

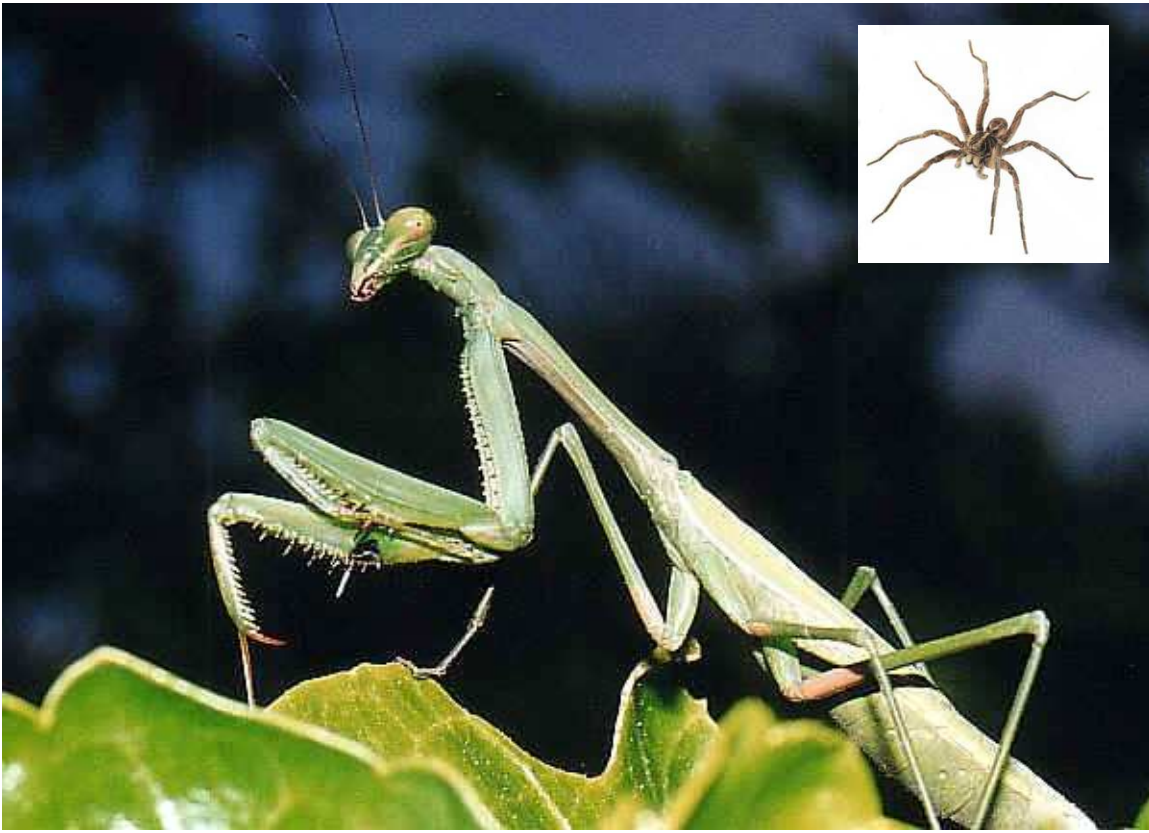


وزارت جهاد کشاورزی

سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی

مؤسسه تحقیقات خرما و میوه‌های گرمسیری کشور

بندپایان شکارچی



مسعود لطیفیان

عضو هیأت علمی مؤسسه تحقیقات خرما و میوه‌های گرمسیری کشور

نشانی ناشر: اهواز، کیلومتر ۱۰ جاده ساحلی اهواز- خرمشهر، ص.پ: ۶۱۳۵۵-۱۶

تلفن: ۰۶۱۱۲۴۲۳۴۲۰

دورنگار: ۰۶۱۱۲۴۲۳۴۱۰

پست الکترونیک: dptfrie@yahoo.com

وزارت جهاد کشاورزی

سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی

مؤسسه تحقیقات خرما و میوه‌های گرمسیری کشور

- عنوان نشریه: بندپایان شکارچی

- نام و نام خانوادگی نگارنده: مسعود لطیفیان

- نام و نام خانوادگی ویراستار: مجید امانی

- نوع نشریه: تک نگاشت

- ناشر: مؤسسه تحقیقات خرما و میوه‌های گرمسیری کشور

- شمارگان (تیراژ): ۲۰ نسخه

- تاریخ انتشار: ۱۳۹۰

بسیاری از بندپایان دارای روش زندگی شکارگری^۱ می‌باشند به گونه‌ای که در طی زمان کوتاهی می‌توانند سایر موجودات زنده را مورد حمله قرار داده، کشته و مصرف کنند. به طور طبیعی هر شکارگر در دوران زندگی خود تعداد متفاوتی از افراد شکار را کشته و آنها را به عنوان غذای خود مصرف نموده و از آن طریق انرژی لازم برای رشد و تولید مثل را کسب می‌کند. بنابراین شکارچی‌ها تنها شامل اعضای سطوح سوم و یا سطوح بالاتر زنجیره غذایی نیستند بلکه تعدادی از اعضای سطح دوم غذایی مانند مورچه‌های دانه‌خوار و یا فیتوپلانکتون‌هایی که از کک‌های آبی تغذیه می‌کنند را نیز شامل می‌گردند.

یکی از عوامل مهمی که به موفقیت عمل شکار وابستگی زیادی دارد، اندازه بدن شکارچی نسبت به شکار می‌باشد. بندپایان شکارچی به جزء در مواردی که می‌توانند سموم قوی تولید کنند، از تله استفاده نموده و یا بصورت گروهی شکار کنند. اغلب شکارهای کوچکتر از خود را شکار می‌کنند. نسبت طول شکارگر به شکار از ۰/۳ تا ۱۰۰ متغیر بوده و در بعضی موارد نظیر مورچه‌های نظامی این نسبت به ۰/۱ نیز می‌رسد. کاربردهای اکولوژیکی این نسبت‌های انداز زیاد است. به عنوان مثال همبستگی منفی میان اندازه بدن و شعاع ذاتی رشد جمعیت شکارگرها وجود دارد. بنابراین واکنش عددی تراکم جمعیت بندپایان شکارگر به تراکم جمعیت شکارشان با افزایش نسبت اندازه شکارچی به شکار بیشتر و بیشتر کاهش می‌یابد. علاوه بر این واکنش رفتاری شکارگر در تراکم‌های بالای شکار افزایش می‌یابد زیرا شکارگرهای با اندازه بزرگتر تعداد بیشتری از افراد شکار را می‌خورند. بنابراین اندازه بدن، یکی از خصوصیات کلیدی است که در درک دینامیسم سیستم‌های شکارچی - شکار در

^۱ - Predatorism

بندپایان بسیار حائز اهمیت می‌باشد. علاوه بر این، صفت مزبور در تشخیص اثرات متقابل رقابت شکارچی‌ها و تکامل ساختمان جوامع مهم می‌باشد.

در میان بندپایان دو سیستم دیگر در سطح سوم زنجیره غذایی وجود دارد که شامل پارازیتوئیدها و پارازیت‌ها می‌باشند. بندپایان پارازیت با شکارچی‌های واقعی تفاوت دارند. زیرا آنها میزبان خود را برخلاف شکارچی‌ها نمی‌کشند و اغلب چند نسل خود را بر روی میزبان سپری می‌کنند. پارازیتوئیدها بر خلاف آنها میزبان خود را در طی یک نسل می‌کشند. آنچه که این گروه را از شکارچی‌های واقعی متمایز می‌سازد این است که بر خلاف شکارچی‌ها به طور ناگهانی باعث مرگ میزبان خود نمی‌شوند بلکه با تخمگذاری در میزبان از بدن آن به عنوان یک منبع غذایی برای کامل کردن مراحل رشد لاروهایشان استفاده می‌کنند. علاوه بر این اندازه بدن آنها همیشه کوچکتر از میزبان‌شان است و تنها ماده‌های بالغ به جستجوی میزبان می‌پردازند و ممکن است یک یا چند تخم در بدن هر میزبان قرار دهند. در مقایسه با آنها بسیاری از بندپایان شکارچی دارای بدنی بزرگتر از شکارشان هستند و مراحل مختلف رشد نابالغ و بالغ و هر دو جنس نر و ماده به جستجوی شکار می‌پردازند. در اغلب مواقع برای تولید تخم و تکمیل زندگی شان به بیش از یک شکار نیاز دارند. زندگی یک پارازیتوئید دارای دو فاز زمانی جدا و مشخص است که شامل فاز ذخیره‌سازی غذا در مرحله رشد لاروی و فاز جستجوی غذا در مرحله بلوغ می‌باشد ولی در شکارچی‌ها این دو فاز اغلب با هم اتفاق افتاده و تلاقی دارند. این موضوع بسیار حائز اهمیت است زیرا مدت زمانی که صرف ذخیره غذا می‌شود، اغلب طولانی‌تر از مدت زمانی است که صرف حمله و مصرف غذا می‌شود. بنابراین نسبت ذخیره سازی غذا نمی‌تواند یکی از عوامل محدود کننده قدرت کشندگی پارازیتوئید باشد. این موضوع یکی از مهمترین عواملی است که قدرت یک شکارچی را در مهار جمعیت شکار در جمعیت‌های بالا تحت تأثیر قرار می‌دهد. پارازیتوئیدها در مرحله رشد لاروی به صورت گوشت‌خوار اجباری

می‌باشند. در حالی که این رژیم غذایی برای رشد لاروی شکارچی‌ها ضروری نبوده و ممکن است بقاء، رشد و حتی تولید مثل آنها بر روی سایر منابع غذایی نظیر قارچ‌ها، گرده، شهد و دیگر تولیدات گیاهی کامل گردد.

بنابراین دلایل متعددی وجود دارد که مشخص می‌کند چرا اندازه بدن بندپایان شکارچی به طور مشخصی از بندپایان پارازیت و پارازیتوئید بزرگتر بوده و نسبت به تغییرات تراکم شکارشان واکنش نشان می‌دهد. مهمترین این دلایل شامل موارد زیر است:

۱- واکنش‌های عددی آنها با شیب کمتری در مواقع کاهش تراکم شکار نسبت به پارازیتوئیدها کاهش می‌یابد.

۲- واکنش رفتاری آنها در مواقع حداکثر توانایی شکار دارای مقادیر ارزشی کوچکتری نسبت به پارازیتوئیدها می‌باشد، زیرا مدت زمانی که صرف زمان دستیابی و زمان جستجو می‌کنند از پارازیتوئیدها بیشتر است.

