عدة دفاعات منها الكيميائية والفيزيائية وعوامل عدم التوازن الغذائي هذه العوامل قد تمتزج مع بعضها ويتم السيطرة عليها من قبل نظام معقد تقف وراءه عدة جينات والعديد من الاليات المرتبطة بتلك الجينات. أما عندما تقع جينات المقاومة على Germplasm بلازما جرثومية غريبة أو خارجية، فإن هذا يتطلب الكثير من العمل لإقحام أو ادخال تلك الجينات إلى العديد من الاصناف أو خطوط المحاصيل الزراعية. وذلك اعتماداً على نظام التكاثر الموجود في نوع المحصول (ذاتي التلقيح أو خلطي التلقيح). إن برامج التربية المختلفة يمكن استخدامها بالطريقة التي تم شرحها في العديد من الكتب كما في كتاب Panda و Khush [90] و Smith واخرون [115].

2-) التقنيات الحيوية Biotechnology:- إن التقدم والتطور الحالي الحاصل في مجال علم الحياة الجزيئي وزراعة الانسجة فتحت المجال واسعاً امام امكانية نقل الجينات ليس فقط بين الأنواع القريبة من بعضها ولكن ايضاً بين الأنواع البعيدة عن بعضها، أي امكانية نقل الجينات من الحيوانات والبكتريا والفايروس إلى النبات [8 و109]. إن طرائق الهندسة الوراثية تسمح بإدخال جينات جديدة لأنواع المحاصيل لتصبح مقاومة للحشرات. مثال ذلك، تم ادخال جينات من مسببات امراض الحشرات إلى العوائل الغذائية للحشرات مما ادى إلى مكافحة سكان الافة الحشرية. وذلك، من خلال اخذ الجينات المسؤولة عن إنتاج التوكسين أو السم الحيوي من البكتريا الممرضة للحشرات *Bacillus thuringiensis* وإدخالها إلى نباتات الطماطة والقطن والرز واشجار البيسية *Spruce* الصنوبرية. جينات اخرى لمثبطات بعض الانزيمات مثل مثبط انزيم Lectins و Amylase و Proteinase حيث تعمل جينات هذه الانزيمات على ايقاف النمو وتأخيره وقد تم إنتاج العديد من المحاصيل المعدلة وراثياً والتي تحوي جينات المقاومة. مثال ذلك، نقل الـ CDNA الخاص بتشفير مثبط انزيم الـ α-

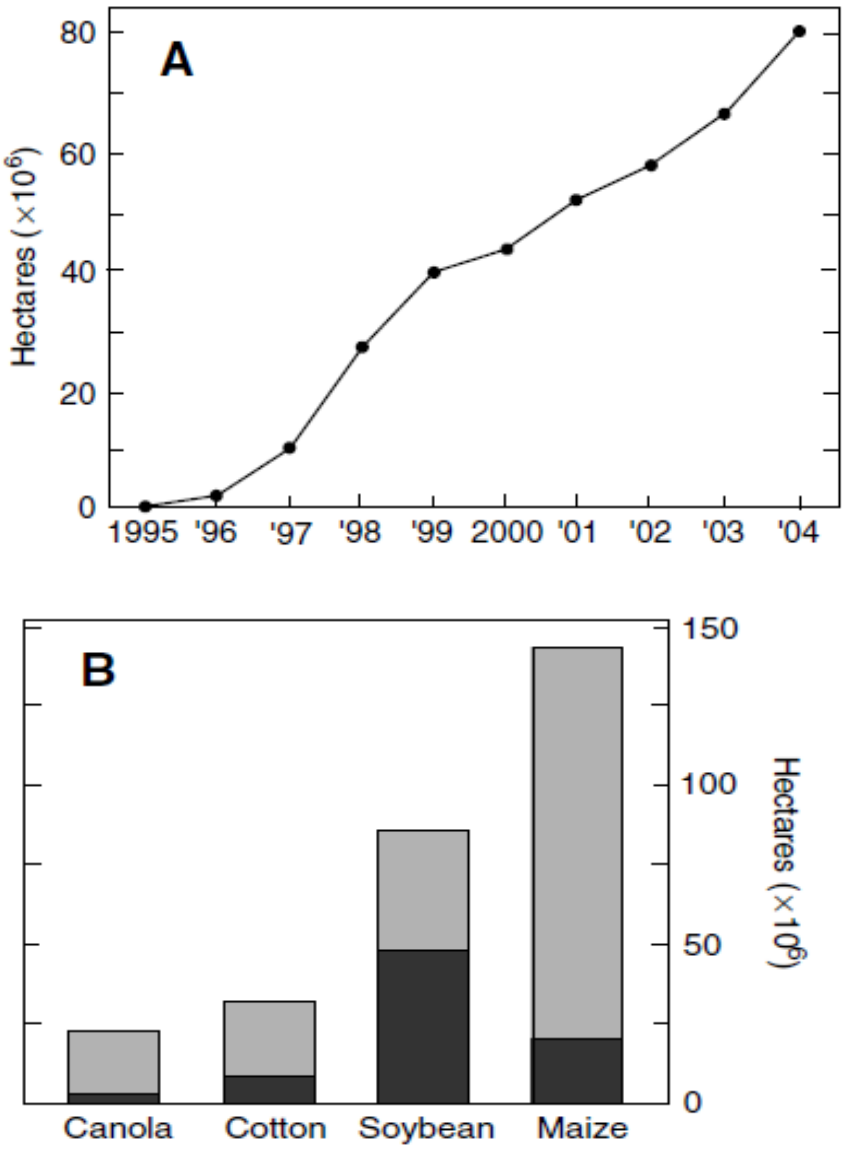
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

amylase الموجود في بذور الفاصوليا *Phaseolus vulgaris* إلى نبات اللوبيا *Pisum sativum* لتصبح الاخيرة مقاومة لسوسة بذور اللوبيا *Bruchus pisorum* إن بذور اللوبيا المعدلة وراثياً يتراكم فيها الانزيم المثبط للـ α-amylase إلى مستوى3% من تركيز البروتين الذائب. إن التأثير المثبط لأنزيم الالفا اميليز على الانسان يختفي في الطبخ [105].

لقد استخدمت المحاصيل المعدلة وراثياً في مساحات واسعة خاصة بالنسبة لمحاصيل فول الصويا والذرة والقطن والسلجم حيث ازدادت مساحات زراعة هذه المحاصيل الاربعة المعدلة وراثياً في خلال تسع سنوات بنسبة 29% من مجموع المساحة المزروعة بهذه المحاصيل على مستوى العالم (الشكل 13-4). كذلك فإن إدخال أكثر من جين رئيس (أثنين أو أكثر إلى صنف ما) مثل الجين الخاص بتحمل مبيدات الادغال والجين الخاص بمقاومة الحشرات هذه العملية بدأت حديثاً. بالرغم من إن طريقة النقل الجيني تعد من التقنيات الخاصة للحصول على عائل نباتي مقاوم للآفات، وإن هناك عدة اختلافات مهمة بينها وبين طرائق تربية النبات التقليدية، ففي طريقة النقل الجيني Transgenic يتم نقل جين المقاومة من كائن معين وادخاله إلى مجين Genome النبات. وإن الجين الذي تم ادخاله إلى مجين النبات يكون معروف بجميع تفاصيله الدقيقة وما ينتج عن ادخاله. أما في التربية التقليدية للأصناف المقاومة فإنه يتم عمل تلقيح خلطي ما بين الصنف الحساس والصنف أو النبات القريب الحاوي على جين المقاومة، في هذه الطريقة لا يعرف أي الجينات التي تناظر الصفة أو الصفات النباتية التي تقف وراء زيادة مقاومة العائل النباتي للحشرة، وعندما تكون الصفات النباتية المسؤولة عن زيادة مقاومة النبات للحشرات غير معروفة، فإنه يصبح من الصعب تحديد تأثير عوامل البيئة وتأثير الاخيرة في المستوى الغذائي الثالث.

إن هذا الخليط من الجينات تم تطبيقه أو تحقيقه في محصولي القطن والذرة وبحلول عام 2004 بلغت المساحة المزروعة بهذين المحصولين 7% من المساحة العالمية المزروعة بالمحاصيل المعدلة وراثياً [56].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل(13-4): (A) المساحة العالمية المزروعة بالمحاصيل المعدلة وراثياً من 1996 – 2004 – (B) المساحات المزروعة عالميا بالمحاصيل الاربعة المعدلة وراثياً من كل محصول خلال عام 2004. إن اللون الاسود يمثل الهكتارات المزروعة بالمحاصيل المعدلة وراثياً (عن James، 2004) [56].

اختلاف أخر بين الطرائق التقليدية في تربية النبات والنباتات المعدلة وراثياً، نجده على سبيل المثال في المحاصيل الحاوية على جينات البكتريا *Bacillus thuringiensis* الخاصة بإنتاج السم الحيوي الـ Toxin. اي عدد الجينات الداخلة في عملية مقاومة النبات للحشرات. إن ثبات وتحمل النبات المقاوم للحشرات يعتمد إلى حد كبير على الاسس الوراثية للمقاومة في النبات، والتي قد يرجع إلى جين واحد رئيس أو إلى العديد

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

من الجينات الثانوية. إن المحاصيل المعدلة وراثياً الحاوية على جينات بكتريا الـ *B.t.* تعد من المحاصيل المقاومة لأضرار الحشرات كنتيجة لإدخال جين واحد فيها إلى مجين النبات وعليه، فإن المقاومة في هذه المحاصيل هي من نوع المقاومة العمودية. إن المقاومة العمودية عادة تكون اقل ثباتاً من المقاومة الافقية وذلك لأنه يمكن التغلب عليها من قبل بعض الانماط الحيوية Biotypes للحشرات [90 و113]. هناك العديد من الاختيارات التي يمكن اعتمادها لتحسين ثباتية وبقاء المقاومة العمودية [113] والتي يمكن اجمالها في النقاط الاتية:-

أ-) الاطلاق المتعاقب للصنف Sequential cultivar release:- إن إطلاق صنف يحوي جين مفرد رئيس واستخدامه في الزراعة إلى أن يصبح غير مؤثر في مقاومة الحشرات، بعد ذلك يتم إطلاق جينات أو أصناف مقاومة إضافية بنجاح. هذه الطريقة استخدمت من اجل نشر الجينات في الرز لمقاومة قافز نبات الرز البني.

ب-) الجينات المختلطة أو خليط الجينات Gene stacking:- مثال ذلك، وجد أن أصناف الرز المستخدمة حالياً، هذه الاصناف ذات مقاومة تعتمد على ستة جينات والتي استخدمت سابقاً في الاطلاق المتعاقب للصنف.

ت-) دورة الجين Gene rotation:- في هذه الطريقة يتم تبادل جين أو صنف مقاوم مع جين أو صنف مقاوم أخر.

في حالة المحاصيل المعدلة وراثياً باستخدام جين بكتريا *B.t.* وجد أن طريقة الاطلاق المتعاقب للصنف المقاوم تعد طريقة غير مرغوبة مع هذه الاصناف وذلك لان المقاومة في هذه الاصناف تعتمد على وجود Toxin واحد وأن الجين المسؤول عن هذا التوكسين قد تحدث له مقاومة عابرة Cross – resistance إلى توكسينات اخرى قريبة [120]. إضافة لذلك، فإن مزارعي الزراعة العضوية الذين يقومون برش بكتريا الـ *B.t.* هذه العملية قد تعد من محددات مكافحة الآفات الحشرية باستخدام الاصناف المقاومة.

إن الاختلاف الثالث بين التربية التقليدية وبين استخدام الهندسة الوراثية وخاصة مع الأصناف المعدلة وراثياً من المحاصيل باستخدام جين البكتريا *B.t.*، هو مستوى

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

التعبير عن صفات النبات المقاوم للحشرات في الذرية أو الخطوط الجديدة النامية من الصنف المقاوم. ففي التربية التقليدية يكون مستوى التعبير عن تلك الصفات اقل دائماً من أعلى مستوى موجود لتلك الصفة في الأصناف الطبيعية أو البرية مثال ذلك، المركبات الحليلة Allelochemical في الصنف المقاوم لا يصل مستواها إلى مستوى هذه المركبات في النباتات الطبيعية [68 و92 و93] وعلى اساس ما سبق فإن مستوى توكسينات الـ *B.t* في النباتات المعدلة وراثياً أصبحت بمستوى عالي وصل إلى 2-5% من مجموع مستوى بروتينات النبات، هذه النسب تزيد بمقدار 20-50 ضعف عن ما موجود في النباتات الحالية المعدلة وراثياً. إن إنتاج نباتات ذات مستوى عالي ما أمكن قد لا يكون لها تأثير عالي على الكائنات غير المستهدفة فقط ولكنه قد يعمل على زيادة فرصة تطور المقاومة في الحشرات المستهدفة. إن فوائد ومضار استخدام سم الـ *B.t* الحيوي تم مراجعتها حديثاً من قبل Haq وآخرون [49]. إن المحاصيل المعدلة وراثياً تعد اليوم اداة قيمة في مكافحة الآفات من حيث كونها أداة صديقة للبيئة. إن صداقتها للبيئة جاءت من عدة أوجه وهي كما يأتي:-

أ-) ان تأثير صفات المحاصيل المعدلة وراثياً على الكائنات غير المستهدفة ومنها الملقحات وعوامل المكافحة الحيوية والانواع القادرة المحمية يكون قليل او معدوم [48 و67].

ب -) إن ثبات المقاومة وبقائها في الصنف المقاوم من خلال مفهوم قدرة الآفات الحشرية على التكيف فإنها قد تؤثر أولا تؤثر على ذرية الأصناف المقاومة وذلك على المستوى القريب أو البعيد [121].