۳- مصرف آنها از غذاهای ثانوی (میزبانهای فرعی) در مراحل بعدی باعث کاهش واکنش رفتاری آنها در پاسخ به تراکم شکار می‌شود، اما بقاء آنها به خصوص در مواقعی که تراکم شکار کم است، تضمین می‌گردد.

شکارگری

پراکنش فیلوژنیکی:

بندپایان آفت در میان گروه‌های مختلف Crustacea از جمله کک‌های آبی، Copepods، Barnacles، Crayfish، Shrimps، Carbs و Lobesters (Pearse et al 1987)، گروه‌های مختلف کلیسرداران شامل *Horseshoe crabs*، عنکبوت‌های آبی، عقرب‌ها، عقرب‌های دروغین، عنکبوت‌های تارتن و بدون تار و خانواده‌ها و گونه‌های متعدد کنه‌ها (Foelix 1982, Hoy)

،(et al. 1983, Pearse et al. 1987, Legg & Jones 1988, Gerson & Smily 1983

انواع Centipeds (Pearse et al. 1987) و خانواده‌ها و گونه‌های مختلف حشرات (Clausen, 1972) وجود دارند. بسیاری از گونه‌های تاکسهای بالا به طور مشخصی دارای زندگی شکارگری هستند که از آن جمله می‌توان به عنکبوت‌ها، عقرب‌ها، بسیاری از کنه‌ها و حشرات اشاره نمود. در بعضی از خانواده‌ها و جنس‌ها در سطوح پایین تاکسونومیک نیز سیستم زندگی شکارگری رایج می‌باشد. به عنوان مثال در میان حشرات راسته ناجوربالان سن‌های Nabiiidae همگی شکارچی بوده و سن‌های Redoviidae یا شکارچی بوده و یا نظیر *Blepharidopterus angulatus* به صورت پارازیت از خون میزبان تغذیه می‌کنند. بعضی از سن‌های شکارچی Miridae توانایی تغذیه اتفاقی از گیاهان را نیز دارند.

بسیاری از بندپایان شکارچی دارای ساختمان بدنی تغییر یافته ای برای گرفتن شکار نظیر انبرک (Pincers) می‌باشند. چنین انبرک‌هایی در پاهای جلویی خرچنگ‌های پیشرفته، در پدیپالپ و یا کلیسهای عقرب‌ها و عقرب‌های دروغین و در کلیسهای انواع کلیسرداران دیده می‌شوند. در حالی که در Centipeds دو پای جلویی و در حشرات نظیر سوسک‌های خاکی، سوسک‌های ببری، سوسک‌های رونده و بسیاری از مورچه‌ها از کنار هم قرار گرفتن آرواره‌های بالا چنین اندامی تشکیل می‌دهند (شکل ۱). در بعضی از حشرات شکارچی انواع دیگری از تغییرات در اندام‌های گیرنده مشاهده می‌شود. به عنوان مثال وجود پالپ‌های ناخن مانند در انتهای لب پایین رشد کرده لاروآسیابک‌ها، پاهای جلویی گیرنده سن‌های آبی *Napidae*، ران و ساق تغییر شکل یافته پاهای جلویی شیخک‌ها، پاهای عقبی تغییر شکل یافته عقرب‌مانندها. تعدادی دیگر از حشرات بدون داشتن هرگونه اندام گیرنده اقدام به شکار می‌کنند، آنها به آهستگی به شکار خود نزدیک شده و پس از این

که به طور ناگهانی به آن نزدیک شدند قطعات دهانی مکنده خود را وارد بدن شکار می‌کنند (نظیر ناجوربالان شکارگر، مگس‌های سارق، تریپس‌های شکاری و مگس‌های عقرب مانند).



شکل ۱- اندام‌های تغییرشکل یافته بندپایان برای شکار

تعداد اندام‌های گیرنده در بندپایان شکارچی متفاوت است. چنانچه تعداد اندام‌های گیرنده بیش از یک جفت باشد از نظر وظیفه و محل قرار گرفتن در بدن متفاوت هستند. در این صورت ممکن است یکی از این اندام‌ها وظیفه نگهداری و جلوگیری از حرکت شکار را به عهده داشته باشد، نظیر

خرچنگ های پیشرفته، عقرب ها، عقرب های دروغین، بعضی از کنه ها و حشرات که در این بندپایان گیرنده های آرواره ای برای جلوگیری از حرکت بوده و قطعات دهانی کشیده شده برای مکیدن محتویات بدن شکار به کار می رود. همچنین این گیرنده ها به شکارچی در گرفتن و حمله به مراحل رشدی جوان تر شکار که اندازه ای کوچک تر و حرکتی کندتر دارند، کمک می کند. بنابراین نسبت اندازه شکارگر به شکار یکی از عوامل مهم چگونگی کاربرد انبرک های گیرنده بندپایان شکارگر می باشد. به جزء عوامل نامبرده عوامل مختلف و پیچیده ای نظیر ساختمان ماهیچه ای باعث می شود که شکارگرها بتوانند از این انبرک های گیرنده به صورت چند منظوره استفاده نمایند (نظیر استفاده در جفت گیری، دفاع و رقابت). داشتن سم تزریقی، استفاده از تله و روش شکار نیز در تغییرات این اندام های گیرنده طعمه مؤثر است. اکنون با توجه به این تغییرات متنوع مرفولوژیکی می توان به دلیل این که چرا شکارگرها از شکارهای کوچک تر از خود تغذیه می کنند پی برد. بندپایان شکارگر از طریق گرفتن، پاره کردن، کشیدن و خفه کردن شکار خود را به دست نمی آورند بلکه آنها از طریق گرفتن شکار که اغلب کوچکتر و کم تحرکتر از خودشان است این کار را انجام می دهند. اندام های گیرنده آنها نمی تواند با فاصله خیلی دورتر از آنها شکار را به طور مؤثر گرفته و مهار کند.

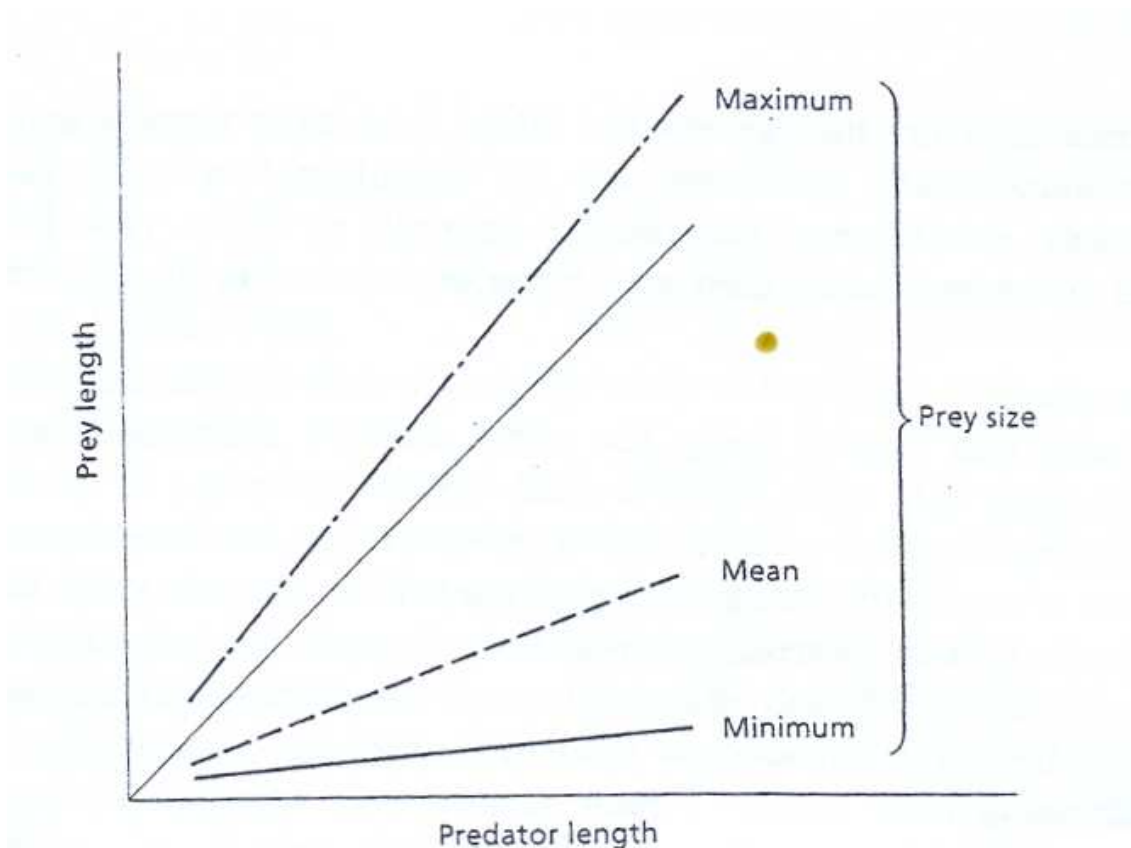
اندازه نسبی بدن و موفقیت در شکار

این واقعیت که بندپایان شکارچی موجوداتی را شکار می کنند که از نظر اندازه با آنها برابر یا کوچک تر از آنها می باشند با مطالعات انجام شده در رابطه با عقرب ها (Polis & McCormic, 1986)، عنکبوت ها (Turner 1979; Nentwig & Wissel 1986)، بی مهرگان آبی (Warren & Lawton, 1987) و حشرات جونده (Enders, 1975) نظیر شیخک ها (Holling, 1965; Holling *et al.*, 1976) به اثبات رسیده است. مطالعات دیگر در رابطه با دشمنان طبیعی آفات کشاورزی می باشد به عنوان مثال تمام بندپایان شکارچی که از شته ها تغذیه

می‌کنند(نظیر کفشدوزک ها، بالتوری ها، مگسهای Cecidomidae ، مگس‌های گل، سن‌های شکاری، سوسک‌های زمینی، گوشخیزک‌ها و عنکبوت‌ها) از شته‌های بالغ بزرگ‌ترینند (Minks & Harrewijn, 1988). در موارد معدودی نیز از شته‌ها کوچک‌ترین نظیر کنه‌های Trombidiidae و Erytraeidae و مراحل بسیار جوان شکارگرهایی که قبلاً اشاره گردید. در چنین مواردی مرحله‌ی را مورد حمله قرار می‌دهند که هم اندازه آنها بوده و تنها مراحل ابتدایی رشد شته‌ها می‌باشند. نظیر چنین الگویی در رابطه با دشمنان طبیعی کنه‌های تارتن مشاهده می‌شود که جزو کنه‌های گیاه خوار بوده و بسیار کوچک تر از شته‌ها می‌باشند(Helle & Sabelis, 1985). دشمنان طبیعی این گروه اغلب از شته‌ها کوچک ترند نظیر کفشدوزک‌های کوچک، سوسک‌های رونده بسیار کوچک، مگس‌های هاور کوچک، بالتوری‌های کوچک، تریپس‌های کوچک، پوره‌های سن‌های شکاری و عنکبوت‌های کوچک. اما این گروه اغلب به طور مشخصی از بزرگ‌ترین کنه‌های تارتن نیز بزرگ تر می‌باشند. در میان کنه‌ها تعدادی از گروه‌های شکارگر با اندازه بزرگ یا برابر با کنه‌های تارتن مشاهده می‌شوند که مهمترین آنها کنه‌های فیتوزوئید می‌باشند. در موارد معدودی کنه‌های شکارگر از کنه‌های تارتن بالغ کوچک ترند که از آن جمله می‌توان به کنه‌های استیگمئید و یک گونه کنه تارسونومید از جنس *Acaronemus* اشاره کرد. این کنه‌ها تنها از مراحل نابالغ کنه‌های تارتن که از نظر اندازه مساوی یا کوچکتر از آنها هستند، تغذیه می‌کنند.

بنابراین بسیاری از بندپایان شکارگر از شکارهایی تغذیه می‌کنند که از نظر اندازه مشابه آنها و یا از آنها کوچک‌ترینند. به طور عمومی اندازه شکارچی دارای همبستگی مثبتی با متوسط اندازه شکار می‌باشد اما شیب این همبستگی بسته به روش چرا و نوع شکار متفاوت است (Hespenheide & Wilson 1973). این رابطه برای انواع متفاوت بندپایان از جمله صدپایان (Wilson 1973)، کک‌های آبی، مگس‌های مار، مگس‌های سنگ، یک روزه‌ها و سن‌های آبی (Warren & laeton, 1987)،

سن‌های شکاری (Evans, 2976)، سنجاقک‌ها (Thompson, 1975)، کنه‌های فیتوزوئید (akker & Sabelis, 1989; Sabelis 1990)، مگس‌های سارق و زنبورهای حفار (Hespenheide, 1973)، شیر مورچه‌ها (Wilson, 1978)، عقرب‌ها (Polis & McCormick 1986) و عنکبوت‌های تارتن (Enders 1975; Nentwig & Wissel 1986) بررسی شده است. در این مشاهدات مشخص شد که دامنه اندازه شکار با افزایش اندازه شکارچی افزایش می‌یابد. حداقل اندازه شکار به آهستگی زیاد شده ولی حداکثر اندازه شکار به صورت پلکانی زیاد می‌شود (شکل ۲).



شکل ۲- رابطه عمومی بین اندازه بدن شکار و شکارگر

در بعضی از گروه‌ها نظیر عقرب‌ها، مگس‌های سارق، زنبورهای حفار و عنکبوت‌های تارتن حداکثر اندازه شکار بیشتر از اندازه شکارگر می‌باشد. Hespeneide (۱۹۷۳) و Enders (۱۹۷۵) معتقدند که این موضوع به دلیل برخورداری این شکارگرها از سموم قوی می‌باشد. اگر چه سم تنها زمانی می‌تواند در بدن شکار تزریق شود که تماس بین شکار و شکارگر اتفاق بیفتد ولی پس از تزریق، شکار مورد حمله غیر فعال شده و محتویات بدن آن تجزیه می‌گردد. تا کنون هیچ نوع آزمایشی مبنی بر این که داشتن سم تا چه حد می‌تواند اندازه شکار گرفته شده را محدود کند انجام نگرفته است. سموم دفاعی احتمالاً در اثر برخورد اتفاقی شکارچی در حین شکار با شکارهای ثانویه و محدود تکامل یافته‌اند.

استفاده از تله راه دیگری است که باعث افزایش دامنه اندازه شکار گرفته شده می‌گردد. حشرات و عنکبوت‌های که در نزدیک سطح آب زندگی می‌کنند از بندپایانی شکار می‌کنند که اغلب به صورت ناگهانی درون آب غوطه‌ور شده و یا در سطح آب شناور می‌گردند. مشاهده گردیده که این گروه از شکارگرها از شکارهایی بزرگ‌تر از خود تغذیه می‌کنند. Enders (۱۹۷۵) مشاهده کرد که عنکبوت‌های تارتن شکارهایی را می‌گیرند که از نظر اندازه بزرگ‌تر از آنها هستند. این موضوع در رابطه با عنکبوت‌های جهنده و عنکبوت‌های گرگی مورد بررسی قرار گرفته است. این شکارگرها در مقابل دفاع سنگین شکارشان با پیچاندن تارهای ابریشمی یا تزریق سموم غیر متحرک کننده مقابله می‌کنند. عنکبوت‌های تارتنی که سم تولید می‌کنند نظیر *Uloboridae* و یا تارمی‌تنند نظیر *Nephila spp* گاهی نیز از شکارهای کوچک‌تر از خود تغذیه می‌کنند. در بعضی از عنکبوت‌های جهنده در مناطق گرمسیر دیده شده که اغلب به پشت شکار خود جهیده و این روش شکار این امکان را برای آنها فراهم می‌کند که بتوانند از شکارهایی بزرگ‌تر و سنگین‌تر از خودشان تغذیه نمایند.

فعالیت گروهی، یکی دیگر از راه هایی است که باعث افزایش اندازه نسبی شکار می گردد (Wilson و Oster, 1978; Heespenheide, 193; Enders 1975; Griffiths 1980) پنج نوع سیستم چرای شکارگری را در میان حشرات اجتماعی تشخیص دادند که شکارگرهای هر گروه دامنه خاصی از اندازه میزبان را شکار می کنند. در روش چرای نوع اول گروه هایی قرار دارند که لانه ساز بوده و به دنبال شکار جستجو نمی کنند. واژه شکارگرهای گروهی گمراه کننده است زیرا رفتار آنها به خصوصیت لانه سازی آنها غیر وابسته بوده و در واقع افراد این گروه کلنی هایی را تشکیل می دهند (Traniello 1989). سیستم شکار نوع اول را به عنوان مثال می توان در میان مورچه های اولیه مربوط به زیر خانواده های Myrmeciinae و Ponerinae یافت. این گروه شکارگرهای اختصاصی بندپایان بوده و اغلب افراد کوچک تر از خود را شکار می کنند. نوع دوم شکارگرهایی هستند که دارای روش های دفاعی متناسب بوده از این گروه می توان به انواعی از مورچه ها و عنکبوت های اجتماعی از جمله *Agelena consocita* اشاره کرد (Griffiths 1980). افراد این گونه دامنه وسیع تری از اندازه شکار را نسبت به گروه اول انتخاب می کنند. سیستم نوع سوم از روش های جهت یابی برای تعقیب شکار استفاده می کنند و گاهی از باقیمانده شکار گروه دوم نیز تغذیه می کنند. افراد شکارگر گروه سوم وسیع ترین دامنه اندازه شکار را در میان حشرات اجتماعی دارا هستند و بیشتر در گروه مورچه های تکامل یافته از جمله زیر خانواده Myrmicine نظیر جنس *Atta* و *Crematogaster* و زیر خانواده Formicine نظیر جنس های *Formica* و *Lasius* و بعضی از گونه های زیر خانواده Dolichoderine قرار دارند. این شکارچی ها افرادی را که تا ۱۵ مرتبه از خود بزرگتر هستند نیز شکار می کنند (Traniello, 1989). گروه چهارم در میان بقایای گروه دوم به شکار می پردازند اما بعد از افزایش جمعیت حشرات لانه ساز آنها شکار خود را به صورت انبوه انتخاب می کنند. این شکارگرها برای تغذیه از شکارهای سخت تخصص یافته اند. از

این گروه می‌توان به مورچه‌های *Ponerine*، *Cerapachyinae* و مورچه‌های جنس *Leptogenys* اشاره کرد. این شکارچی‌ها قادرند مقاومت شکارهای بزرگ را با افزایش تعداد افراد حمله کننده در هم بشکنند. شکارگرهای نوع پنجم، شکارگرهای گروهی می‌باشند. این گروه مراحل شکار را به صورت دسته‌ها و یا حتی ارتش‌هایی که ممکن است به میلیون‌ها فرد برسند، انجام می‌دهند و بندپایان با اندازه‌های بالاتر از حد مشخص و حتی مارها و دیگر مهره‌داران بزرگ را شکار کنند. با کاهش شکار محلی در یک ناحیه به سرعت محل لانه خود را تغییر می‌دهند. از جمله شکارگرهای این گروه می‌توان به ارتش مورچه‌های *Doryline* پیشرفته و افراد زیر خانواده *Ecitonine* اشاره کرد. شکار گروهی اغلب اجازه افزایش زیادی به شکارچی برای انتخاب شکارهای با نسبت اندازه‌های بزرگ تر را می‌دهد.