ت -) إن التضريب الخارجي للأصناف المعدلة وراثياً وتداخلها مع الأصناف البرية القريبة هي مسألة يجب الاهتمام بها وذلك لأنه بمجرد تحرك الجين المنقول إلى الأصناف البرية لأقرباء النبات فإنه لن يكون هناك عودة للجين ثانية وهذا قد يؤثر في التداخلات في الأنظمة البيئية غير الزراعية [29]. لمزيد من المعلومات حول هذا الموضوع يمكن الرجوع إلى المرجعين [86 و95].

من الواضح أن الهندسة الوراثية فتحت افاقاً واسعة في مجال تحسين المحاصيل المختلفة [48 و76 و77] وفي مقاومة الحشرات [21].

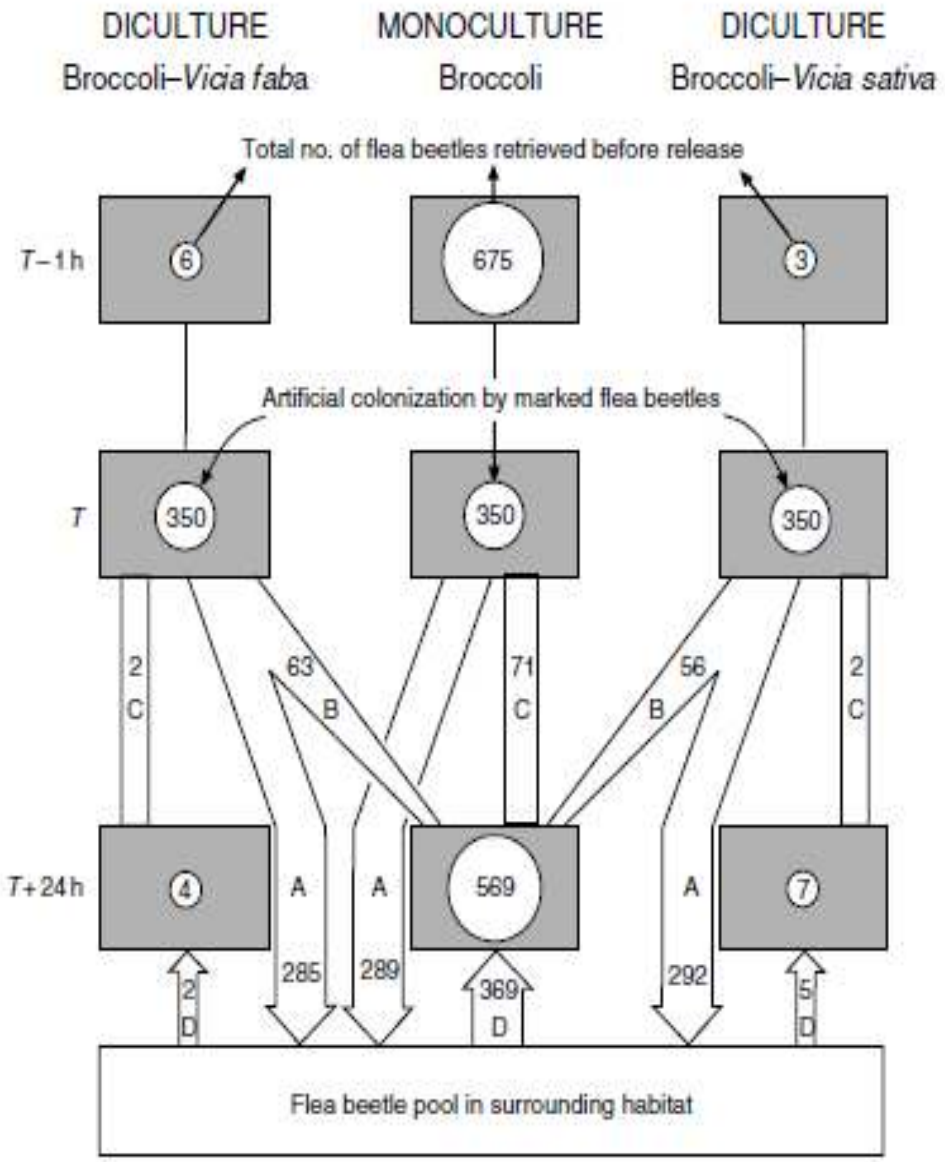
قلة الآفات في الزراعة المتعددة لماذا؟

Polycultures: why fewer pests?

من زمن بعيد، عرف المزارعون، إن زراعة عدة محاصيل في وحدة المساحة من الأرض أدت إلى زيادة إنتاجية تلك المحاصيل، كما وجد أن زراعة بذور السلجم *Brassica napus* ونبات البيقة *Vicia sativa* سوية ادى إلى غياب العديد من الآفات الحشرية التي كانت تهاجم كلا المحصولين عند زراعتهما كل على انفراد. ومنذ ذلك الوقت فإن دراسات عديدة جداً قامت بتقييم تأثير الزراعة المختلطة أو المتعددة على النشاط السكاني للحشرات [3 و54].إن واحدة من هذه الدراسات نفذت على الخنفساء البرغوثية *Phyllotreta cruciferae* التي تصيب عدة أنواع مختلفة من البروكلي الـ *Vicia* spp . إن الشكل (13–5) يوضح تدفق الخنفساء البرغوثية المؤشرة من ألواح الزراعة الثنائية الحاوية على نباتي البروكلي ونبات البيقة إلى الالواح المزروعة فقط بينات البروكلي، وقد تم شفط جميع الخنافس البرغوثية الموجودة في منطقة التجربة بواسطة مكنسة كهربائية، بعد ذلك تم إطلاق ثلاثة مجاميع من الخنافس وكل مجموعة تضم 350 خنفساء صبغت بلون معين تم إطلاقها على الواح التجربة، وبعد مرور 24 ساعة على الإطلاق لوحظ حدوث نسب عالية من الهجرة للخنافس إلى خارج الواح الزراعة الثنائية إلى الالواح المزروعة بالمحصول المفرد ومحيطها، أي إن أكثر الخنافس غادرت الزراعة المختلطة مقارنة بتلك التي غادرت الزراعة المفردة مما أدى إلى حدوث انخفاض سريع في سكان الخنافس التي تم ادخالها صناعياً في النظام الزراعي المختلط [42]. إن الزراعة بين المحاصيل أو الزراعة البينية لازالت شائعة في المناطق الاستوائية، التي تتباين فيها المساحات المزروعة بالمحاصيل المختلفة ما بين 37% في الهند لتصل إلى 94% في ملاوي Malawi (131). بالمقابل فإن الزراعة الحديثة والكثيفة في العالم الغربي قد وصلت إلى درجة عالية جداً من التوجه أو التشابه الحيوي Bio–unformity إن مساحات كبيرة جداً تزرع اليوم بمحصول واحد من بين عدة محاصيل حيث يمتاز هذا المحصول عادة بدرجة عالية من التشابه الجيني. إن زيادة التنوع في زراعة الخضراوات يعد واحداً من

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الستراتيجيات المهمة في مكافحة الآفات التي تعمل على جعل البيئة الزراعية اقل تفضيلاً للأفات الحشرية وأكثر ملائمة لأعدائها الطبيعية.



الشكل(13-5): انتقال الخنافس البرغوثية *Phyllotreta cruciferae* المؤشرة في ثلاثة الواح تجريبية ذات أنظمة زراعية مختلفة وذلك خلال فترة 24 ساعة من إطلاقها وذلك بعد إزالة جميع الخنافس الموجودة طبيعياً من الواح التجربة. وقد تم إطلاق ثلاثة مجاميع من الخنافس البرغوثية ضمنت كل مجموعة 350 خنفساء وصبغت خنافس كل مجموعة بلون معين وبعد صبغها أطلقت في كل لوح عند الزمن T وإن عملية انتقال الخنافس رمزلها بـ A = عدد الخنافس المهاجرة إلى خارج بيئة المحاصيل المزروعة، B = الخنافس المنتقلة من الزراعة الثنائية إلى الزراعة المفردة، C = الخنافس الباقية في الالواح، D = الخنافس التي استعمرت الالواح من البيئات المحيطية (عن Garcia و Altieri، 1992) [42].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

إن المصطلحات المستخدمة في مجال الزراعة المتعددة عادة ما تكون غير متماسكة ومن هذه المصطلحات ما يأتي:-

اولاً) الزراعة بين المحاصيل أو الزراعية البينية Intercropping:- هذا المصطلح يشرح أو يصف النظام الذي يتم فيه زراعة أكثر من محصول في مساحة بالتزامن مع محاصيل أخرى. بحيث يحدث بينها تداخل، هذا التداخل يقع في أربعة أشكال هي:-

1-) المحاصيل المختلطة Mixed cropping:- في هذه الطريقة يتم زراعة محصولين أو أكثر بالتزامن أوفي وقت واحد دون ان تكون هذه الزراعات منتظمة بشكل مروز.

2-) الزراعة البينية بمروز Row intercropping:- وفيها يتم زراعة محصولين أو أكثر في وقت واحد ولكن بشكل مروز.

3-) الزراعة البينية الشريطية Strip intercropping:- وفيها يتم زراعة محصولين أو أكثر في وقت واحد ولكن بشكل أشرطة عريضة تكون كافية لنمو المحصول بشكل مستقل، لكنها تكون رفيعة كفاية لنمو المحصول بشكل مستقل، ولكنها تكون رفيعة كفاية لكي تسمح بتداخل المحاصيل مع بعضها.

4-) **أنظمة المحصول المصيدة Trap-cropping systems:-** وفيها يزرع نوعاً واحداً من المحاصيل والذي يعمل كمصيدة لأبعاد الآفة عن المحصول الرئيس.

ليس من الضروري في الزراعة البينية زراعة نوعين مختلفين من المحاصيل، حيث يمكن زراعة أصناف مختلفة من نفس المحصول تكون متباينة وراثياً بمستويات مختلفة.

ثانياً) الزراعة المتعددة Multiple cropping:- هذا المصطلح يطلق إما على الزراعة البيئية Intercropping وهي المحاصيل المتداخلة التي تزرع في وقت واحد. كما يشمل المحاصيل التي تزرع بالتعاقب وتعني زراعة محصولين أو أكثر في نفس الحقل بالتعاقب خلال نفس السنة [131].

إن التداخلات بين المحاصيل المكونة لأنظمة الزراعة البيئية تعد من التداخلات الأكثر تعقيداً ولكنها تعمل في الغالب على خفض الإصابة بالآفات. والأكثر من ذلك فإن

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الزراعة المتعددة تعمل على خفض الحمل الذي تسلطه العاشبات على المحاصيل في الزراعة المتعددة مقارنة بالحمل الذي تسلطه العاشبات على المحصول بالزراعة المفردة. ففي عملية حصر لـ 209 دراسات منشورة حول تأثيرات تنوع الغطاء النباتي في النظام البيئي الزراعي على الانواع العاشبة من مفصليات الارجل اظهرت ان 52% من مجموع الأنواع العاشبة كانت الاقل وفرة في الزراعة المتعددة مقارنة بالزراعة المفردة، فيما وجد أن 15% من الأنواع العاشبة أظهرت كثافات سكانية عالية في الزراعات المتعددة (الجدول 13–2) [5]. تحليل اخر لـ 21 دراسة أظهرت أن 60 – 70% من حالات كثافات العاشبات كانت منخفضة في الزراعة المتعددة مقارنة بالزراعة المفردة. مما سبق يتضح أن لتنوع المحاصيل تأثير معتدل على توفر الحشرات العاشبة (127).

الجدول (13-2): الوفرة النسبية لأنواع مفصليات الأرجل في الزراعة المتعددة مقارنة بالزراعة المفردة (عن Andow، 1991) [5].