Wilson و Oster (۱۹۷۸) متوجه شدند که از نظر توزیع اندازه در میان کارگران مورچه‌ها در شرایطی که به صورت تخصصی از شکارهای با اندازه مشخص تغذیه می‌کنند، حالت تک شکلی مشاهده می‌گردد (به عنوان مثال در روش شکارگری نوع اول و چهارم). اما حالت چند شکلی زمانی مشاهده می‌گردد که جیره غذایی آنها شامل شکارهایی با اندازه‌های متنوع باشد (به عنوان مثال در روش شکارگری نوع دوم، سوم و پنجم). آنها به این نتیجه رسیدند که چند شکلی پیوسته در نهایت شرایطی را برای آنها فراهم می‌کنند که بتوانند رقابت داخل گونه‌ای را کاهش دهند و از درجه سازش بالاتری برخوردار گردند. آنها به عنوان یک اصل جایگزین فرضیه رهایی اکولوژیکی، این احتمال را در نظر گرفتند که چنین روشی برای دشمنان طبیعی از نظر صرف زمان و انرژی بسیار پرهزینه بوده و در نهایت مرگ بیشتری را در حین حمله برای دشمن طبیعی ایجاد می‌کند. تحلیل هزینه - سود در رابطه به تولید کارگران بزرگتر در مقابل همکاری تعداد زیادی کارگر کوچک تا به حال انجام نگرفته است اما این تحلیل می‌تواند احتمال همکاری گروهی را از طریق کاهش رقابت ایذایی برای دفاع از

انرژی بیشتر از حرکت شکار با کارایی انرژی بالا توجیح نماید (Traniello, 1989). اگر چه دامنه اندازه شکار گرفته شده با افزایش اندازه بدن شکارگر زیاد می‌شود. همچنین استفاده از گیره، زهر، تار و حمله گروهی با این موضوع دارای ارتباط مستقیم می‌باشد. هر کدام از این صفات ممکن است دارای وظایف دیگری نیز باشند لذا ممکن است در رژیم‌های زیستی مختلف به تکامل برسند. اندازه بدن نه تنها از نظر انتخاب دامنه اندازه شکار مهم است بلکه موفقیت جفت‌گیری، رقابت داخل و بین گونه‌ای، خطر شکار شدن و غیره را نیز تحت تأثیر قرار می‌دهد. تغییرات ساختمانی ایجاد شده در انبرک‌های شکار از نظر تولید سم، تله و یا به عنوان یک اندام مؤثر بر زندگی اجتماعی و همچنین دیگر کارهای معمول اغلب بیشتر از اندازه شکار زندگی شکارگر را تحت تأثیر قرار می‌دهد. به عنوان مثال ساختمان گیره مانند در تمام موارد برای گرفتن شکار به کار نمی‌رود، نظیر اندام‌های قلاب مانند انتهای شکم گوشخیزک‌ها بنام فورسیپ که اغلب آنها را نظیر عقرب‌ها بالا نگهداری می‌کنند، برای دفاع و نگهداری بال‌ها می‌باشند. زهر عقرب‌ها نیز اغلب تنها برای تجزیه بدن شکار استفاده نمی‌شود بلکه برای دفاع در کشتن رقبا و یا شکارگرهای آنها نیز کاربرد دارد. تارها نیز دارای اثرات دیگری غیر از گرفتن شکار دارند که از آن جمله می‌توان به فرار از شکارگرها، محافظت از نسل جدید و نقش آنها در برقراری ارتباطات افراد گونه اشاره کرد (Folix, 1982). علاوه بر این زندگی دسته‌جمعی اثرات قوی بر روی رقابت بین گونه‌ای و دفاع در مقابل شکارگرها دارد. به عنوان مثال در بسیاری از مورچه‌ها افراد بزرگتر از نظر جثه کاست سرباز را تشکیل می‌دهند که وظیفه محافظت از کارگران کوچک و منابع غذایی را به عهده دارند. این سربازان در واقع حامیان کلنی بوده و به ندرت در ذخیره و تهیه غذا و دیگر فعالیت‌های خاص کلنی شرکت می‌کنند.

در نتیجه می‌توان چنین اظهار داشت که اندازه بدن دارای ارتباط پیچیده‌ای با دامنه اندازه شکار گرفته شده بوده اما اثرات آن تحت تأثیر عوامل مختلفی نظیر تولید سم، ساختن تار و شکار گروهی

قرار می‌گیرد. علاوه بر این اندازه بدن دارای اثرات دیگری نیز می‌باشد که از آن جمله می‌توان به ظرفیت پراکنش، توانایی رقابت و خطر دشمنان طبیعی اشاره کرد. بنابراین نمی‌توان یک قانون کلی برای بیان ارتباط بین اندازه بدن شکار و شکارچی ارائه نمود بلکه در رابطه با هر گونه‌ای قبل از قضاوت نیاز به آزمایشات و مقایسات ویژه‌ای دارد.

هزینه‌ها و فواید جستجوگری

استراتژی‌های جستجوگری اصولاً بر اساس میزان زمان و انرژی که صرف حرکت می‌شود، متفاوت می‌باشند. در نقطه حد این استراتژی‌ها روش نشستن و منتظر بودن و یا *Ambush predators* قرار دارد. این شکارچی‌ها در یک نقطه منتظر عبور شکار خود باقی می‌مانند از طریق بی حرکتی و داشتن توانایی اختفاء شکار خود را گرفته و یا به صورت ناگهانی به آن حمله می‌کنند. بنابراین از گروه شکارگرهای اختصاصی هستند که بر روی شکار ویژه‌ای تغذیه می‌کنند. هزینه جستجو برای این شکارگرها حداقل بوده و دارای نسبت بسیار پایینی نسبت به شکار گرفته شده هستند به خصوص در رابطه با شکارهای بزرگ و نرم این نسبت بسیار بالا می‌باشد. اما برای این کار می‌بایست انرژی زیادی را در گرفتن سریع شکار خود صرف نمایند. از این گروه می‌توان به عقرب‌ها، عنکبوت‌های کراب، عنکبوت‌های تارتن، کنه‌های کیلثید، شیخک‌ها، لارو شیر مورچه‌های تولیدکننده چاه تله و سوسک‌های ببری اشاره کرد. فاصله واکنشی این گروه به طول انبرک‌های گیرنده آنها بستگی دارد. به جزء در مورد عنکبوت‌های تارتن که به ارتعاش ایجاد شده در تارشان در اثر برخورد شکار واکنش نشان می‌دهند. اگر چه این گروه برای شکار به کمین نشسته و به انتظار طعمه باقی می‌مانند اما بعضی از آنها در بین محل اصلی لانه خود و سایر مناطقی که احتمال حضور طعمه وجود دارد جستجو می‌کنند. به عنوان مثال شیرمورچه‌ها اغلب طاس‌های لغزنده خود را در مناطق مختلف

درست کرده و بازسازی می‌کنند (Matsura & Takano, 1989) و عنکبوت‌ها تارهای خود را در مناطق مختلف برپا کرده و در آنها جابجا می‌شوند (Enders, 1976).

گروه بعدی شکارگرهایی هستند که به طور متناوب جستجو نموده و منتظر می‌نشینند. این شکارگرها از شکارهای متحرک و یا ثابت تغذیه می‌کنند. این شکارگرها انرژی بیشتری نسبت به گروه قبلی مصرف می‌کنند. در این گروه بندپایان شکارگر قرار دارند که اغلب شکار خود را از طریق بینایی پیدا می‌کنند. از جمله شکارگرهای این گروه می‌توان به سوسک‌های کارابید نظیر جنس‌های *Notiphilus* و *Elphrus* و بالغین سوسک‌های ببری و همچنین عنکبوت‌های جهنده خانواده *Salicidae* اشاره نمود. فاصله عمل این گروه اغلب چندین برابر طول بدن‌شان می‌باشد. از دیگر مثال‌های این گروه می‌توان به *Pondkates* اشاره کرد که به ارتعاشات بوجود آمده در سطح آب که در جابجایی بندپایان بوجود می‌آید، واکنش نشان می‌دهند.

جستجوگران مکان مرکزی، گروه دیگری از شکارگرها را تشکیل می‌دهند. این گروه اغلب بیشتر زمان خود را در حدود پراکنش شکارشان انجام می‌دهند. اما توانایی پیدا کردن راه برگشت خود به لانه را دارا می‌باشند و یا محل ویژه‌ای را با تخمگذاری انتخاب می‌کنند. از مثال‌های بارز این گروه می‌توان به مورچه‌ها و زنبورهای حفار اشاره کرد. آنها ممکن است شکار خود را از فواصل دور از محل اصلی زندگی خود پیدا نموده و به آن حمله کنند ولی شکار زمانی انجام می‌شود که آن را دنبال کرده و در نزدیک آن قرار بگیرند.

بزرگ‌ترین گروه شکارگرها آنهایی هستند که انرژی زیادی را مصرف شکار نمی‌کنند، اما ممکن است بیشتر انرژی آنها صرف جستجوی شکار شود. آنها اغلب شکارشان را از فواصل قابل توجهی و بیشتر از طریق بویایی تشخیص می‌دهند، اما تا زمانی که کاملاً به آن نزدیک نشوند، نمی‌توانند شکار

را انجام دهند. از جمله این شکارگرها می‌توان به عنکبوت‌های سرگردان، کنه‌های شکارگر، بسیاری از سوسک‌های زمینی، کفشدوزک‌ها، بالتوری‌ها، سن‌های شکاری و گوشخیزک‌ها اشاره نمود.

و در نهایت آخرین گروه **Filter- feedrs** هستند که دارای مثالهای زیادی در میان خرچنگ‌های ابتدایی می‌باشند. این گروه بیشتر انرژی خود را صرف شنا نموده و شکار خود را از طریق بلعیدن مقدار زیادی آب و عبور آن از برانش‌ها برای بدست آوردن بندپایانی مثل کک‌های آبی به دست می‌آورند. به همین دلیل انرژی زیادی را صرف واکنش فاصله‌ای و کشتن شکار نمی‌کنند، به طوری که مقدار انرژی صرف شده در رابطه با این موضوع توسط آنها در حدود صفر می‌باشد.

چنانچه شکارها براساس توانایی‌های شان در مقابله با شکارشدن (از طریق سمی بودن محتوی غذایی، نرم و یا سخت بودن پوسته و...) و یا توانایی فرار از شکار شدن (شکار سریع در مقابل کند) و نسبت اندازه‌شان در مقابل شکارگر دسته‌بندی گردند. بعضی از شکارچی‌ها بسیار سرسخت بوده و توانایی شکار کردن افراد مختلف را حتی با وجود بزرگ بودن و داشتن روش‌های دفاعی خوب دارا هستند. به عنوان مثال شکارگرهای گروه مرکزی توانایی شکار افراد با دامنه اندازه متنوع، بدن سخت و بسیار متحرک را دارا هستند. در حالی که گروه **Filter-feedrs** تنها افراد با اندازه بسیار کوچک‌تر از اندازه خودشان را شکار می‌کنند. به هر حال موارد استثنایی و مشخص نبودن دقیق مرزها کار گروه‌بندی را مشکل می‌سازد. اما در یک نگاه تخصصی و عمومی می‌توان شکارگرها را بر اساس دامنه احتمال گرفتن شکار و براساس مرفولوژی گیره‌های شکار به تنهایی دسته‌بندی نمود. واضح است که علاوه گیره‌ها عوامل مختلف دیگری در تعیین موفقیت شکار مؤثر می‌باشند.

اگر چه بسیاری از اطلاعات موجود و قابل دسترس در رابطه با میزان زمان صرف شده برای جستجو، آماده‌سازی، گرفتن و خوردن شکار است و اطلاعات بسیار کمی در رابطه با سایر هزینه‌های شکار وجود دارد. اما آنچه که مهم است این است که برآورد گردد که بین اندازه و نوع شکار با هزینه

شکارگری چه ارتباطی وجود دارد. در رابطه با درک این موضوع که میزان سود بدست آمده از انواع شکارها چه مقدار می باشد نیز اطلاعات بسیار کمی وجود دارد. اما اطلاعات مناسبی در رابطه با مقدار بیومس تجمعی در طی مراحل هضم با مدت زمان تغذیه وجود دارد. از نظر تئوریک این اطلاعات در درک رابطه بین هزینه و سود، تکامل تغذیه و کارایی هضم بسیار مهم می باشند. ادامه مطالعات توسط Cook و Corckrell (۱۹۷۸)، Sih (۱۹۸۰)، Lucas و Grafen (۱۹۸۵) با بکارگیری شاخص تئوریکی Charnov و براساس شبیه سازی سیستم های شکارگری تک شکاری و در زمان های مختلف و با در نظر گرفتن هزینه های جستجو، آماده سازی و مصرف متفاوت انجام گرفته و براساس این مدل ها نتایج زیر بدست آمده است:

۱- جستجوی مناسب باید به گونه ای باشد که با افزایش زمان پیدا کردن هر شکار و در نتیجه افزایش هزینه جستجو، هزینه مصرف شکار نیز به طور متناوب افزایش یابد.

۲- چنانچه هزینه های شکار کمتر از هزینه مصرف باشد، شکارگر می بایست زمان کمتری را صرف جستجوی شکار کند.

۳- زمان خوردن شکار با افزایش درجه هضم پذیر بودن شکار کاهش می یابد.

اثبات این موضوعات نیاز به داده های کمی در رابطه با هزینه های شکارگری در مراحل مختلف شکار و در رابطه با انواع استراتژی های شکارگری دارد. Lucas (۱۹۸۵) در رابطه با بعضی از شکارگرها نظیر شیرمورچه ها متوجه شده که می توانند حتی در حین خوردن شکار، افراد دیگری را شکار کنند. در چنین مواردی هزینه های جستجو روی هم افتاده اما در بین دو شکار یک زمان انتظار وجود دارد که هزینه ای را برای شکارچی بوجود می آورد. Lucas (۱۹۸۵) نشان داد که این هزینه زمانی به حد مطلوب خود می رسد که مدت زمانی که لارو یک شکار را رها ساخته و به دنبال شکار دیگر می رود، در نظر گرفته شود که این زمان در تراکم های مختلف شکار متفاوت می باشد. بنابراین

شیر مورچه‌ها شکار بعدی خود را زودتر از آنچه که توسط مدل‌ها پیش‌بینی کرده‌اند، شکار نموده و این یک نوع رفتار سازشی می‌باشد که در حین خوردن شکار قبلی اقدام به گرفتن شکار جدید می‌کنند.

برای انجام پیش‌بینی‌ها در رابطه با جستجوگرها و مصرف‌کننده‌های مختلف (براساس نسبت هزینه خوردن به هزینه جستجو در رابطه با شکارگرهای Ambush) نیاز به مراحل زیر وجود دارد:

الف: مدت زمان خوردن هر شکار

ب: درصد کاهش استخراج غذا از شکار همراه با افزایش تراکم شکار

هر دو پارامتر با کوتاه شدن زمان تغذیه و مصرف شکار در ارتباط هستند و به صورت عمومی در

انواع مختلف بندپایان شکارچی از جمله سن‌های آبی (Cook & Cockrell, 1978; Giller)

(1980; Sih, 1980)، سن‌های Nepidae (Bailey, 1986)، کفشدوزک‌ها (Cook &

Cockrell 1978)، سوسک‌های زمینی (Ernsting & Van der Werf 1988)، شیرمورچه‌ها

(Lucas, 1985)، کنه‌های شکارچی (Sabelis, 1986, 1990)، و کک‌های آبی (Johanson,

1975) بررسی گردیده‌اند. موارد مشابه اغلب به صورت کیفی بوده و تشابهات کمی فقط در موارد

معدودی مشاهده گردیده است. مقایسه‌ها باعث درک عمیق‌تر این موضوع گردیدند که چگونه

تغییرات کیفیت غذا می‌تواند در شکارگرهای مختلف باعث تغییر در نسبت و چگونگی مراحل

جداسازی انرژی گردد.

مشاهدات انجام شده بر روی کنه‌های شکارگر مشکلاتی را در تفسیر مدل‌های هضم اپتیمم بوجود

آورده است (Sabelis, 1986). در این شکارچی‌ها بیشترین مقدار انرژی شکار خورده شده برای

تولید تخم مصرف گردیده و نسبت غذای جذب شده آنها رابطه خطی با مقدار غذای موجود در

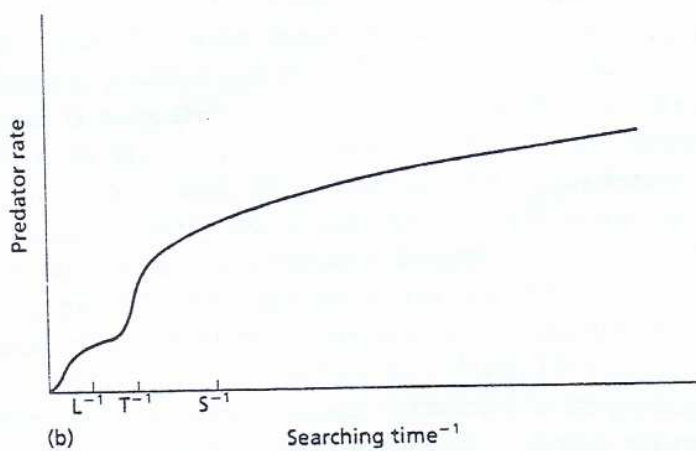
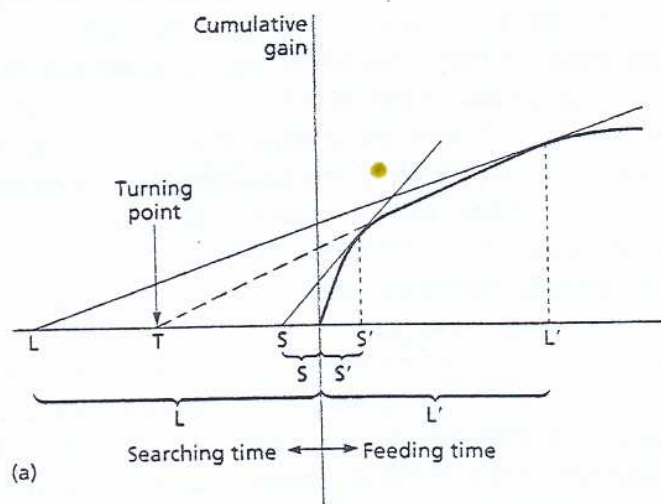
دستگاه گوارش شان دارد. بنابراین برای به حداکثر رساندن تعداد تخم تولید شده باید نسبت غذای هضم شده در دستگاه گوارش را به روش های زیر افزایش دهند:

۱- افزایش ظرفیت هضم مواد غذایی

۲- دستگاه گوارش را تا حدی که ظرفیت دارد پر نگهداری کنند

چنانچه شکارگر به حد نیاز غذا مصرف کند ولی هنوز شکار دارای محتوی غذایی باشد، شکارگر به تغذیه ادامه داده تا مواد کم ارزش تر از دستگاه گوارش خارج شود. مقدار تجمعی مواد بدست آمده در طی زمان تغذیه مطابق شکل ۳ می باشد. در شروع تغذیه، فیزیولوژی دستگاه گوارش شکارگر حالت یکنواختی نداشته و همراه با هضم مقدار مواد موجود در دستگاه گوارش افزایش می یابد. زمانی که شکارگر به حد تعادلی می رسد، منحنی مقدار تجمعی جذب شده یک رابطه خطی نشان می دهد که دارای شیب مثبتی می باشد. با کاهش نسبت هضم، منحنی مجدداً از حالت خطی خارج می گردد و این روند تا تخلیه دستگاه گوارش ادامه دارد. زمان مناسب تغذیه براساس تئوری 'Charnov' **marginal value** برآورد می گردد. نسبت کل غذای به دست آمده به کل زمان صرف شده برای جستجو و تغذیه در طول زمان تغذیه حداکثر بوده ولی یک کاهش ناگهانی تا حد حداقل شدن زمان همراه با افزایش تراکم شکار در آن مشاهده می شود. همزمان با آن زمان جستجو تا زیر حد ناحیه خطی منحنی مواد به دست آمده کاهش می یابد. مشاهدات مستقیم با شرایط بیان شده توسط مدل هماهنگی نداشته و جابه جایی ناگهانی زمان تغذیه مشاهده نشده است. زیرا در کنه های شکارگر با افزایش تراکم شکار در مدت زمان کمتری از هر فرد تغذیه نموده و مواد مصرف نشده بیشتری از آنها باقی می ماند (Sablis, 1986, 1990). این خصوصیات کنه های شکارگر که توصیف گردیدند توسط بسیاری از بندهای شکارگر دیگر قابل تغییر هستند. به طور کلی نسبت هضم به عوامل مختلفی نظیر پر بودن دستگاه گوارش و به طور نادر به تناسب مواد غذایی بستگی دارد. شرایط اخیر

به خصوص در مواردی کاربرد دارد که حجم دستگاه گوارش شکارگر کوچکتر از محتوی غذایی شکار بوده و تراکم جمعیت شکار نیز بالا باشد. در چنین مواردی افزایش دفع مواد غذایی شکار یکی از خصوصیات بندپایان شکارگر بوده که برای رسیدن به حد متناسب جستجو انجام می دهند.



شکل ۳- کاربرد تئوری ارزش حاشیه‌ای برای نسبت تجمعی مواد بدست

آمده در طی زمان تغذیه وقتی زمان جستجو طولانی (L) و یا کوتاه (S)

باشد.