	Total no. of species	% variable	% less abundant	% no difference	% more abundant
Herbivores					
Monophagous species	220	19	59	14	8
Polyphagous species	67	24	28	8	40
Natural enemies	130	26	9	13	53

إن من المتوقع، أن تكون حالات الوفرة المنخفضة للحشرات العاشبة في الزراعة المتعددة هي الحالات الغالبة بين الحشرات العاشبة المتخصصة وبالمقابل فإن الحشرات العاشبة متعددة العوائل الغذائية تظهر في الغالب كثافات أعلى في الزراعة المتعددة (الجدول 13–2) ومن الضروري الإشارة هنا إلى انه ليس لجميع مخاليط المحاصيل تأثير متساوي في هذا المجال، وأن اختيار المحصول الشريك في الزراعة المختلطة تعد مسألة مهمة أكثر من قرار اعتماد الزراعة البينية نفسه، مثال ذلك زراعة الحنطة مع الذرة اللذان يشتركان في بقة الـ Chich bugs التابعة للجنس *Blissus*

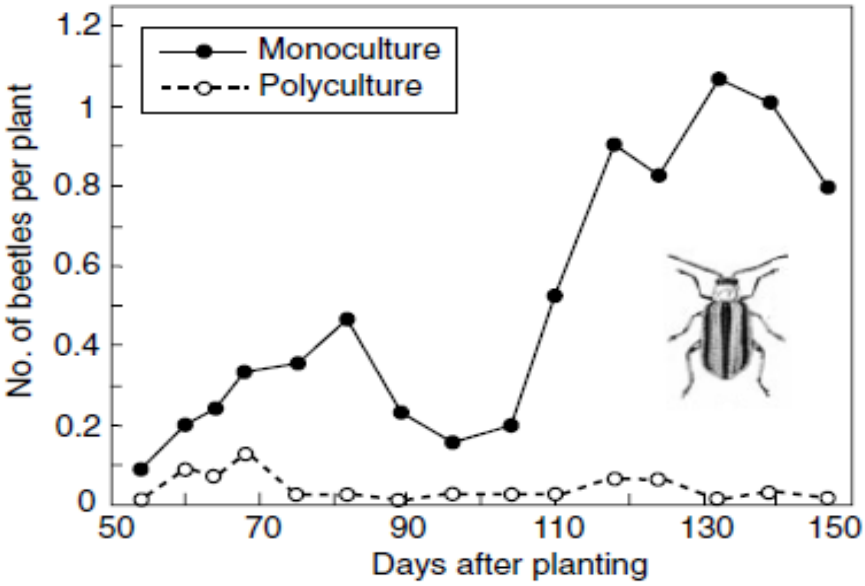
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

spp والنيماتودا مما يؤدي إلى زيادة ضرر هاتين ألافتين على كلا المحصولين أما عند زراعة الحنطة مع البطاطا فإن ذلك يقلل من ضرر ألافتين على الحنطة. بالرغم من ان العديد من الدراسات سبق وان وثقت الاختلافات الموجودة بين أنظمة الزراعة المتعددة ونظام الزراعة المفردة من مفهوم شدة الإصابة بالآفات. فإن هناك حاجة للمزيد من المعلومات حول الاليات المسببة لتلك التأثيرات. إن العديد من العوامل الحيوية وغير الحيوية تلعب دوراً في هذا المجال منها كثافة النبات وتعقد تركيبه، فضلاً عن عوامل المناخ الدقيق مثل الحرارة والظل والرطوبة وتوفر الملاجئ ومصادر الغذاء البديلة للأعداء الطبيعية (مثل الرحيق وغيرها). فضلاً عن الروائح الحاجبة أو الطاردة وعمليات التمويه [11]. كذلك من الضروري اكتشاف الاليات التي تقف وراء استجابة الإنتاج للزراعة البينية، إن جميع الاليات السابقة تشكل عوامل أساسية لتكوين نظريات تبؤية تساعد في تطبيق هذه المعرفة في إدارة الأنظمة الزراعية. إن هناك ثلاث فرضيات تشرح أو تفسر سبب انخفاض الإصابة بالآفات في الزراعة المتعددة، وهي كما يأتي:-

اولاً) فرضية تشتت المحصول Disruptive – crop hypothesis:- تقوم هذه الفرضية على أساس تجمع أو تركز الكائنات المستهلكة ومنها الحشرات بالقرب من مصادر غذائها، هذه الظاهرة تسمى فرضية تركيز المصادر Resources concentration. هذه الفرضية تتنبأ أن العاشبات غالباً ما توجد وتبقى على أفراد عائلها الغذائي النامي في الزراعة المفردة مقارنة بنباتات العائل الموجودة في الزراعة المتعددة حيث تكون نباتات العائل اقل توفراً مكانياً (موزعة) إن التوزيع أو الانتشار المكاني للعائل النباتي لا يؤثر فقط في سكان الآفات الحشرية ولكنها تؤثر مباشرة على النوع النباتي المرتبط بقابلية الحشرة العاشبة على إيجاد العائل النباتي والاستفادة منه. إن الأبخرة المنبعثة من النبات غير العائل قد تعمل على حجب رائحة النبات العائل، وبذلك تعمل على اعاقة سلوك إيجاد العائل لدى الآفة الحشرية. إن عملية الحجب الشمي Olfactory masking لوحظت في العديد من الحالات، مثال ذلك، توجه خنفساء كولورادو البطاطا لرائحة نبات البطاطا. ففي تجارب مختبرية لوحظ أن خنفساء

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

كولورادو البطاطا الجائعة أظهرت استجابة موجبة وقوية من نوع الـ Anemotaxis أي استجابة لتيار الهواء المار فوق المجموع الخضري لنبات البطاطا، بينما لم تختلف الاستجابات لتيارات الهواء الحاملة لرائحة نبات الطماطة مع التيارات النقية. إن جاذبية رائحة النبات العائل يمكن حجبها تماماً بخليط من رائحة نوعين من النباتات (الشكل 13-6) [123]. من الامثلة المعروفة جيداً عن الرائحة الحاجبة هو زراعة الجزر مع البصل الذي تعمل رائحته على حجب رائحة الجزر وبذلك لا يصاب الجرز بذبابة الجزر [130]. لقد استخدمت العديد من الأعشاب العطرية لطرد الحشرات التي تصيب محاصيل الخضر. إن نبات البروكلي يزرع بينياً مع عشب المريمية *Salvia officinalis* وعشب الزعتر *Thymus vulgaris* حيث عملت هذه الأعشاب على خفض أعداد البيض الذي تضعه العثة ذات الظهر الماسي الـ *Plutella xylostella* على نبات البروكلي وذلك من خلال تأثير تلك الأعشاب على حاسة الشم في العثة [33].



الشكل (13-6): متوسط اعداد خنافس الخيار المخططة /نبات في الزراعة المفردة بالزراعة البينية للخيار مع الذرة والبروكلي (مختلطة) (عن Bach، 1980) [9].

إن الحشرات في الزراعة المتعددة تظهر زيادة في نزعتها إلى مغادرة عائلها النباتي، ويعقب هذه العملية هجرة الحشرات إلى خارج الحقل. ففي حالة خنفساء الخيار

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

المخططة *Acalymma vittata* وجد أن الكائنات التي وصلت إليها في الزراعة المختلطة للخيار مع الذرة والبروكلي كانت اقل ما بين 10–30 مرة مقارنة بكثافتها على نبات الخيار في الزراعة المفردة للخيار (الشكل 13–6). ومن الممتع أن نشير هنا إلى أن للمحاصيل ذات العلاقة تأثير غير مباشر في الحشرات من خلال عائلها النباتي. ودليل ذلك أنه تم تقديم أوراق من نباتات الخيار أخذت من زراعة مفردة مع أوراق خيار مزروعة بين نباتات طماطة، حيث فضلت الخنفساء التغذية على أوراق الخيار المأخوذة من الزراعة المفردة مقارنة بتلك المزروعة مع الطماطة [10] وهذا يشير إلى حصول تداخل معقد بطريقة ما بين التنوع النباتي ونوعية العائل النباتي. إن هذا النوع من التداخل في الكيميائيات الحليلة ما بين النباتات غير المتضررة يؤثر في المستويات الغذائية الأعلى، وهي حالة شائعة. مثال ذلك، وجد أن نباتات الشعير أظهرت قبول منخفض لحشرات المنْ وذلك بعد تعريض الشعير للأبخرة الناتجة عن نباتات الشوك Thistle [44]. في تجارب مختبرية وجد أن بعض أصناف الشعير أظهرت هي الأخرى قبول منخفض للمنْ *Rhopalosiphum padi* وذلك بعد تعريضها لتيار هواء تم إمراره فوق أصناف أخرى من الشعير هذه النتائج المختبرية اتفقت مع الملاحظات الحقلية حيث لوحظ أن درجة قبول الشعير لحشرات المنْ اختلفت أو تباينت مع تغير خليط أصناف الشعير المزروعة في الحقل [84]. إن الاليات المسؤولة عن التأثيرات الاليلوبائية لازالت غير واضحة لحد ألان.

ثانياً) فرضية الأعداء The enemies hypothesis:- حسب الباحث Roots فإن فرضية الأعداء الطبيعية تشير إلى ان الأعداء الطبيعة عامة والمتخصصة على الآفات الحشرية تكون أكثر وفرة في الزراعة المتعددة مقارنة بالزراعة المفردة، وذلك لان، الزراعة المتعددة توفر مصادر غذاء بديلة لها مثل الندوة العسلية والرحيق وحبوب اللقاح والكثير من الملاجئ التي تحتمي بها الحشرات من أشعة الشمس فضلاً عن توفر الرطوبة فيها في الفترات الحارة. إضافة لما سبق، وجود الفرائس البديلة من الحشرات العاشبة والتي قد تتوفر في الفترات التي يندر فيها وجود الأنواع الضارة من الآفات الحشرية [27]. إن الأعداء الطبيعية أظهرت نسبة مغادرة منخفضة من حقول

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الزراعة المتعددة [25]. في عملية حصر للدراسات في هذا المجال أظهرت ان [68] نوع وهوما يعادل 53% من مجموع عدد أنواع الأعداء الطبيعية البالغة 130 نوعاً أظهرت كثافات عالية لسكانها في الزراعة المتعددة مقارنة بالزراعة المفردة، بينما 9% من أنواع الأعداء الطبيعية أظهرت كثافات منخفضة (الجدول 13-2) [5].

الجدول (13-3): الاهمية النسبية لأليات التنظيم في 36 تقرير حول انخفاض مستويات الآفات الحشرية في انظمة المحاصيل البينية (عن Baliddawa، 1985).

Pest population controlling factor	Occurrence
Lowered resource concentration, trap-cropping, microclimate, and physical obstruction	9
Reduced colonization	5
Masking and camouflage	5
Repellency	5
Natural enemies	12

إن الزيادة العالية في انتاجية الذرة لتصل إلى 100% في الزراعة الثلاثية مع محصولي الباقلاء والشجر مقارنة بمحصول الذرة في الزراعة المفردة يرجع إلى انخفاض الكثافة السكانية لحشرة منْ الذرة *Rhopalosiphum maidis* والحلم العنكبوتي *Tetranychus urticae* في الزراعة الثلاثية. إذ من المعتاد أن يهاجم بمستويات عالية من عدة أنواع من مفصليات الارجل المفترسة من ضمنها نوعين من الدعاسيق المرتبطة بشكل دائم بحشرات المنْ [128] إن تحليل الاسباب المؤدية إلى خفض مستويات الآفات الحشرية في الزراعة المتعددة في 36 دراسة أظهرت ان 12 دراسة أرجعت الاسباب إلى نشاط الأعداء الطبيعية (الجدول 13-3) [11].

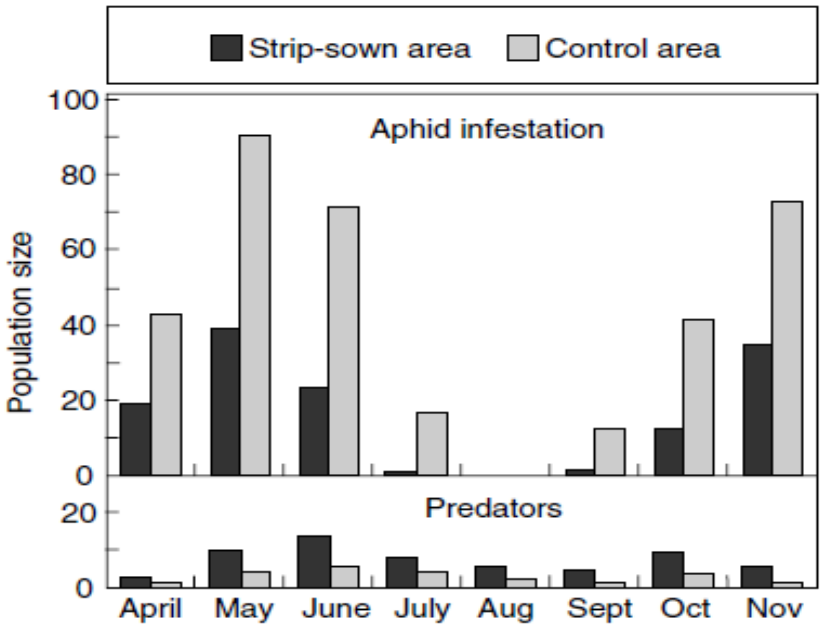
ثالثاً) المحاصيل الصيادة وأنظمة المحصول – الدغل Trap –cropping and crop – weed systems:– إن المحاصيل الصيادة أو المصيدة، هي نباتات توجد بالقرب أوفي أجزاء معينة من الحقل حيث يوجد المحصول الرئيس، هذه النباتات تجذب الآفات الحشرية إليها وبذلك يهرب المحصول الرئيس من الإصابة بالآفات. إن

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

أنظمة زراعة المحاصيل المصيدة تعد من النظم المعقدة من قبل المزارعين في المناطق الاستوائية وذلك لقناعتهم بأن هذه الأنظمة مفيدة وعملية، إن زراعة الطماطة بمفردها في أمريكا الوسطى أدى إلى دمارها بالكامل نتيجة إصابتها بيرقات الـ *Spodoptera sunia*، أما عند زراعة الطماطة مع الفاصوليا فإن الإصابة باليرقات السابقة انخفض إلى مستوى يقرب من الصفر في نباتات الطماطة وذلك لانجذاب يرقات *S.sunia* إلى نباتات لفاصوليا حيث عملت الأخيرة كمصيدة لليرقات. لغاية اليوم تلعب المحاصيل الصائدة دوراً مهماً في العديد من المحاصيل مثل القطن وفول الصويا والبطاطا والقرنابيط ومن هذه الأنظمة المحاصيل الصيادة بين القطن وفول الصويا، إذ اثبت هذا النظام فائدته الكبيرة على مستوى العالم [7 و53 و102]. أما الأدغال فإنها تعمل كمخازن للآفات وإن العديد من الحالات الوبائية للآفات على بعض المحاصيل يرجع إلى وجود تلك الآفات على أدغال تعود إلى نفس عائلة تلك المحاصيل [125]، كذلك فإن الأدغال غالباً ما تحمل العديد من الحشرات النافعة مثل المفترسات والطفيليات الحشرية والتي تؤثر في أعداد سكان الحشرات العاشبة الموجودة على المحاصيل المجاورة لتلك الأدغال وذلك لان الأدغال توفر مصادر مهمة للأعداء الطبيعية، لتوفرها لتلك الأعداء المصادر الغذائية البديلة والبيئة الدقيقة المناسبة لها، والتي لا تتوفر في الزراعة المفردة الخالية من الأدغال، علماً أن البعض من افات المحاصيل تكون اقل استعداداً للنمو والتكاثر في أنظمة المحاصيل الزراعية ذات الادغال المتنوعة. هناك اليوم العديد من الامثلة المعروفة في ستراتيجيات زراعة المحاصيل تشير إلى أن وجود الأدغال يشجع المكافحة الحيوية لآفات معينة على المحاصيل، هذه المحاصيل تتراوح ما بين أشجار الفاكهة مثل التفاح ومحاصيل الخضراوات مثل البروكلي ومحاصيل الألياف مثل القطن ومحاصيل الحبوب كالذرة البيضاء [3]. في تجربة لدراسة طرائق المكافحة الخضراء أو الصديقة للبيئة والتي تم فيها استبعاد استخدام المبيدات التقليدية في بساتين التفاح، حيث تم زراعة أدغال مختارة بشكل أشرطة وذلك لجذب مفترسات المنْ. وبعد فترة من الزمن لوحظ أن المفترسات من مفصليات الارجل أصبحت أكثر وفرة في الأشرطة المزروعة بالأدغال

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

في بساتين التفاح مقارنة بمعاملة المقارنة الخالية من الأشرطة المزروعة بالأدغال مما أدى إلى خفض أعداد نوعي المنْ اللذان يهاجمان التفاح [141]. كذلك وجد أن تنوع النباتات في بساتين العنب عمل على خفض الكثافات السكانية لقافزات أوراق العنب والثربس مقارنة بكثافاتها في بساتين العنب ذات الزراعة المفردة، هذا يرتبط بزيادة وتوفر الأعداء الطبيعية بحدود 50% عن أعدادها في الزراعة المفردة للعنب، هذه العملية شجعت من عملية المكافحة الحيوية لهاتين الحشرتين على العنب.