در شکل ۳ زمان مناسب جستجو برای شرایط زمان جستجوی کوتاه و بلند به ترتیب با S' و L'

نمایش داده شده است. منحنی تجمعی مواد به دست آمده دارای یک ناحیه خطی بین دو ناحیه غیر خطی

می‌باشد. زمانی که شیب خط مثبت باشد، آنگاه زمان تغذیه با حالت خطی هماهنگی کامل نشان می‌دهد. زمان جستجو تا جایی که زمان تغذیه در حد اپتیمم است متناسب بوده و در نقطه (T) که براساس مدل به عنوان زمان مناسب تغذیه در نظر گرفته شده به صورت ناگهانی به ناحیه خیلی کوتاه و خیلی بلند جابه جا می‌شود. باید به این نکته توجه داشت که منحنی تجمعی مواد بدست آمده با تغییرات مواد موجود در دستگاه گوارش همراه با شروع تغذیه کاهش می‌یابد و نسبت تغذیه سریعتر می‌شود.

چه عواملی شکل واکنش رفتاری را تعیین می‌کنند؟

از زمانی که هالینگ مقاله خودش را ارائه نمود، بودجه زمانی شکارگری به عنوان عامل تعیین کننده شکل منحنی واکنش تابعی در نظر گرفته می‌شد. چنانچه ثابت گرفتن شکار a و زمان دست یابی به تراکم جمعیت شکار وابستگی نداشته باشد. آنگاه سرعت شکار با افزایش تراکم شکار تا حد مشخصی افزایش می‌یابد (واکنش نوع دوم). چنانچه پارامترهای مزبور وابسته به تراکم شکار باشند. آنگاه انواع دیگری از واکنش‌های تابعی بدست آمده که از آن جمله می‌توان واکنش سیگموئیدی یا نوع سوم را مثال زد. در این حالت زمان دستیابی کاهش می‌یابد و یا این که به نسبت ثابت a همراه با افزایش تراکم شکار افزایش پیدا می‌کند. اجازه دهید ابتداء زمان دستیابی را براساس واکنش تابعی نوع دوم در نظر بگیریم. براساس مدل هضم اپتیمم چنین پیش‌بینی می‌شود که:

الف: زمان دستیابی با افزایش تراکم شکار کاهش می‌یابد تا جایی که تابع پاسخ به حالت سیگموئیدی تبدیل می‌گردد.

ب: زمان دستیابی به صورت ناگهانی در منحنی پاسخ کاهش و سپس افزایش پیدا می‌کند (شکل ۳).

اولین پیش‌بینی انجام شده با واقعیت هماهنگی نداشته و بیشتر واکنش‌های تابعی که تا به حال

منتشر گردیده‌اند از نوع دوم بوده‌اند. Hassell و همکاران (۱۹۷۷) داده‌هایی را در رابطه با

خرچنگ‌های ابتدایی (*Cyclops*, *Daphnia*)، کفش‌دوزک‌ها و دو نیم‌بالپوش شکارچی (*Notonecta*, *Plea*) به دست آوردند که منحنی‌های پاسخ تابعی آنها به سمت سیگموئیدی متمایل بود. وقوع واکنش‌های تابعی نوع سوم در رابطه با کنه‌های شکارگر بسیار نادر بوده و یا اصلاً وجود ندارد، زیرا امکان جمع‌آوری داده‌های شکارگری در تراکم‌های پایین شکار وجود ندارد (Sabelis, 1985, 1986, 1990). Hassell و همکاران (۱۹۷۷) و Ariditi (۱۹۸۲) انواع مختلف حالات وقوع واکنش‌های تابعی نوع سوم را مورد بررسی قرار داده‌اند. در این نوع واکنش‌ها تغییرات تراکم جمعیت شکار دارای ارتباط نزدیکی با زمان دست‌یابی بوده و نقش مهمی در وقوع حالت سیگموئیدی پاسخ‌ها و برگشت منحنی پس از رسیدن به نقطه عطف دارد.

پیش‌بینی دوم مدل نیز دارای شواهد بسیار کمی در شرایط طبیعی می‌باشد (Arditi, 1982). بعضی از محققین معتقدند که واکنش تابعی دارای دو مرحله است (Sandness & McMurry, 1970, Hassell et al., 1976) که با تنظیم بودجه زمانی شکارگر هماهنگی دارد. Sandness و McMurry (۱۹۷۰ و ۱۹۷۲) مشاهده کردند که کنه‌های شکارگر در تراکم‌های کم شکار برای چندین بار به شکارهای مرده مراجعت نموده و مدت زمان طولانی را بر روی آنها سپری می‌کنند. اما در تراکم‌های بالا اغلب پراکنده شده و به ندرت به آنها مراجعت می‌کنند. این مشاهدات در حمایت از جابه‌جایی زمان تغذیه با تراکم شکار به عنوان یکی از پیش‌بینی‌هایی است که براساس مدل زمان تغذیه اپتیمم صورت گرفته است. مشاهدات Sandness و McMurry تنها مطالعات انجام شده در این رابطه نبوده است. به عنوان مثال داده‌های بدست آمده توسط Kuchlein در رابطه با واکنش تابعی کنه‌های شکارچی نسبت به تغییرات تراکم تخم کنه دو نقطه‌ای نیز افزایش مرحله دوم را در منحنی در اثر افزایش تراکم شکار نشان دادند (Metz et al., 1988). داده‌های مربوط به شکار انجام شده توسط لارو آسیابک‌ها بر روی کک‌های

آبی (Johnson *et al*, 1975)، عنکبوت‌های گرگی و عنکبوت‌های کراب بر روی مگس‌های میوه (Haynes & Sisojevic 1966; Nakamura, 1974; Hardman & Turnbull 1980)

نیز نتایج مشابهی را نشان داده‌اند.

حال چنانچه فرض شود که تغییرات زمان تغذیه و دستیابی با تغییرات تراکم شکار قابل پیش‌بینی باشد، آیا می‌توان توضیح داد که چرا بعضی از واکنش‌های تابعی سیگموئیدی بوده و دارای دو مرحله تغییرات و نقطه اوج دوم می‌باشند؟ پاسخ منفی است زیرا کل زمان صرف شده در دستیابی به شکار اغلب تنها بخش کوچکی از کل زمانی است که بندپایان شکارگر حتی در تراکم‌های بالا صرف می‌کنند. بنابراین منحنی واکنش تابعی بندپایان شکارگر با بودجه زمانی شکارگری آنها هماهنگ نیست. به عنوان مثال کنه‌های شکارگر کمتر از ۱۰ درصد زمان تغذیه و دستیابی آنها به شکارشان در نظر گرفته می‌شود. علاوه بر این آنها تعداد افرادی را که مورد حمله قرار می‌دهند حتی در مواردی که شکار بدون دفاع است (به عنوان مثال تخم کنه‌های دو نقطه‌ای)، بسیار بیشتر از تعداد افرادی است که می‌خورند. بنابراین اگر چه زمان زیادی را صرف شکار می‌کنند ولی مدت زمان کمتری را صرف تغذیه از آنها می‌کنند. بنابراین بودجه زمانی جستجو و تغذیه همپوشانی داشته و در شکل واکنش تابعی آنها تأثیر می‌گذارند. نظیر چنین شرایطی در رابطه با سایر بندپایان شکارگر نظیر شیخک‌ها (Holling, 1965, 1966)، سن‌های آبی (Zalom, 1078). کفشدوزک‌ها (Dixon, 1970) و سوسک‌های زمینی (Mols, 1988) تشریح گردیده‌است.

منحنی‌های واکنش تابعی بندپایان شکارگر از نظر شعاع جستجو بسیار شبیه هم هستند. ادامه مطالعات هالینگ در سال‌های ۱۹۵۹ تا ۱۹۶۶ در رابطه با شعاع جستجو توانست انواع عوامل مؤثر بر آن را تفکیک کند. بعضی از این عوامل در ارتباط با پر بودن دستگاه گوارش شکارچی بوده و به صورت مرحله‌ای قابل اندازه‌گیری هستند. از جمله این عوامل می‌توان به سرعت حرکت، مقدار

حرکت، فاصله تشخیص شکار، درجه موفقیت شکار و هماهنگی وقوع شکار و شکارچی اشاره کرد. اثرات پر بودن دستگاه گوارش بر این عوامل به عنوان مثال درصد حمله ثابت شکار $g(s)$ در مقابل تغییرات پر بودن دستگاه گوارش S ، در مطالعات انجام شده در رابطه با رفتار جستجوگری مشخص گردیده‌اند (Holing, 1965; Crio, 1976; Sabelis, 1986, 1990). مدل‌ها در پیش‌بینی شکل واکنش تابعی کنه‌های شکارگر و شیک‌ها کاملاً موفق بوده‌اند (Curry & DeMichel, 1977; Metz & Van Batenburg, 1985; Sabelis 1986, 1990; Metz *et al.*, 1988). اگر چه این مدل به صورت تحلیلی توانایی تفسیر موضوعات مورد اشاره را دارد ولی در بیان مراحل پیچیده و مهم انجام کار ناتوان است. علاوه بر این مدل مزبور به حدی پیچیده است که امکان استفاده از آن در مدل‌های ساده دینامیسم شکار-شکارگر بسیار کم می‌باشد. لذا سایر محققین با توجه به محدودیت‌های این مدل در فکر طراحی مدل‌های ساده‌تری بودند. از جمله این محققین می‌توان به Metz و Van Batenburg (1985) و Metz و همکاران (1988) اشاره کرد که رابطه جدیدی برای واکنش تابعی (F) یافتند که در آن زمان دستیابی نادیده گرفته شده و مقدار غذای وارد شده به دستگاه گوارش شکارچی همواره کم‌تر از محتوی غذایی شکار است (به عنوان مثال در شرایط بالا بودن تراکم شکار و یا ظرفیت نسبی پایین دستگاه گوارش)، معادله مزبور به شکل زیر است:

$$F(D) = d / [\ln(m/c) + \sqrt{bdc^{-1}D^{-1}}]$$

در این رابطه m ظرفیت دستگاه گوارش، c سطح پر بودن دستگاه گوارش در شرایطی که نسبت شکار موفق $g(s)=0$ باشد، D تراکم شکارگر، d نسبت ثابت هضم شکار و $b=-0.5$ است، چنانچه $S=c$ باشد، در مقادیر بالای D منحنی واکنش تابعی به نقطه عطف خود نزدیک شده و به وسیله رابطه $d/\ln[m/c]$ برآورد می‌گردد. در چنین شرایطی شکل منحنی به واکنش تابعی نوع دوم نزدیک می‌گردد، اما شیب آن با نسبت ثابت تخلیه دستگاه گوارش d بیشتر از بودجه زمانی شکارگر محدود