الشكل (13-7): نسب الإصابة بالمنْ ومتوسط عدد المفترسات من مفصليات الارجل في بساتين للتفاح في الجزء الأول من البستان الذي تم زراعة اشرطة من الدغل، أما الجزء الثاني من البستان فاستخدم كمقارنة. تم تسجيل حجم سكان المنْ ومفترساته كأعداد حقيقية / شجرة. خلال الصيف فإن نوعي المنْ *Dysaphis plantaginea* و*Aphis pomi* يعيشان على عوائل نباتية بديلة. (عن Wyss، 1995) [141].

طريقة أخرى للاستفادة من الأدغال في الحقول هو زراعة حواف الحقول بالأدغال المزهرة حيث تجهز هذه الأدغال الأعداء الطبيعية لمفصليات الارجل العاشبة بالرحيق. عند اختيار الأدغال أو النباتات الزهرية ينبغي تحديد فيما إذا كانت الآفات الحشرية يمكنها الاستفادة من الرحيق الذي تنتجه تلك النباتات ام لا. وذلك لان العديد من الآفات الحشرية البالغة تتغذى على الرحيق فقط فيما تتغذى يرقاتها على المحصول

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

[65]. تجارب حقلية شملت العديد من المحاصيل أظهرت أن العناية بتنويع الأدغال في الأنظمة الزراعية أدت في الغالب إلى خفض سكان الآفات بشكل معنوي. المزيد من المعلومات التفصيلية حول إدامة الأدغال تم توفيرها من قبل Altieri و Nicholls [3].

مانعات التغذية ومبيدات الحشرات النباتية

Plant – derived insecticides and antifeedants

هناك اليوم كم كبير من الأدلة التي تشير إلى أن معظم إن لم تكن جميع الحشرات العاشبة تتثبط عند تغذيتها على مركبات ايض النبات الثانوية الموجودة في النباتات من غير عوائلها، وعليه فإن من المنطقي محاولة استثمار مثل هذه المركبات لحماية محاصيلنا الغذائية، منذ فجر الحضارة البشرية تم استخدام المواد النباتية لمكافحة الآفات الحشرية وخفض أضرارها. بالرغم من ان العديد من الكتابات الزراعية غالباً ما تحتوي على مصادر تشير إلى استخدام العديد من المستخلصات النباتية في مكافحة الآفات. كما تم تسجيل 20 نوع نباتي تعود لـ 16 عائلة مختلفة استخدمت لمكافحة الآفات الزراعية في غرب أوربا وفي الصين [82 و112]. مصادر حديثة أشارت إلى ان مدى واسع من النباتات استخدمت لحماية البذور المخزونة من الإصابة بالخنافس في غرب إفريقيا [18].

إن بعض مبيدات الحشرات نباتية الاصل استخدمت على نطاق واسع قبل أن تنافسها مبيدات الحشرات المصنعة، وذلك على الرغم من أن مبيدات الحشرات النباتية تمتاز بانخفاض سميتها للبائن وقلة تأثيراتها السلبية في البيئة. إذ أن أشهر مبيدات الحشرات نباتية الاصل التي استخدمت على نطاق واسع مثل النيكوتين والروتينون والبايرثرينات والتي استخدمت بشكل كثيف كمبيدات للحشرات وذلك لتحللها السريع وعدم تراكمها في السلسلة الغذائية، الا أن الحذر مطلوب بالرغم من ان العديد من مبيدات الحشرات الطبيعية تمتاز بانخفاض سميتها للبائن مقارنة بأغلب مركبات أو مبيدات الحشرات من مجموعة الكلور العضوية [4]. كذلك فإن الحذر مطلوب عند البحث عن مبيدات حشرات جديدة، وفيما إذا كانت هذه المبيدات طبيعية آم لا، ومدى المجازفة فيما إذا كان النوع الحشري المستهدف قادر على تكوين سلالات مقاومة لتلك

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

المبيدات، ويبقى من المهم ايضاً مدى سلامة استخدامها ودرجة أمانها على البيئة والأعداء الطبيعية. إن المركبات التي تحور سلوك الآفة المستهدفة بعملية المكافحة والتي تمتاز بعدم سميتها من حيث طريقة تأثيرها، يتوقع أن يتم الاعتماد عليها مستقبلاً في مكافحة الآفات كإحدى الطرائق الكيميائية وذلك لدرجة أمانها العالية على البيئة هذه المركبات تشمل المواد الجاذبة والطاردة والمركبات المعيقة أو المانعة. إن المئات من هذه المركبات قد تم الإشارة إليها في المراجع الخاصة بها. سيتم في الأسطر اللاحقة الإشارة إلى مبيد الازادراختين كمثال لمبيد حشرات نباتي المصدر، فضلاً عن الإشارة لمانعات التغذية كنموذج للمركبات المحورة للسلوك وكما يأتي:-

اولاً) مانعات التغذية Antifeedants:- إن مانعات أو معيقات التغذية Feeding deterrents هي مركبات كيميائية عند استقبالها من قبل الحشرة تعمل على منع أو خفض تغذية الحشرة. وعندما يتم إنتاج هذه المركبات من قبل النبات، تعمل هذه المركبات على خفض الضرر الناتج عن تغذية الحشرات فضلاً عن خفض احتمالية إصابتها بالمسببات المرضية. إن الحشرة تستجيب لهذه المركبات من خلال انخفاض عملية تناول الطعام، والتي تؤدي إلى مغادرة الحشرة النبات أو أنها تتسبب في العديد من التأثيرات العكسية على عملية النمو والتطور فضلاً عن تأثيرها في نسبة البقاء والتكاثر. وعلى العكس من المركبات الطاردة فإن المواد المانعة للتغذية لا تعمل على توجه الحشرة بعيداً عن مصدر التنبيه [30]. إن وجود المركب المانع للتغذية على النبات يؤدي بالحشرة إلى الموت جوعاً، كما تعمل ايضاً على إعاقة الإناث من وضع البيض ولحين إيجاد عائل نباتي غير معامل. كما وجد أن بعض مانعات التغذية تؤثر بجرعات منخفضة جداً وبأقل من واحد جزء بالمليون. إن الازادراختين والذي يعد واحداً من اقوى مانعات التغذية المعروفة يثبط تغذية الجراد الصحراوي متعدد العوائل الغذائية *Schistocerca gregaria* عند 0.01 م^3 من مساحة الأوراق النباتية المعرضة لضرر الحشرات. إن مانعات التغذية المستخدمة في مكافحة الحشرات يجب أن تتحقق فيها العديد من المواصفات (الجدول 13-4) [66]. إن اقل من 1% من مجموع مركبات النبات الثانوية والتي يقدر عددها بـ 400 ألف مركب أو أكثر تم اختبارها فقط

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

على عدد محدود من الأنواع الحشرية ولغاية اليوم تعد منتجات الازادراكتين هي المواد المانعة للتغذية الوحيدة المتوفرة على المستوى التجاري. إلا أن هناك اليوم مجاميع واعدة يتوقع لها مستقبل جيد كمانعات تغذية جيدة من بينها الـ Drimanes و Warburganal, Polygodial و Muzigadial. إن الـ Polygodial هو عبارة عن Sesquiterpene ويستخلص هذا المركب من عشب الفلفل المائي واسمه العلمي *Polygonum hydropiper*، هذا المركب يعمل على منع سلوك غرز أجزاء فم حشرات المنْ عند استخدام هذا المركب بنسب منخفضة جداً. وعند استخدامه لخفض عملية نقل فايروس تقزم الشعير الأصفر بواسطة المنْ المعروف بالاسم *Rhopalosiphum padi* هذه العملية أدت إلى زيادة إنتاجية الشعير بنسبة 36% مقارنة بمعاملة المقارنة غير المعاملة بالـ Polygodial إن مركب الـ Polygodial يمكن تصنيعه إلا أن فاعليته تتباين بحسب نوع المشابه المستخدم [94] (الجدول 13-5).

الجدول (13-4): مواصفات المركبات المانعة للتغذية في وقاية المحاصيل.

ت	الصفات
1	أن يكون قليل أو عديم السمية للفقريات
2	أن تكون قليلة او عديمة السمية للنبات
3	أن تكون فعالة بالتراكيز الواطئة جداً
4	فعالة ومؤثرة في العديد من الأنواع الحشرية
5	أن لا تكون مؤذية لمفصليات الأرجل النافعة (الأعداء الطبيعية والملقحات)
6	قادرة على اختراق سطح الورقة النباتية أو الامتصاص عن طريق الجذور (جهازية)
7	أن تكون متوافقة مع بقية أدوات ادارة الآفات
8	محدودية ثباتها في البيئة
9	توفر مصادر كافية لها
10	أن تكون غير مكلفة
11	أن تبقى فعالة في المخزن لفترة طويلة

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

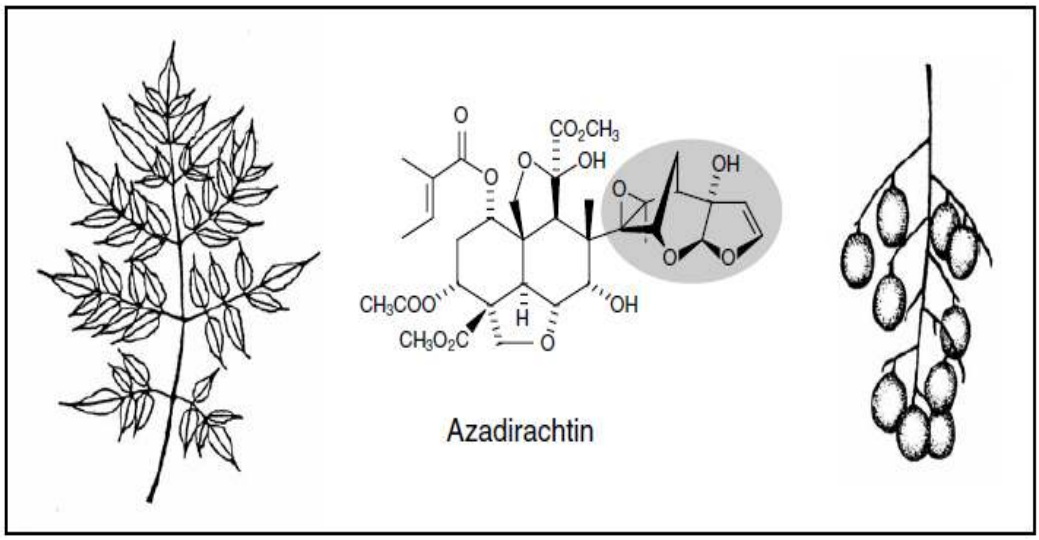
الجدول (13-5): مانعات تغذية نباتية ذات صفات واعدة لاستخدامها في أنظمة إدارة الآفات وذلك استناداً إلى نتائج التجارب الحقلية.

Insects affected	Botanical source	Chemical Class	Reference
Many species	Meliaceae	Meliacins	107
Aphids	*Polygonum hydropiper*	Drimanes	94
Colorado potato beetle	*Citrus paradisi*	Limonoids	80

ثانياً) أشجار النيم الازادراختين Neem tree azadirachtin:- لقد عرف المزارعون الهنود ومنذ القدم الصفات المميزة لأشجار النيم ومنها قوة طردها للعديد من الحشرات، ومنذ أكثر من نصف قرن من الزمن لاحظ المزارعون الجزائريون ان أشجار النيم فقط لم تتمكن أسراب الجراد من استهلاكها، كما لاحظوا عدم تقبل الجراد لمستخلص أوراق النيم [132]. الا أن ظهور الـ DDT ومبيدات الحشرات العضوية غير المتخصصة أخر من عملية ملاحظة المركبات الكيميائية التي تحتويها شجرة النيم حتى سبعينيات القرن العشرين، حيث قام عالم الحشرات الالماني Schmutterer بتنشيط الباحثين على مستوى العالم لعمل دراسات حول الصفات المفيدة لأشجار النيم [107]. إن شجرة النيم *Azadirachta indica* من عائلة Meliaceae والتي من المحتمل ان يكون موطنها الأصلي دولة Burma بورما، ومنها انتشرت زراعتها وخلال فترة طويلة إلى المناطق الاستوائية من أسيا وإفريقيا. حالياً تزرع هذه الأشجار بشكل واسع في امريكا الوسطى بسبب نموها السريع واخشابها الجيدة، وقد اثبتت الشجرة قدرة عالية على التكيف والثبات للعديد من الظروف المناخية وثمارها تشبه ثمار الزيتون ورائحة اوراقها المتضررة تشبه رائحة الثوم (الشكل 13-8). إن عائلة Meliaceae كبقية أخواتها من العائلات تعود لرتبة Rutales. إن أشجار هذه العائلة تنتج وتراكم مركبات نشطة حيوياً وذات طعم مر هي عبارة عن Nortriterpenoids تسمى الليمونات Limonoids أو الميلاسينات Meliacins، إضافة إلى الكواسينات Quassinoids وذلك اعتماداً على شكل التركيب الكيميائي. إن الازادراكتين فقط هو

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

واحد من أكثر من 70 تربين ثلاثي Triterpenes من النيم، إن مادة الازادراكتين توجد فقط في بذور النيم بتركيز 3.5 ملغم / غم بذور جافة، وهي مادة مانعة للتغذية قوية للعديد من الأنواع الحشرية وبالأخص يرقات حرشفية الأجنحة وبعض حشرات مستقيمة الأجنحة. وبالإضافة إلى تأثيرها المانع للتغذية فإن للازادراكتين ومشتقاته العديد من التأثيرات الفسيولوجية منها تثبيط النمو والتشوه وإعاقة التكاثر والنتيجة النهائية هو الموت، كما قد يتداخل الازادراكتين مع جهاز الغدد الصماء في الحشرات [77و78 و107]. هناك بعض الأدلة التي تقترح إن النصف الأيسر من جزيء الازادراكتين هو الجزء الخاص بالغدد الصماء أما النصف الأيمن من الجزيء (الجزء المضلل) فيختص بالنشاط المانع للتغذية (الشكل 13-8) [17]. هناك اليوم عدد كبير من مشابهات الازادراكتين المصنعة، الا أن جميعها لا تشبه في فاعليتها المركب الأصلي، وإن المشابه الوحيد الذي يشبه المركب الأصلي في فاعليته هو Diyhdroazadirachtin هذا المركب أكثر ثباتاً في الضوء من المركب الاصلي [111].



الشكل(13-8): أوراق وثمار أشجار النيم، والتركيب الكيميائي لمادة الازادراكتين وهي من مانعات التغذية القوية ومن مثبطات نمو الحشرات (عن Schmutterer، 2002) [107].

إن مادة الازادراكتين تؤثر سلباً في عملية الاستفادة من الغذاء واستخدامه وذلك من خلال تثبيطها للأنزيمات الهاضمة [126]. كما وجد ايضاً أن مادة السلانين Salannin

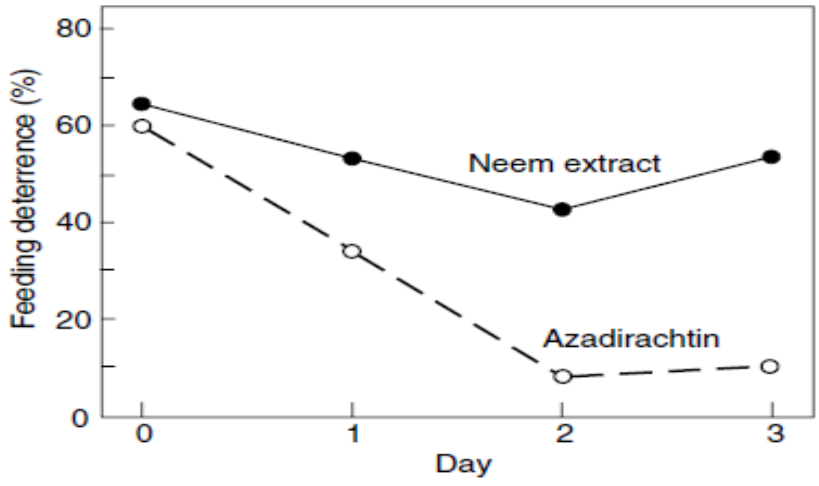
WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

الموجودة ايضاً في بذور أشجار النيم، وكذلك مادة الـ Toosendanin المعزولة من قلف أشجار الـ *Melia toosendan* هي مركبات غير مقبولة من قبل بعض الحشرات أكثر من الازادراكتين[73]. إن العديد من صغار المزارعين الهنود يستخدمون مستخلصات أشجار النيم بعدة طرائق تقليدية كما ان هناك اليوم العديد من مستحضرات النيم التجارية في بعض الدول الغربية [40]. إن من بين جميع المركبات المشتقة من النبات والمعروف تأثيرها المانع لتغذية الحشرات أو وضع البيض، يعد الازادراكتين واحداً من أهم المركبات في هذا المجال والمستخدمة على نطاق واسع جداً [81]. وذلك لان مواصفاته تمثل المتطلبات المثالية المطلوب توفرها في مانعات التغذية، فضلاً عن عدم تأثيره في الحشرات النافعة وعدم سمية اللبائن فضلاً عن انتقاله جهازياً في النبات مما يضمن تأثيره في الحشرات ذات أجزاء الفم الثاقبة الماصة. مثال ذلك، وجد أنه أمكن إعاقة تغذية عدة أنواع من القافزات على نبات الرز المعامل بالازادراكتين [101]. إن تعقد جزيء الازادراكتين أعاق عملية تصنيعه لحد ألان [107].

ثالثاً) نظرة إلى مانعات التغذية كحامية للمحاصيل Outlook for antifeedants as crop protectants:- لقد سبق الكلام عن موضوع التعود Habituation أو التكيف (انظر الفصلين السابع والثامن) في الحشرات عند تعرضها بشكل متكرر لمانعات أو معيقات التغذية، خاصة في الحشرات متعددة العوائل الغذائية [58] وهذا يعني فشل استخدام مانعات التغذية بعد فترة من الزمن. أن التعود أو التكيف للمستويات المنخفضة من الازادراكتين تم ملاحظته في العديد من الأنواع الحشرية ومنها الخنفساء اليابانية *Popillia japonica* [51] ودودة ورق القطن *Spodoptera litura* [136]. إن من الممتع ان نشير هنا إلى أنه تم اختيار المنتجات التجارية الحاوية على الازادراكتين أوزيت النيم ولم يلاحظ حدوث أي حالة تعود أو تكيف لدى الحشرات لتلك المركبات (الشكل 13-9) [20]. في دراسة حديثة استخدمت فيها يرقات حديثة الفقس لدودة اللهانة القياسة *Trichoplusia ni* حيث تم تربيتها على أوراق لهانة معاملة بمانع تغذية مفرد، فيما يرقات أخرى تم تغذيتها على أوراق لهانة بمزيج من

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

مركبين من مانعات التغذية واستمرت تربية مجموعتي اليرقات لغاية العمر الثالث ثم استخدمت هذه اليرقات في اختبار اختيار قرص الورقة، حيث لوحظ إن اليرقات المرباة على أوراق لهانة معاملة بمانع تغذية مفرد أظهرت درجة معنوية من التكيف، بينما اليرقات المرباة على أوراق اللهانة المعاملة بمزيج مانعي التغذية لم تظهر أي درجة تكيف. ومن الواضح ان عملية المزج أدت إلى حالة من التأزر أدت إلى التغلب على خبرة اليرقة [1]. إن نتائج هذه الدراسة تدعم فكرة أن المخاليط الحاوية على مركبات حليلة Allelochmicals نقية أكثر تأثيراً في خفض أو تقليل تغذية الحشرات مما لو استخدمت المركبات النقية بمفردها، وخلاصة ما سبق هو أن الطبيعة اكتشفت ومنذ زمن بعيد. ان المقاومة الطبيعية Natural resistance عادة ما يتوسطها خليط من الكيميائيات تجعل من عملية تكيف العاشبات عملية صعبة جداً. لذلك، فإن المواد المحورة للسلوك Behavior modifying المعتمدة على اثنين أو أكثر من المركبات تكون أكثر ملائمة من ناحية الثبات في حماية المحاصيل مقارنة بتلك المعتمدة على مركب واحد. إن منتجات النيم الحاوية على مركبات متنوعة أخرى توفر مكافحة أفضل للآفات الحشرية مقارنة بمركبات النيم الحاوية على الازادراكتين فقط.



الشكل(1-9): اعاقة التغذية على أقراص أوراق اللهانة معاملة بـ 1.3 نانوغرام/سم^2 من الازادراكتين ومستخلص بذور النيم الحاوي على نفس الكمية من الازادراكتين في تقييم الاختيار المتكرر باستخدام يرقات العمر الخامس لحشرة *Spodoptera litura*. إن القيم الخاصة بالنيم لم تتغير بشكل معنوي، فيما تغيرت تلك القيم في حالة الازادراكتين (عن Bomford و Isman، 1996) [20].

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

مسألة أخرى مهمة ينبغي الأخذ بها عند تطوير المركبات المحورة للسلوك المستخدمة في إدارة الآفات هو ظهور المقاومة لهذه المركبات، ففي تجربة استمرت لفترة طويلة للانتخاب استخدمت فيها العثة ذات الظهر الماسي *Plutella xyiostella* أوضحت ان المقاومة ظهرت للازادراختين لدرجة منخفضة مقارنة بمبيد الحشرات دلتامثرين Deltamethrin.إن المقاومة لمستخلصات بذور النيم والحاوية على مدى متنوع من المركبات من ضمنها الازادراكتين لازال تطور المقاومة لها بطيء جداً مقارنة بتطور المقاومة للازاداختين لوحده [133]. من الواضح إذا أن التأثيرات المتنوعة للازادراختين في الحشرة المستهدفة سواء التأثيرات السلوكية أو الفسيولوجية تجعل من الصعوبة على الحشرات من تطوير مقاومة للازادراختين. إن الحشرات قليلة العوائل الغذائية كمثال قد تظهر سلالات ذات مقاومة عامة للمركبات المثبطة للتغذية، هذه المقاومة تؤدي إلى حدوث تغيرات سريعة في المدى العائلي للحشرة المقاومة هذا المدى العائلي يحدده بالدرجة الأساس وجود المواد المانعة للتغذية في النباتات غير العائلة للحشرة. ان مثل هذه التغيرات هي من الأهداف النادرة في الطبيعة [58]. إن صعوبة تشخيص المركبات المانعة للتغذية هو وجود اختلاف كبير بين الأنواع الحشرية في درجة حساسيتها للمركبات المانعة للتغذية (الجدول 6-7 و 6-13) [40 و58 و66].

الجدول (13-6): تركيز مانع التغذية (جزء بالمليون) في الحنطة والذي يخفض تناول الطعام بنسبة 50% في نوعين من الجراد (عن Bernays وChapman، 1978) [15].

	Aristolochic acid	Azadirachtin
Desert locust		
(*Schistocerca gregaria*)	0.1	0.1
Migratory locust		
(*Locusta migratoria*)	0.1	100

إن السؤال الذي يطرح نفسه اليوم هو هل هناك مستقبل واقعي لاستخدام مانعات التغذية على نطاق واسع في المستقبل؟ إن الإجابة على هذا السؤال هوما نلاحظه اليوم عن تقدم في مجال استخدام منتجات النيم في مكافحة الآفات الحشرية، وهذا

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

يدعم ما أشار إليه الباحثان Frazier و Chyb [40] من أن الاستخدام العملي لمانعات التغذية الطبيعية في مكافحة الحشرات قد ازداد بشكل سريع بدليل دخول العديد من الشركات في منافسة شديدة في مجال إنتاج مركبات النيم وطرحها في سوق المبيدات وكمثال لذلك، فإن قائمة الاختراعات الحديثة تشير إلى وجود أكثر من 100 مركب تجاري مع اسماء المصانع المنتجة لها في الهند فقط [91].