می‌گردد. از طرف دیگر اگر رابطه به وجود تراکم آستانه شکار وابسته است، $S=c < m$ اگر $C=m$ باشد. در این صورت شکل معادله واکنش تابعی $F(D)$ با رابطه ساده ریشه دوم D بیان شده و به صورت زیر تغییر خواهد کرد:

$$F(D) = \sqrt{b^{-1}cdD}$$

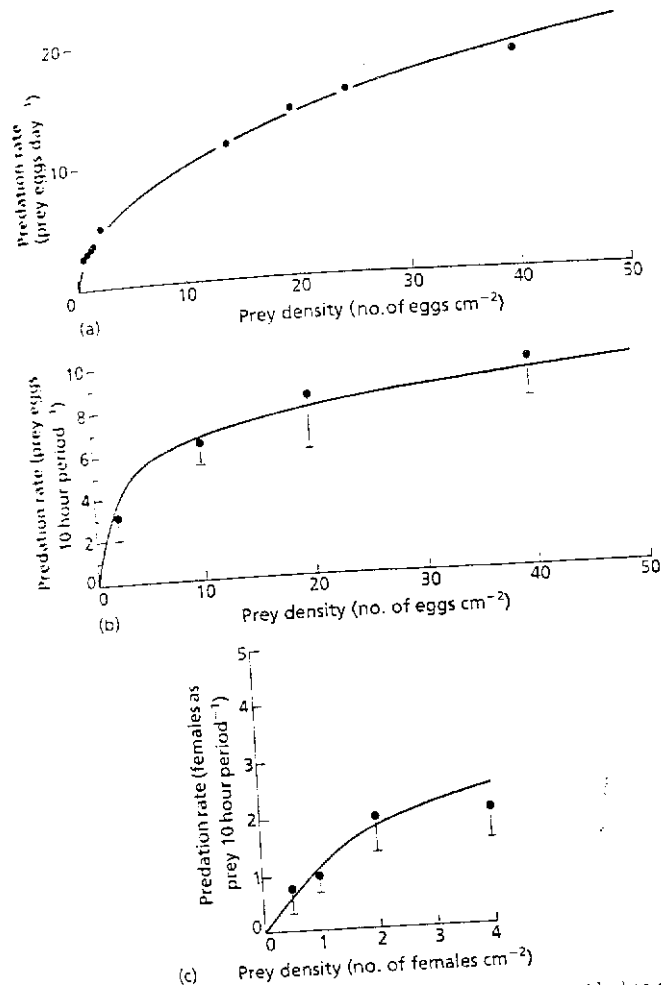
این نتایج زمانی به واقعیت نزدیک‌تر می‌شوند که مقدار $g(s)$ برابر با صفر بوده و آن زمانی است که میزان هضم به مرحله‌ای برسد که ظرفیت دستگاه گوارش به زیر سطح s ($C=m$) رسیده باشد. بنابراین منحنی واکنش تابعی نمی‌تواند با افزایش تراکم شکار، زیاد شود در حالی که مقدار غذای به دست آمده از هر شکار کمتر و کمتر می‌شود. در چنین شرایطی زندگی شکارگری به زندگی پارازیتی نزدیک می‌شود که در آن مقدار آسیب وارده به موجود هدف در حدی نیست که باعث مرگ شونده تا بتوان از آن به عنوان شکارگری یاد نمود.

این مدل‌ها همگی بر این واقعیت تأکید دارند که ثابت تخلیه دستگاه گوارش d و آستانه گرفتن شکار C تعیین‌کننده شکل واکنش تابعی یک بندپای شکارچی می‌باشند. چنانچه فرض شود که عملیات‌های تشخیص، پیدا کردن، مصرف و هضم شکار هر کدام دارای ارزش هزینه‌ای مشخصی باشند، در این صورت یک شکار تنها زمانی برگزیده می‌شود که این هزینه‌ها از میزان هزینه‌های برگشتی در نتیجه تغذیه کمتر باشد. چنانچه مقدار انرژی به دست آمده با افزایش پر بودن دستگاه گوارش کم شود آنگاه آستانه پر بودن به مرحله‌ای می‌رسد که شکارگر به شکار جدید حمله می‌کند. این آستانه شکار با بزرگتر شدن شکار به تدریج کمتر و کمتر شده و استراتژی‌های دفاعی مؤثرتر می‌گردد. برای ساده‌تر شدن آستانه گرفتن شکار می‌بایست نزدیک یا مساوی با ظرفیت دستگاه گوارش باشد. این فرضیات بررسی مسائل مختلفی نظیر سمی بودن شکار و تغییرات واکنش رفتاری

به صورت تابعی با ریشه دوم را امکان پذیر می‌سازد. به این طریق می‌توان توضیح داد که چرا واکنش‌های تابعی کنه‌های شکارگر بالغ نسبت به مراحل اولیه رشد کنه‌های دو نقطه‌ای (تخم، لارو و مراحل اولیه پورگی) به صورت تابعی با ریشه دوم است (Metz *et al.*, 1988).

کمر بند مراحل شکارگری مرحله ای است که در آن شکارگر قسمت هایی از محتوی غذایی شکارش را با رسیدن آن به حد ظرفیت دستگاه گوارش (m) هضم می‌کند. طول این کمر بند مرحله‌ای وجود دارد که فضای دستگاه گوارش کاملاً پر می‌باشد. علامت فلاش در زیر کمر بند نشان دهنده این است که در نواحی زیرین کمر بند فضای خالی به سمت صفر میل می‌کند و به ظرفیت دستگاه گوارش نزدیک می‌شوند. دایره‌های دو طرف کمر بند که با شن پر شده‌اند نشان دهنده توزیع شکارچی در محیط می‌باشند. این شن‌ها از سمت راست به چپ حرکت می‌کنند تا در نهایت دستگاه گوارش تخلیه می‌گردد. این عملیات ادامه دارد تا این که تراکم شن به پایین‌ترین حد خود می‌رسد. در چنین شرایطی شن بر روی کمر بند باقی می‌ماند. هضم شکار با انتقال پیوسته از سمت چپ به راست در امتداد خطوط ناپیوسته انجام می‌گیرد. فاصله جابه‌جایی با محتوی غذایی شکار متعادل است. مقداری از هضم شکار در اثر ریزش تصادفی شن‌ها در سمت راست کمر بند انجام می‌شود این ریزش که در انتهای سمت راست کمر بند انجام می‌شود به نام Partial ingestion خوانده می‌شود. موضوع بسیار جالب‌تر این است که Sandness و Mcmurtry (۱۹۷۰) در برآزش منحنی‌های واکنش تابعی کنه‌های شکارگر بالغ نسبت به پوره‌های جوان کنه‌های تارتن واکنش‌های دو مرحله‌ای را برآزش نمودند (شکل ۴). تفسیر دیگری براساس واکنش‌های تابعی با ریشه دوم برای رفتار کنه‌های شکارگر ارائه گردیده است. این مدل نشان می‌دهد که چگونه کنه یک مرحله را نسبت به سایر مراحل ترجیح می‌دهد. مطالعه نتایج این تحقیقات نشان می‌دهد که چگونه با دقت بسیار بالا می‌توان مدل‌ها را با یکی دیگر از موارد واکنش‌های با ریشه رادیکالی توسط Johnson و

همکارانش (۱۹۷۵) در مطالعه‌ای که توسط وی بر روی شکار کک‌های آبی توسط لارو آسیابک‌ها انجام گرفته، گزارش گردیده است. در این رابطه آزمایشات مشخص بیشتری لازم می‌باشد. یکی از این موارد مورد نیاز به ارزیابی، آستانه شکار و بررسی ارتباط مستقیم آن از طریق آزمایش و اندازه‌گیری بر روی شکل واکنش تابعی آن می‌باشد. به هر حال در این ارزیابی‌ها مشکلاتی نیز وجود دارد به عنوان مثال تصمیم‌گیری در این ارتباط که چه موقع $g(s)$ برابر صفر است. روش دیگر برای حل مسئله تغییر قدرت شکارگر نسبت به شکار می‌باشد. توجه به رفتار و مکانیزم‌های فیزیولوژیکی کنه‌های شکارگر و شکار آنها تفسیر نمود.



شکل ۴- واکنش تابعی کنه‌های شکارچی (*Acari: Phytoseiidae*) نسبت به تراکم

کنه‌های تارتن (*Acari: Tetranychidae*) برای سه نوع شکار مختلف الف: ماده‌های

Typhlodromus occidentalis که از تخم‌های کنه *Tetranychus utricae* در عدم وجود

تار تغذیه می‌کند. ب) ماده‌های *Phytoseiulus persimilis* که از ماده‌های کنه تارتن

T. utricae در حضور تار تغذیه می‌کند و ج) ماده‌های *P. persimilis* که از ماده‌های کنه تارتن

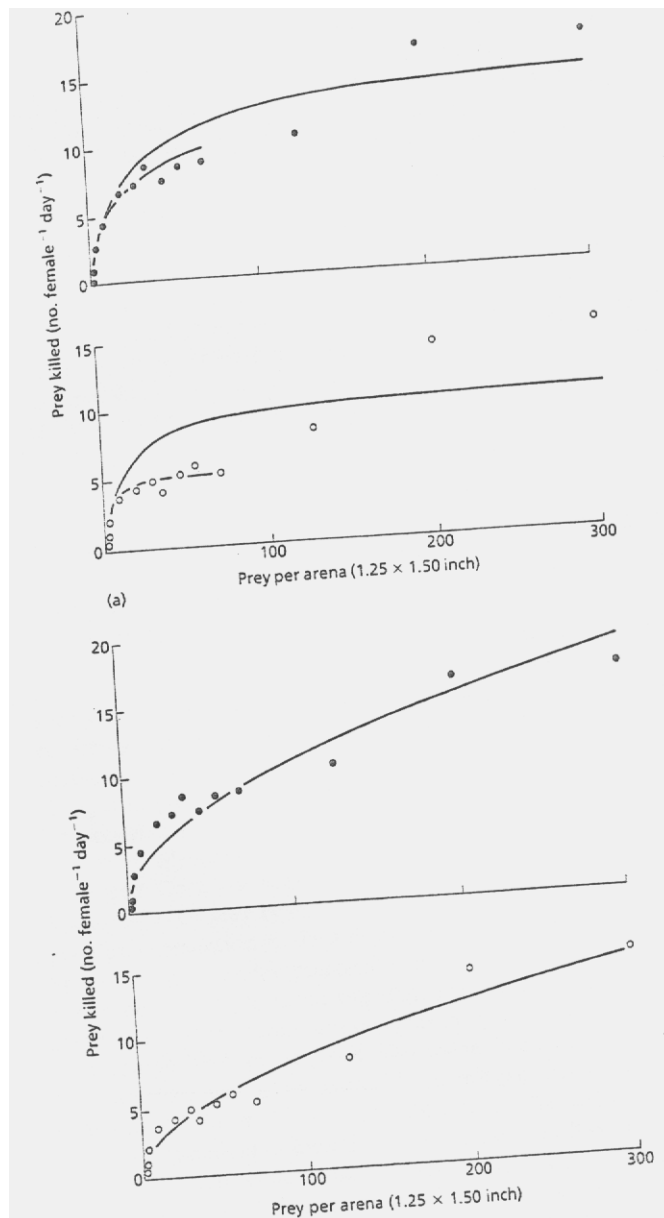
T. uricae در حضور تار تغذیه می‌کند.