مكافحة الأدغال بالحشرات العاشبة

Weed control by herbivorous insects

إن العديد من الأنواع النباتية قد تم نقلها من قبل الانسان إلى اجزاء مختلفة من العالم بشكل مقصود أو غير مقصود. إن وجود هذه الأنواع النباتية خارج موطنها الاصلي قد جعل منها افات خطيرة ذات تأثيرات معينة في النظام البيئي الطبيعي، فضلاً عن تسببها في إلحاق خسائر كبيرة في الإنتاج الزراعي. في أجزاء عديدة من العالم وجد أن 60–97% من الأدغال هي أنواع مهاجرة أو دخيلة والجدول (13–7) يوضح إن هذه النباتات الدخيلة يمكن أن تصبح أدغال في البيئات الجديدة. ونتيجة ذلك فإن الخسارة في المحاصيل بسبب الأدغال قد تزيد عن الخسائر التي تسببها الحشرات لتلك المحاصيل. وإن ما يصرفه العالم على مبيدات الأدغال يزيد عن بـ 30% عما يصرفه على مبيدات الحشرات [97]. ولأسباب منظورة فإن للمكافحة الحيوية للأدغال العديد من الفوائد مقارنة بطرائق مكافحة الأدغال الأخرى [134]. حيث تشكل أحد الحلول الرئيسة لمكافحة الأدغال. إن الأنواع النباتية الدخيلة والتي أصبحت ادغالاً خطرة يمكن السيطرة عليها أحياناً بإدخال أو استيراد حشرات تتخصص بالتغذية على تلك الأدغال وذلك من الموطن الأصلي لتلك الأدغال. إن موضوع مكافحة الأدغال باستخدام الحشرات العاشبة سيتم تغطيته من خلال المحورين الآتيين:-

اولاً) دغلي التين الشوكي والمريمية *Opuntia* and *Salvinia*

إن الأدغال التين الشوكي هو نوع من الصبير Cactus وموطنه الأصلي هو أمريكا الشمالية والجنوبية. ومن بين 30 نوع أو أكثر تم إدخاله إلى استراليا كنبات زينة، فإن النوعين *Opuntia stricta* و*O. inermis* خرجا عن السيطرة. إن النوع *O. stricta*

تم جلبه إلى استراليا في عام 1839 م في سندانه من جنوب أمريكا وزرع كنبات اسيجة في شرق استراليا. وتدريجيا تكاثر هذا النبات ليصبح دغلا تصعب مكافحته بواسطة الطرائق الميكانيكية والحرق وغيرها من الطرائق، وفي عام 1900 أصبح هذا الدغل يحتل ما مساحته أربعة ملايين هكتار من المناطق الساحلية لاستراليا ومنها انتشر سريعاً إلى المناطق الداخلية لاستراليا وهي مناطق زراعة الحنطة ومناطق الرعي وحافات الأرضي الزراعية ومستبعدا زراعة النباتات الأخرى. وبحلول عام 1925 أصبح هذا الدغل يحتل مساحة 25 مليون هكتار من الأراضي في منطقة كوينزلاند Queensland ومنطقة جنوب ويلز الجديدة فقط، وإن نصف المساحة السابقة تم تغطيتها بالكامل من قبل الدغل وبارتفاع يزيد عن المتر وبكثافة يصعب اختراقها من قبل الإنسان والحيوان. في عام 1920 تم عقد اجتماع للمزارعين المهتمين بمكافحة دغل التين الشوكي وذلك باستخدام الحشرات والحلم، وقد تم فعلاً جمع الأنواع الحشرية من نباتات التين الشوكي وجلبها إلى استراليا لتقييم كفائتها في مكافحة التين الشوكي، الا أن النجاح الكبير تحقق عن استيراد العثة الأرجنتينية الصغيرة المسماة *Cactoblastis cactorum* حيث أطلقت منها أعداد كبيرة جداً ما بين 1927 و1930 حيث قامت يرقاتها بنخر سيقان الدغل الشوكي وبعد مرور سنتين من إطلاق هذه العثة بدأت أعداد التين الشوكي بالتراجع تدريجياً، هذا النجاح شكل خير مثال على نجاح المكافحة الحيوية للأدغال باستخدام الحشرات العاشبة.

الجدول (13-7): أصل أنواع الأدغال في امريكا الشمالية واستراليا (عن Gassmann، 1995 وPimentel، 1986) (43 و96).

	Origin of weeds(%)					No. of weeds
	Africa	Asia	America	Europe*	Native	
Canada	0	3	4	52	40	515
Canada, common weeds	0	2	25	71	2	126
Australia	18	7	26	39	7	637
Australia, state of Victoria	10	4	23	60	4	83
USA, weeds in cultivated crops	1	5	8	50	28	80

* Includes species from Eurasia.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

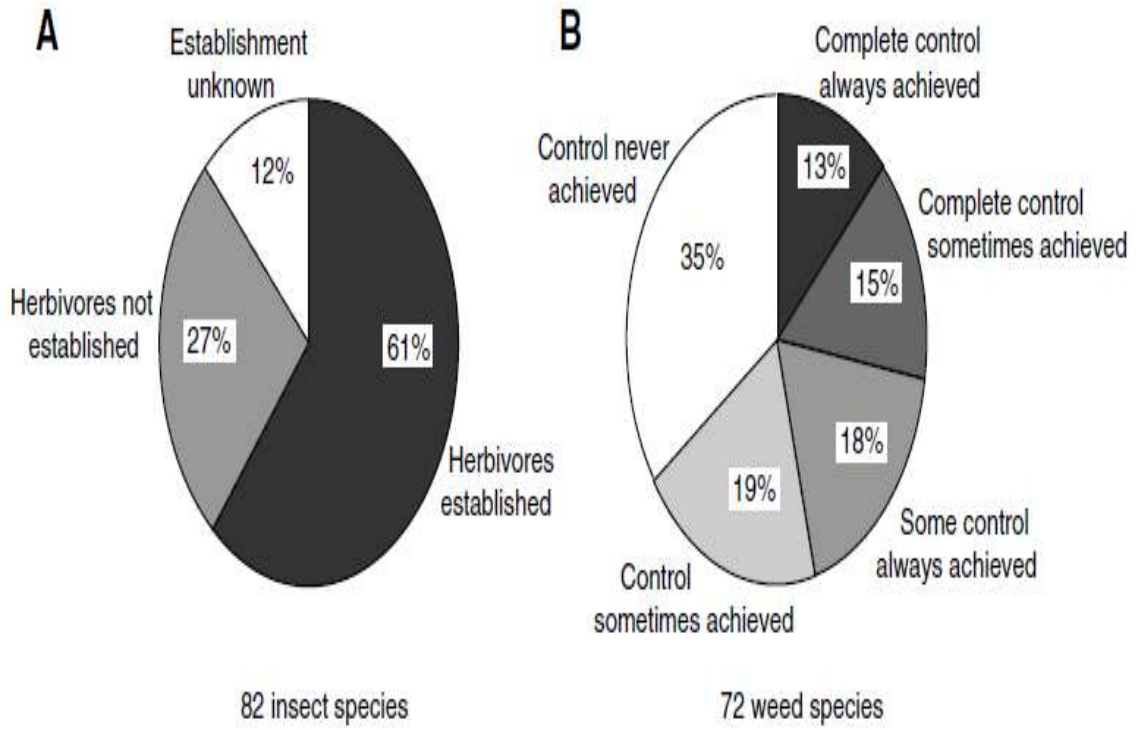
منذ عام 1939 أصبح نبات الميريمية المعروفة بالاسم *Salvinia molesta* وهو نوع من السرخس المائي الذي يطفو فوق سطح الماء والذي يتراوح طوله ما بين 2–10 سم وموطنه الاصلي الجنوب الشرقي من البرازيل والذي تم ادخاله من قبل الانسان إلى الاجزاء الاستوائية وشبه الاستوائية من العالم. هذا النبات أصبح دغلاً خطيراً خارج موطنه الاصلي نتيجة نموه غير المحدود حيث بدأ يشكل طبقة يصل سمكها احياناً إلى المتر فوق سطح البرك والبحيرات وحقول زراعة الرز فضلاً عن سد قنوات الري وابطاء حركة مياه الانهار. إن بضعة نباتات من الميريمية ادخلت في عام 1972 نمت في ثمانية سنوات إلى حصيرة غطت مساحة 250 كم^2 وبلغ وزنها 2 مليون طن، هذا النمو المدهش ادى إلى هجرة الانسان من تلك المساحات وانتقال القرى إلى اماكن اخرى [104].وفي البرازيل وجد أن دغل المريمية يهاجم من قبل سوسة صغيرة يبلغ طولها 2 ملم تسمى *Cyrtobagous salviniae*، حيث تلعب دوراً في السيطرة على نبات الميريمية في البرازيل مما دفع الحكومة الاسترالية إلى استيراد هذه السوسة ونشرها في مناطق انتشار دغل المريمية في استراليا في بداية ثمانينيات القرن العشرين حيث تمت السيطرة تماماً على هذا الدغل لما اظهرته السوسة من كفاءة في التغذية على نبات المريمية حيث ازدادت أعداد السوسة في اقل من سنة من الاف إلى أكثر من 100 مليون فرد وتمكنت من تدمير 30 الف طن من نبات الميريمية. في افريقيا والهند عملت الحشرات ايضاً على خفض احجام سكان دغل المريمية بنسبة تزيد عن 99% [104].

نسبة نجاح برامج المكافحة الحيوية للأدغال

Success rate of biological weed- control programmes

من الواضح أنه ليس جميع برامج المكافحة الحيوية للأدغال نالت أو حققت نفس الدرجة من النجاح الذي لاحظناه مع دغلي التين الشوكي والمريمية. ودليل ذلك أن 69% على الاقل من أنواع مفصليات الأرجل التي تم إطلاقها لمكافحة الأدغال تمكنت من الثبات والاستمرار على الأدغال المطلوب مكافحتها (الشكل 13–10 A). أما المكافحة الكاملة للأدغال فتحققت في بعض المناسبات (الشكل 13–10 B) [43 و110] وأن درجة مكافحة الأدغال حيوياً اختلفت تحت الظروف المختلفة.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر



الشكل(13-10): نسب نجاح ثبات عوامل مكافحة الأدغال الدخيلة بواسطة الحشرات العاشبة المرافقة لها. (A) نسبة أنواع مفصليات الأرجل المستمرة على الأدغال أوربية الأصل. (B) درجة مكافحة الأدغال بواسطة الحشرات التي تم استيرادها واستقرت لفترة كافية لتحقيق المكافحة (Juliien ،1992) [600].

على الرغم من أن مكافحة الأدغال بواسطة الحشرات العاشبة يكاد يقتصر عادة على أنواع الأدغال الدخيلة، الا أن ذلك لا يعني عدم استخدام الحشرات العاشبة في مكافحة الادغال المحلية. لذلك فان برامج المكافحة الحيوية قدتم تطويرها لمكافحة الدغل *Pteridium aquilinum* في انكلترا، والذي يعد واحد من الأدغال التي اجتاحت مساحات واسعة من انكلترا. إن نجاح هذا الدغل على مستوى العالم أدى إلى مهاجمته من قبل مجاميع مختلفة من العاشبات في مناطق العالم المختلفة، ومنها قافز الأوراق الذي يتغذى على طبقة الميزوفيل والمعروف بالاسم العلمي *Eupteryx maigudoi*، وموطنه الأصلي جنوب افريقيا وهو أحد الأنواع الحشرية الذي تم دراسة امكانية استخدامه كعامل مكافحة حيوية في انكلترا [38] لمكافحة الدغل الذي سبق الإشارة إليه. إن فوائد مكافحة الأدغال باستخدام الحشرات العاشبة. موضحة في الجدول (13-8). إن إحدى نقاط الضعف في هذه المكافحة هو عدم القدرة على التنبوء بنتائجها وذلك

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

لارتباط عملية إطلاق الأعداء الحيوية بالعديد من الظروف البيئية. إن أحد العوامل المعقدة في هذا المجال هو دور الأعداء الطبيعية في تنظيم اعداد سكان الحشرات العاشبة في بلد المنشأ او البلد الذي استورد منه العدو الحيوي والذي يجب منعها من مرافقة العدو الحيوي المستورد [38]. إن الفهم الجيد للعوامل المنظمة لسكان النوع النباتي يمكن أن تساعد كثيراً في تحسين طرائق مكافحة الأدغال باستخدام العوامل الطبيعية ومنها الحشرات [18].

الجدول (13-8): فوائد ومضار المكافحة الحيوية للأدغال

الفوائد
1-) طريقة دائمية لمكافحة الدغل المستهدف.
2-) ليس لها تأثيرات جانبية وامينة على البيئة.
3-) العدو الحيوي يهاجم النوع المستهدف فقط.
4-) العامل الحيوي يديم نفسه بنفسه.
المضار
1-) طريقة بطيئة في السيطرة على الدغل.
2-) إذا كان الدغل قريب تقسيمياً للمحصول فإن عدد الحشرات المستخدمة في المكافحة تكون قليلة.

الخلاصة Conclusions

لقد أشار الباحث Lugenbill [77] (إلى أن مقاومة الآفات موجودة في الطبيعة، وهي موجودة حولنا في الحيوانات والنباتات. وهي تحتاج إلى من يكتشفها ويضعها موضع التطبيق لحل العديد من مشاكل الآفات الخطيرة). لذلك فإن هذا الفصل أوضح بعض الطرائق لخفض الخسائر التي تسببها الإصابة الحشرية بما وفرته لنا الطبيعة من أدوات. إن القاعدة الشائعة لنجاح مكافحة الحشرات تعتمد على قاعدة التنوع الحيوي [97]. إن تربية الأصناف المقاومة تعتمد على أعداد كبيرة من جينات المقاومة، وإن مقاومة الآفات تكون أكثر فاعلية عندما تكون هناك عوامل مقاومة مختلفة مسؤولة عن المقاومة. إن اختلاف أو تباين العمليات في زراعة المحاصيل، مثل الزراعة والدورة

الزراعية هذه الطرائق تعمل في الغالب على خفض الضرر الذي يمكن أن تسببه بعض الآفات الحشرية الخطيرة. إن المركبات المانعة للتغذية تكون أكثر فاعلية عند استخدامها بشكل مخاليط وذلك لتأثيرها من خلال عدة آليات سلوكية وفسلجية. إن العدد القليل من الأمثلة الناجحة لبرامج المكافحة الحيوية للأدغال يرجع إلى قلة الاهتمام بموضوع التنوع.

كما ركز الفصل الحالي ايضاً حول تطبيق المعرفة الخاصة بالعلاقات بين الحشرة والنبات في إنتاج المحاصيل. ومن الضروري هنا التأكيد على أن هذه المعرفة مهمة جداً في إدارة الأنظمة البيئية الطبيعية (مثال ذلك حفظ الطبيعة). إن الاهتمام الحالي يتركز حول مسألة انخفاض التنوع في مناطق العالم المختلفة حيث يجب على العلماء وصانعي السياسة العمل من اجل الحفاظ على ما تبقى من بيئات طبيعية [138]. إن العامل الرئيس في الزراعة المستدامة هو التنوع والذي يمثل نظرية مهمة تقف وراء إدارة النظام البيئي الطبيعي.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

References المصادر

1. Akhtar, Y. and Isman, M.B. (2003). Binary mixtures of feeding deterrents mitigate the decrease in feeding deterrent response to antifeedants following prolonged exposure in the cabbage looper, *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae). Chemoecology, 13, 177–82.
2. Alonso-Blanco, C. and Koornneef, M. (2000). Naturally occurring variation in Arabidopsis: an underexploited resource for plant genetics. Trends in Plant Science, 5, 22–9.
3. Altieri, M.A. and Nicholls, C.I. (2004). Biodiversity and pest management in agroecosystems (2nd edn). Food Products Press, New York.
4. Ames, B.N., Profet, M., and Gold, L.S. (1990). Dietary pesticides (99.99% all natural). Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 87, 7777–81.
5. Andow, D.A. (1991). Vegetational diversity and arthropod population response. Annual Review of Entomology, 36, 561–86.
6. Arpaia, S. and van Loon, J.J.A. (1993). Effects of azadirachtin after systemic uptake into *Brassica oleracea* on larvae of *Pieris brassicae*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 66, 39–45.
7. A ˚ sman, K. (2002). Trap cropping effect on oviposition behaviour of the leek moth *Acrolepiopsis assectella* an the diamondback moth *Plutella xylostella*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 105, 153–64.
8. Babu, R.M., Sajeena, A., Seetharaman, K., and Reddy, M.S. (2003). Advances in genetically engineered (transgenic) plants in pest management an overview. Crop Protection, 22, 1071–86.
9. Bach, C.E. (1980). Effects of plant density and diversity on the population dynamics of a specialist herbivore, the striped cucumber beetle, *Acalymma vittata* (Fab.). Ecology, 61, 1515–30.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

10. Bach, C.E. (1981). Host plant growth form and diversity: effects on abundance and feeding preference of a specialist herbivore, *Acalymma vittata* (Coleoptera: Chrysomelidae). Oecologia, 50, 370–5.
11. Baliddawa, C.W. (1985). Plant species diversity and crop pest control. An analytical review. Insect Science and its Application, 6, 479–87.
12. Barbosa, P. (1993). Lepidopteran foraging on plants in agroecosystems: constraints and consequences. In Caterpillars. Ecological and evolutionary constraints on foraging (ed. N.E. Stamp and T.M. Casey), pp. 523–66. Chapman & Hall, New York.
13. Bergelson, J. (1994). The effects of genotype and the environment on costs of resistance in lettuce. American Naturalist, 143, 349–59.
14. Bernays, E.A. (1999). When host plant choice is a problem for a generalist herbivore: experiments with the whitefly, *Bemisia tabaci*. Ecological Entomology, 24, 260–7.
15. Bernays, E.A. and Chapman, R.F. (1978). Plant chemistry and acridoid feeding behaviour. In Biochemical aspects of plant–animal coevolution (ed. J. Harborne), pp. 99–141. Academic Press, New York.
16. Bird, J.V. (1982). Multi-adversity (diseases, insects and stresses) resistance (MAR) in cotton. Plant Diseases, 66, 173–6.
17. Blaney, W.M., Simmonds, M.S.J., Ley, S.V., Anderson, J.C., Smith, S.C., and Wood, A. (1994). Effect of azadirachtin-derived decalin (perhydronaphthalene) and dihydrofuranacetal (furo[2,3-b] pyran) fragments on the feeding behaviour of *Spodoptera littoralis*. Pesticide Science, 40, 169–73.
18. Boeke, S.J., Van Loon, J.J.A., Van Huis, A., Kosu, D.K., and Dicke, M. (2001). Review of the use of plant material to protect stored seeds, with a focus on *Callosobruchus maculatus* infesting cowpea. Wageningen University Papers, 2001–3, 1–108.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

19. Boeke, S.J., Boersma, M.G., Alink, G.M., Van Loon, J.J.A., Van Huis, A., Dicke, M., et al. (2004). Safety evaluation of neem (*Azadirachta indica*) derived pesticides. Journal of Ethnopharmacology, 94, 25–41.
20. Bomford, M.K. and Isman, M.B. (1996). Desensitization of fifth instar *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) to azadirachtin and neem. Entomologia Experimentalis et Applicata, 81, 307–13.
21. Bourguet, D. (2004). Resistance to *Bacillus thuringiensis* toxins in the European corn borer: what chance for Bt maize? Physiological Entomology, 29, 251–6.
22. Carroll, S.P. and Dingle, H. (1996). The biology of post-invasion events. Biological Conservation, 78, 207–14.
23. Chew, F. (1995). From weeds to crops: changing habitats of pierid butterflies (Lepidoptera: Pieridae). Journal of the Lepidopterists' Society, 49, 285–303.
24. Coll, M. (1998). Parasitoid activity and plant species composition in intercropped systems. In Enhancing biological control: habitat management to promote natural enemies of agricultural pests (ed. C.H. Pickett and R.L. Bugg), pp. 85–119. University of California Press, Berkeley, CA.
25. Coll, M. and Bottrell, D.G. (1996). Movement of an insect parasitoid in simple and diverse plant assemblages. Ecological Entomology, 21, 141–9.
26. Cory, J.S. and Myers, J.H. (2000). Direct and indirect ecological effects of biological control. Trends in Ecology and Evolution, 15, 137–9.
27. Cowles, R.S. (2004). Impact of azadirachtin on vine weevil (Coleoptera: Curculionidae) reproduction. Agricultural and Forest Entomology, 6, 291–4.
28. Crawley, M.J. (1983). Herbivory. The dynamics of animal–plant interactions. Blackwell Scientific, Oxford.
29. Den Nijs, H.C.M., Bartsch, D., and Sweet, J. (2004). Introgression from genetically modified plants into wild relatives. CAB International, Wallingford.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

30. Dethier, V.G., Barton Browne, L., and Smith, C.N. (1960). The designation of chemicals in terms of the responses they elicit from insects. Journa of Economic Entomology, 53, 134–6.
31. Dicke, M. (1999). Direct and indirect effects of plants on performance of beneficial organisms. In Handbook of pest management (ed. J.R. Ruberson), pp. 105–53. Marcel Dekker, New York.
32. Dodd, A.P. (1940). The biological campaign against prickly pear. Government Printer, Brisbane.
33. Dover, J.W. (1986). The effect of labiate herbs and white clover on *Plutella xylostella* oviposition. Entomologia Experimentalis et Applicata, 42, 243–7.
34. Dunn, J.A. and Kempton, D.P.H. (1972). Resistance to attack by *Brevicoryne brassicae* among plants of Brussels sprouts. Annals of Applied Biology, 72, 1–11.
35. Eigenbrode, S.D. (2002). Resistance management in host–plant resistance. In Encyclopedia of pest management (ed. D. Pimentel), pp. 708–11. Dekker, New York.
36. Eigenbrode, S.D. and Clement, S.L. (1999). Plant genetic resources for the study of insect–plant interactions. In Global plant genetic resources for insectresistant crops (ed. S.L. Clement and S.S. Quisenberry), pp. 243–62. CRC Press, Boca Raton, FL.
37. Ekbom, B., Irwin, M.E., and Robert, Y. (2000). Interchanges of insects between agricultural and surrounding landscapes. Kluwer Academic, Dordrecht.
38. Fowler, S.V. (1993). The potential for control of bracken in the UK using introduced herbivorous insects. Pesticide Science, 37, 393–7.
39. Franc¸a, F.H., Plaisted, R.L., Roush, R.T., Via, S., and Tingey, W.M. (1994). Selection response of the Colorado potato beetle for adaptation to the resistant potato, *Solanum berthaultii*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 73, 101–9.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

40. Frazier, J.L. and Chyb, S. (1995). Use of feeding inhibitors in insect control. In Regulatory mechanisms in insect feeding (ed. R.F. Chapman and G. de Boer), pp. 364–81. Chapman & Hall, London.
41. Fritzsche, R., Decker, H., Lehmann, W., Karl, E., and Geissler, K. (1988). Resistenz von Kulturpflanzen gegen Tierische Schaderreger. Springer, Berlin.
42. Garcia, M.A. and Altieri, M.A. (1992). Explaining differences in flea beetle *Phyllotreta cruciferae* Goeze densities in simple and mixed broccoli cropping systems as a function of individual behavior. Entomologia Experimentalis et Applicata, 62, 201–9.
43. Gassmann, A. (1995). Europe as a source of biological control agents of exotic invasive weeds: status and implications. Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft, 68, 313–22.
44. Glinwood, R., Ninkovic, V., Pettersson, J., and Ahmed, A. (2004). Barley exposed to aerial allelopathy from thistles (*Cirsium* spp.) becomes less acceptable to aphids. Ecological Entomology, 29, 188–95.
45. Gold, C.S., Altieri, M.A., and Bellotti, A.C. (1989). Effects of cassava varietal mixtures on the whiteflies *Aleurotrachelus socialis* and *Trialeurodes variabilis* in Colombia. Entomologia Experimentalis et Applicata, 53, 195–202.
46. Gould, F. (1986). Simulation models for predicting durability of insect-resistant germ plasm: a deterministic diploid, two-locus model. Environmental Entomology, 15, 1–10.
47. Gould, F. (1988). Genetics of pairwise and multispecies plant–herbivore coevolution. In Chemical mediation of coevolution (ed. K.C. Spencer), pp. 13–55. Academic Press, San Diego, CA.
48. Groot, A.T. and Dicke, M. (2002). Insect-resistant transgenic plants in a multitrophic context. Plant Journal, 31, 387–406.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

49. Haq, S.K., Atif, S.M., and Khan, R.H. (2004). Protein proteinase inhibitor genes in combat against insects, pests, and pathogens: natural and engineered phytoprotection. Archives of Biochemistry and Biophysics, 431, 145–59.
50. Hastings, A. (1999). Outbreaks of insects: a dynamic approach. In Theoretical approaches to biological control (ed. B.A. Hawkins and H.V. Cornell), pp. 206–15. Cambridge University Press, Cambridge.
51. Held, D.W., Eaton, T., and Potter, D.A. (2001). Potential for habituation to a neem-based feeding deterrent in Japanese beetles, *Popillia japonica*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 101, 25–32.
52. Hill, D.E. (1997). The economic importance of insects. Chapman & Hall, London.
53. Hokkanen, H.M.T. (1991). Trap cropping in pest management. Annual Review of Entomology, 36, 119–38.
54. Hooks, C.R.R. and Johnson, M.W. (2003). Impact of agricultural diversification on the insect community of cruciferous crops. Crop Protection, 22, 223–38.
55. Howe, W.L., Sanborn, J.R., and Rhodes, A.M. (1976). Western corn rootworm adult and spotted cucumber beetle associations with Cucurbita and cucurbitacins. Environmental Entomology, 5, 1043–8.
56. James, C. (2004). Preview: Global status of commercialized biotech/GM crops: 2003. ISAAA Briefs No. 32. Ithaca, NY.
57. Jena, K.K. and Khush, G.S. (1990). Introgression of genes from *Oryza officinalis* Well_Watt to cultivated rice, *O. sativa* L. Theoretical and Applied Genetics, 80, 737–45.
58. Jermy, T. (1990). Prospects of antifeedant approach to pest control—a critical review. Journal of Chemical Ecology, 16, 3151–66.
59. Johns, T. and Alonso, J.G. (1990). Glycoalkaloid change during domestication of the potato, Solanum section Petota. Euphytica, 50S, 203–10.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

60. Josefsson, E. (1967). Distribution of thioglucosides in different parts of Brassica plants. Phytochemistry, 6, 1617–27.
61. Julien, M.H. (1992). Biological control of weeds (3rd edn). CAB International, Wallingford.
62. Julien, M.H. and Griffiths, M.W. (1998). Biological control of weeds: a world catalogue of agents and their target weeds (4th edn). CAB International, Wallingford.
63. Kim, K.C. and McPheron, B.A. (1993). Evolution of insect pests. Patterns of variation. John Wiley, New York.
64. Kogan, M. (1986). Plant defense strategies and hostplant resistance. In Ecological theory and integrated pest management practice (ed. M. Kogan), pp. 83–134. John Wiley, New York.
65. Kogan, M. and Ortman, E.F. (1978). Antixenosis—a new term proposed to define Painter's 'nonpreference' modality of resistance. Bulletin of the Entomological Society of America, 24, 175–6.
66. Kota, M., Daniell, H., Varma, S., Garczynski, S.F., Gould, F., and Moar, W.J. (1999). Overexpression of the *Bacillus thuringiensis* (Bt) Cry2Aa2 protein in chloroplasts confers resistance to plants against susceptible and Bt-resistance insects. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 96, 1840–5.
67. Koul, O. (2004). Insect antifeedants. CRC Press, Boca Raton, FL.
68. Kowalchuk, G.A., Bruinsma, M., and Van Veen, J.A. (2003). Assessing responses of soil microorganisms to GM plants. Trends in Ecology and Evolution, 18, 403–10.
69. Koziel, M.G., Beland, G.L., Bowman, C., Carozzi, N.B., Crenshaw, R., Crossland, L., et al. (1993). Field performance of elite transgenic maize plants expressing an insecticidal protein derived from *Bacillus thuringiensis*. Bio/Technology, 11, 194–200.
70. Krips, O.E., Willems, P.E.L., Gols R., Posthumus, M.A., Gort, G., and Dicke, M. (2001). Comparison of cultivars of

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

ornamental crop *Gerbera jamesonii* on production of spider-mite induced volatiles, and their attractiveness to the predator *Phytoseiulus persimilis*. Journal of Chemical Ecology, 27, 1355–72.

71. Liu, X.M., Smith, C.M., Gill, B.S., and Tolmay, V. (2001). Microsatellite markers linked to six Russian wheat aphid resistance genes in wheat. Theoretical and Applied Genetics, 102, 504–10.
72. Lovett, J.V. and Hoult, A.H.C. (1992). Gramine: the occurrence of a self defence chemical in barley, *Hordeum vulgare* L. Proceedings of the Sixth Australian Society of Agrononomists Conferences, Armidale, pp. 426–9.
73. Lugenbill, P. (1969). Developing resistant plants—the ideal method for controlling insects. USDA, Agricultural Research Service and Product Research Report, 111, 1–14.
74. Luo, L.E., van Loon, J.J.A., and Schoonhoven, L.M. (1995). Behavioural and sensory responses to some neem compounds by *Pieris brassicae* larvae. Physiological Entomology, 20, 134–40.
75. Mauricio, R. and Rausher, M.D. (1997). Experimental manipulation of putative selective agents provide evidence for the role of natural enemies in the evolution of plant defense. Evolution, 51, 1435–44.
76. Maxwell, F.G. and Jennings, P.R. (1980). Breeding plants resistant to insects. John Wiley, New York.
77. Metz, M. (2003). *Bacillus thuringiensis*: the cornerstone of modern agriculture. Haworth Press, Binghampton, NY.
78. Morandini, P. and Salamini, F. (2003). Plant biotechnology and breeding: allied for years to come. Trends in Plant Science, 8, 70–5.
79. Mordue (Luntz), A.J. and Blackwell, A. (1993). Azadirachtin: an update. Journal of Insect Physiology, 39, 903–24.
80. Morgan, E.A. and Mandava, N.B. (1990). CRC handbook of natural pesticides, Vol. 4, Insect attractants and repellents. CRC Press, Boca Raton, FL.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

81. Murray, K.D., Alford, A.R., Groden, E., Drummond, F.A., Storch, R.H., Bentley, M.D., et al. (1993). Interactive effects of an antifeedant used with *Bacillus thuringiensis* var. san diego delta endotoxin on Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). Journal of Economic Entomology, 86, 1793–801.
82. National Research Council (1992). Neem: a tree for solving problems. National Academy Press, Washington, DC.
83. Needham, J. (1986). Science and civilization in China, Vol. 6(1). Cambridge University Press, Cambridge.
84. Nicholls, C.I., Parrella, M.P., and Altieri, M.A. (2000). Reducing the abundance of leafhoppers and thrips in a northern California organic vineyard through maintenance of full season floral diversity with summer cover crops. Agricultural and Forest Entomology, 2, 107–13.
85. Ninkovic, V., Olsson, U., and Pettersson, J. (2002). Mixing barley cultivars affects aphid host plant acceptance in field experiments. Entomologia Experimentalis et Applicata, 102, 177–82.
86. O'Brien, D.M., Boggs, C.L., and Fogel, M.L. (2004). Making eggs from nectar: the role of life history and dietary carbon turnover in butterfly reproductive resource allocation. Oikos, 105, 279–91.
87. O'Callaghan, M., Glare, T.R., Burgess, E.P.J., and Malone, L.A. (2005). Effects of plants genetically modified for insect resistance on nontarget organisms. Annual Review of Entomology, 50, 271–92.
88. Oerke, E.C. and Dehne, H.W. (1997). Global crop production and the efficacy of crop protection— current situation and future trends. European Journal of Plant Pathology, 103, 203–15.
89. Oerke, E.C., Dehne, H.W., Scho¨nbeck, F., and Weber, A. (1994). Crop production and crop protection. Estimated losses in major food and cash crops. Elsevier, Amsterdam.
90. Painter, R.H. (1951). Insect resistance in crop plants. University Press of Kansas, Lawrence.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

91. Panda, N. and Khush, G.S. (1995). Host plant resistance to insects. CAB International, Wallingford.
92. Parmar, B.S. and Sinha, S. (2002). Results with commercial neem formulations produced in India. In The neem tree, *Azadirachta indica* A. Juss. and other meliaceous plants (2nd edn) (ed. H. Schmutterer), pp. 562–92. Neem Foundation, Mumbai.
93. Perlak, F.J., Deaton, R.W., Armstrong, T.A., Fuchs, R.L., Sims, S.R., Greenplate, J.T., et al. (1990). Insect resistant cotton plants. Bio/Technology, 8, 939–43.
94. Perlak, F.J., Fuchs, R.L., Dean, D.A., McPherson, S.L., and Fischhoff, D.A. (1991). Modification of the coding sequence enhances plant expression of insect control protein genes. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 88, 3324–8.
95. Pickett, J.A., Dawson, G.W., Griffiths, D.C., Hassanali, A., Merritt, L.A., Mudd, A., et al. (1987). Development of plant antifeedants for crop protection. In Pesticide science and biotechnology (ed. R. Greenhalgh and T.R. Roberts), pp. 125–8. Blackwell, Oxford.
96. Pilson, D. and Prendeville, H.R. (2004). Ecological effects of transgenic crops and the escape of transgenes into wild populations. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, 35, 149–74.
97. Pimentel, D. (1986). Biological invasions of plants and animals in agriculture and forestry. In Ecology of biological invasions of North America and Hawaii (ed. H.A. Mooney and J.A. Drake), pp. 149–62. Springer, New York.
98. Pimentel, D. (1991). Diversification of biological control strategies in agriculture. Crop Protection, 10, 243–53.
99. Pimentel, D. (1993). Habitat factors in new pest invasions. In Evolution of insect pests. Patterns of variation (ed. K.C. Kim and B.A. McPheron), pp. 165–81. John Wiley, New York.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

100. Pimentel, D. (ed.) (1997). Techniques for reducing pesticides: environmental and economic benefits. John Wiley, Chichester.
101. Quiros, C.F., Stevens, M.A., Rick, C.M., and Kok-Yokomi, M.K. (1977). Resistance in tomato to the pink form of the potato aphid (*Macrosiphum euphorbiae* Thomas): the role of anatomy, epidermal hairs, and foliage composition. Journal of the American Society of Horticultural Science, 102, 166–71.
102. Raval, K.N., Hellwig, S., Prakash, G., Ramos- Plasencia, A., Srivastava, A., and Bu¨ chs, J. (2003). Necessity of a two-stage process for the production of azadirachtin-related limonoids in suspension cultures of *Azadirachta indica*. Journal of Bioscience and Bioengineering, 96, 16–22.
103. Rea, J.H., Wratten, S.D., Sedcole, R., Cameron, P.J., Davis, S.I., and Chapman, R.B. (2002). Trap cropping to manage green vegetable bug *Nezara viridula* (L.) (Heteroptera: Pentatomidae) in sweet corn in New Zealand. Agricultural and Forest Entomology, 4, 101–7.
104. Risch, S.J. (1987). Agricultural ecology and insect outbreaks. In Insect outbreaks (ed. P. Barbosa and J.C. Schultz), pp. 217–38. Academic Press, San Diego, CA.
105. Room, P.M. (1990). Ecology of a simple plant– herbivore system: biological control of Salvinia. Trends in Ecology and Evolution, 5, 74–9.
106. Root, R. (1973). Organization of a plant–arthropod association in simple and diverse habitats. The fauna of collards. Ecological Monographs, 43, 95–124.
107. Saxena, R.C. (1987). Antifeedants in tropical pest management. Insect Science and its Application, 8, 731–6.
108. Schmutterer, H. (ed.) (2002). The neem tree, *Azadirachta indica* A. Juss. and other meliaceous plants; sources of unique natural products for integrated pest management, medicine, industry and other purposes (2nd edn). Neem Foundation, Mumbai.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

109. Schroeder, H.E., Gollasch, S., Moore, A., Tabe, L.M., Craig, S., Hardie, D.C., et al. (1995). Bean a-amylase inhibitor confers resistance to the pea weevil (*Bruchus pisorum*) in transgenic peas (*Pisum sativum* L.). Plant Physiology, 107, 1233–40.
110. Sharma, H.C., Sharma, K.K., and Crouch, J.H. (2004). Genetic transformation of crops for insect resistance: potential and limitations. Critical Reviews in Plant Sciences, 23, 47–72.
111. Sheppard, A.W. (1992). Predicting biological weed control. Trends in Ecology and Evolution, 7, 290–1.
112. Simmonds, M.S.J. (2000). Molecular- and chemosystematics: do they have a role in agrochemical discovery? Crop Protection, 19, 591–6.
113. Smith, A.E. and Secoy, D.M. (1981). Plants used for agricultural pest control in western Europe before 1850. Chemistry and Industry, 3 January 1981, 12–17.
114. Smith, C.M. (1989). Plant resistance to insects. A fundamental approach. John Wiley, New York.
115. Smith, C.M. and Quisenberry, S.S. (1994). The value and use of plant resistance to insects in integrated crop management. Journal of Agricultural Entomology, 11, 189–90.
116. Smith, C.M., Khan, Z.R., and Pathak, M.D. (1994). Techniques for evaluating insect resistance in crop plants. CRC Press, Boca Raton, FL.
117. Southwood, T.R.E. (1973). The insect/plant relationship—an evolutionary perspective. Symposia of the Royal Entomological Society of London, 6, 3–30.
118. Stoner, K.A. (1992). Bibliography of plant resistance to arthropods in vegetables, 1977–1991. Phytoparasitica, 20, 125–80.
119. Stowe, K.A., Marquis, R.J., Hochwender, C.G., and Simms, E.L. (2000). The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. Annual Review of Ecology and Systematics, 31, 565–95.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

120. Sunderland, K. and Samu, F. (2000). Effects of agricultural diversification on the abundance, distribution, and pest control potential of spiders: a review. Entomologia Experimentalis et Applicata, 95, 1–13.
121. Tabashnik, B.E., Liu, Y.-B., Finson, N., Masson, L., and Heckel, D.G. (1997). One gene in diamondback moth confers resistance to four *Bacillus thuringiensis* toxins. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 94, 1640–4.
122. Tabashnik, B.E., Carrie`re, Y., Dennehy, T.J., Morin, S., Sisterson, M.S., Roush, R.T., et al. (2003). Insect resistance to transgenic Bt crops: lessons from the laboratory and field. Journal of Economic Entomology, 96, 1031–8.
123. Tang, Y.Q., Weathersbee, A.A., and Mayer, R.T. (2002). Effect of neem seed extract on the brown citrus aphid (Homoptera: Aphididae) and its parasitoid *Lysiphlebus testaceipes* (Hymenoptera: Aphidiidae). Environmental Entomology, 31, 172–6.
124. Thie´ry, D. and Visser, J.H. (1987). Misleading the Colorado potato beetle with an odor blend. Journal of Chemical Ecology, 13, 1139–46.
125. Thies, C. and Tscharntke, T. (1999). Landscape structure and biological control in agrosystems. Science, 285, 893–5.
126. Thresh, J.M. (1981). Pests, pathogens and vegetation: the role of weeds and wild plants in the ecology of crop pests and diseases. Pitman, Boston, MA.
127. Timmins, W.A. and Reynolds, S.E. (1992). Azadirachtin inhibits secretion of trypsin in midgut of *Manduca sexta* caterpillars: reduced growth due to impaired protein digestion. Entomologia Experimentalis et Applicata, 63, 47–54.
128. Tonhasca, A. and Byrne, D.A. (1994). The effects of crop diversification on herbivorous insects: a meta-analysis approach. Ecological Entomology, 19, 239–44.
129. Trujillo-Arriaga, J. and Altieri, M.A. (1990). A comparison of aphidophagous arthropods on maize polycultures and

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

monocultures, in Central Mexico. Agriculture Ecosystems & Environment, 31, 337–49.
130. Tuxill, J. (1999). Nature's cornucopia: our stake in plant diversity. Worldwatch Institute, Washington, DC.
131. Uvah, I.I.I. and Coaker, T.H. (1984). Effect of mixed cropping on some insect pests of carrots and onions. Entomologia Experimentalis et Applicata, 36, 159–67.
132. Vandermeer, J. (1989). The ecology of intercropping. Cambridge University Press, Cambridge.
133. Volkonsky, M. (1937). Sur l'action acridifuge des extraits de feuilles de *Melia azedarach*. Archives de l'Institut Pasteur d'Alge´rie, 15, 427–32.
134. Vo¨ llinger, M. and Schmutterer, H. (2002) Development of resistance to azadirachtin and other neem ingredients. In The neem tree, *Azadirachta indica* A. Juss. and other meliaceous plants; sources of unique natural products for integrated pest management, medicine, industry and other purposes (2nd edn) (ed. H. Schmutterer), pp. 598–606. Neem Foundation, Mumbai.
135. Wapshere, A.J., Delfosse, E.S., and Cullen, J.M. (1989). Recent developments in biological control of weeds. Crop Protection, 8, 227–50.
136. Welter, S.C. (2001). Contrasting plant responses to herbivory in wild and domesticated habitats. In Biotic stress and yield loss (ed. R.K.D. Peterson and L.G. Higley), pp. 160–84. CRC Press, Boca Raton, FL.
137. Wheeler, D.A. and Isman, M.B. (2000). Effect of Trichilia americana extract on feeding behavior of Asian armyworm, *Spodoptera litura*. Journal of Chemical Ecology, 26, 2791–800.
138. Williams, W.G., Kennedy, G.G., Yamamoto, R.T., Thacker, J.D., and Bordner, J. (1980). 2-Tridecanone: a naturally occurring insecticide from the wild tomato *Lycopersicon hirsutum* f. glabratum. Science, 207, 888–9.
139. Wilson, E.O. (1992). The diversity of life. Penguin Books, London.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر

140. Windle, P.N. and Franz, E.H. (1979). The effects of insect parasitism on plant competition: greenbugs and barley. Ecology, 60, 521–9.
141. Wink, M. (1988). Plant breeding: importance of plant secondary metabolites for protection against pathogens and herbivores. Theoretical and Applied Genetics, 75, 225–33.
142. Wyss, E. (1995). The effects of weed strips on aphids and aphidophagous predators in an apple orchard. Entomologia Experimentalis et Applicata, 75, 43–9.

WWW.DZPEN.COM | قلم الجزائر