شکارگر می‌تواند دفاع شکارهای قوی و یا ضعیف را درهم بشکند که واکنش تابعی با ریشه دوم

بر این اساس تغییر می‌کند. به عنوان مثال واکنش تابعی کنه‌های شکارگر نسبت به تغییرات تراکم

تخم‌های کنه‌های تارتن در شرایط وجود و عدم وجود تار به عنوان یک وسیله دفاعی تغییر می‌کند. این تارها توسط شکار تولید شده و میزان موفقیت آنرا در گرفتن شکار کاهش می‌دهند (Sabelis, 1985). در شرایط عدم وجود تار نوع واکنش تابعی به طور مشخصی از نوع ریشه دوم می‌باشد (Metz *et al.*, 1988). در حالی که با وجود تار به نظر می‌رسد که بیشتر به نوع واکنش Saturation نزدیک می‌باشد (شکل ۴).

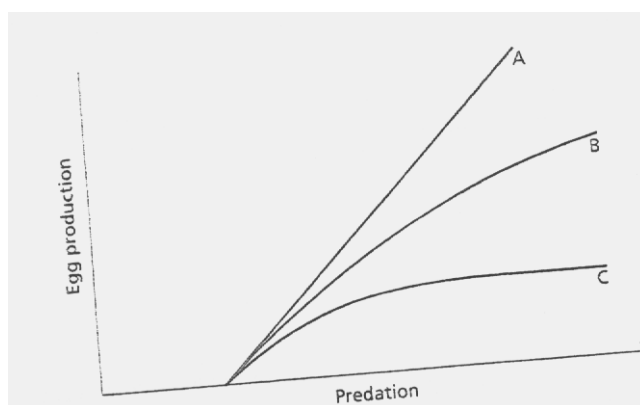
یکی دیگر از مثال‌های تغییرات قدرت شکارگر به شکار، اثر افزایش درجه حرارت در تغییر قدرت بندپایان شکارگر با سیستم درجه حرارت متغیر است که از شکارهای غیر متحرک استفاده می‌کنند. از مثال‌های بارز آن می‌توان به مطالعاتی که توسط Eggleston (۱۹۹۰) انجام شده و در رابطه با تغذیه کراب‌های آبی‌رنگ از صدف‌های جوان در درجه حرارت‌های کم، متوسط و بالا می‌باشد، اشاره کرد که بر نوع واکنش تابعی آنها و تغییر آن از حالت Saturation به حالت بدون مرز بالا مؤثر می‌باشد. دلایل متعددی برای شکل‌گیری نوع جدیدی از واکنش‌های تابعی که حدواسط بین حالت خطی نوع اول برای Filter-feeder و حالت Saturation نوع دوم که در اغلب بندپایان شکارگر دیده شده وجود دارد. این شکل واکنش تابعی که بدون حد بالایی بوده و شبیه تابع ریشه دوم تراکم شکار می‌باشد. در شرایطی که تراکم شکار خیلی کم باشد، قابل برآزش نیست (شکل ۵).



شکل ۴- واکنش تابعی دو گونه کنه *Phytoseiidae* (کنه‌های ماده *Amblyseius* و *Amblyseius largoensis*)

concordis به تغییرات تراکم کنه تارتن (پروتونمف *Tetranychus pacificus*) الف: بهترین برازش براساس

معادله دیسک هالینگ ب): بهترین برازش براساس معادله ریشه دوم تراکم شکار



شکل ۵- واکنش تابعی نوع اول، نوع دوم و حدواسط (نوع ریشه دوم)

جعبه ۱- مدل شکار وابسته به مرحله‌ای مارکوف

فرض شود سطح پر بودن دستگاه گوارش به عنوان شاخص مناسب و قابل اندازه‌گیری برای مرحله فعالیت شکارگر باشد. این مرحله توسط S نشان داده می‌شود که می‌تواند بین ۰ تا m یا حداکثر ظرفیت دستگاه گوارش در تغییر باشد. چنانچه روند تخلیه دستگاه گوارش با تابع $F(s)$ بیان شود که در آن $F(s) = -ds$ و d سرعت ثابت تخلیه دستگاه گوارش باشد. هضم مواد غذایی شکار به صورت پیوسته اتفاق افتاده و مقدار مواد دفعی به نسبت w زیاد می‌شود. در هر مرحله تغییرات حجم دستگاه گوارش برابر است با $m-s$ که این جهش‌ها در مقدار m نیاز به ورود مقداری غذا برای متعادل شدن دارد. در طی این مراحل مقدار مصرف مواد بیشتر از مقدار کل غذای قابل دریافت از هر شکار می‌باشد. چنانچه سرعت گرفتن شکار با $g(s)$ بیان گردد. این نسبت چنانچه ظرفیت دستگاه گوارش به S نزدیک شود بالا است و زمانی که S به صفر برسد به بالاترین حد خود می‌رسد. سپس با افزایش S مقدارش کاهش پیدا می‌کند. زمانی که $S < m$ باشد آنگاه $g(s)$ به مقدار صفر نزدیک می‌شود و این مقدار S بنام Capture threshold معرفی می‌شود. سرعت گرفتن شکار برای هر شکارچی برابر است با $g(s)D$ که در این رابطه D تراکم شکار است.

چنانچه تعداد زیادی شکارچی تصور شود که هر یک در نواحی جداگانه‌ای و با تراکم ثابتی از شکار عملیات جستجو را انجام می‌دهند. همچنین همه شکارچی‌ها عملیات جستجو را در سطح مشخصی از پر بودن دستگاه گوارش S آغاز نمایند. این مرحله از پر بودن دستگاه گوارش از نظر آماری برای افراد مختلف شکارچی متفاوت بوده باشد. چنانچه تراکم جمعیت را با P در نقطه $P(t,s)$ نشان دهیم و مجموع تمام $P(s, T)$ از 0 تا M پراکنده باشند و مقدار $P(s,t)$ در تمام نقاط خارج از این فضا صفر باشند. تغییرات در احتمال پراکنش در فضا به صورت زیر بیان می‌گردد:

$$\frac{\delta p(t, s)}{\delta t} = -\frac{\delta f(s)p(t, s)}{\delta s} - Dg(s)p(t, s) + Dg(s-w)p(t, s-w)$$

اولین مرحله از شروع جریان شکار با خالی بودن دستگاه گوارش آغاز می‌گردد. مراحل بعدی در جریان سطوح مختلف گرفتن و هضم شکار اتفاق می‌افتد و مراحل بعدی در سطوح مختلف پر بودن دستگاه گوارش S اتفاق می‌افتد. در مرحله‌ای که $S < w$ باشد آخرین پارامتر رابطه می‌بایست حذف گردد و در شرایطی که $s = m$ شکار در شرایط مرزی قرار داشته باشد از رابطه زیر برای توصیف آن شرایط استفاده می‌گردد:

$$-f(m)p(t, m) = \int_{m-w}^c Dg(s)p(t, s)ds$$

از طرف دیگر زمانی که تعداد شکارچی زیر حد مشخصی باشد، آنگاه هضم در سطح کمتر از m شروع می‌شود و مجموع تمام شکارچی‌ها به زیر حد ظرفیت دستگاه گوارش یا حد **Partial ingestion** رسیده است. از مرحله‌ای که تراکم شکار و تابع انتقالی f با زمان t تغییر نکند. احتمال پراکنش به مرحله ثابت رسیده که در این مرحله احتمال پراکنش با $P(s)$ نشان داده شده که در

بعضی از معادلات مساوی صفر قرار داده می‌شود. در شرایط تعادل احتمال توزیع پراکنش واکنش تابعی با استفاده از رابطه زیر بدست می‌آید.

$$f(D) = \int_0^c Dg(s)p(s)ds$$

این مدل بعدها توسط Curry و DeMichele (۱۹۷۷)، Taylor (۱۹۸۴)،

Sabelis (۱۹۸۶، ۱۹۸۵، ۱۹۸۱، ۱۹۹۰)، Metz و Batenburg و Metz (۱۹۸۵) و Metz و

همکاران (۱۹۸۸) تکمیل گردید.

روابط وابسته به انبوهی مثبت و اثرات آن بر واکنش تابعی

آنچه در قسمتهای قبل توضیح داده شده تنها در مراحل که تراکم بالاست کاربرد دارد. در بسیاری از سیستمهای شکار - شکارچی این موضوعات صادق نیست زیرا پراکنش شکار به صورت کپه‌ای بوده و در تراکم شکار در ناحیه هر کپه دارای ارزش ثابتی است. به عنوان مثال شته‌ها و کنه‌های تار عنکبوتی تمایل به تجمع تراکم در ناحیه‌های مشخصی دارند که تعدادشان در هر ناحیه مشخص بوده و به عنوان یک مشخصه عددی از هر گونه به گونه دیگر متفاوت می‌باشد و به ندرت تلاقی دارند. چنانچه شکارچی در چنین تجمعی ظاهر گردد و درون تجمع کپه‌ای شکار حرکت نماید. تجربه محلی آن موجب می‌گردد که تراکم بالای جمعیت شکار در مراحل متعدد و پشت سر هم عملیات شکار را انجام دهد. در نتیجه میزان شکار افزایش یافته و به بالاترین نقطه عطف منحنی واکنش تابعی می‌رسد. از طرف دیگر ممکن است تراکم جمعیت شکار در ناحیه وسیعی بسیار پایین باشد. به عنوان مثال تعدادی از محققین (Baars & Van Dijk, 1984; Lenski, 1984; Pearson & Knisely, 1985; Sota, 1985) که در رابطه با سوسک‌های زمینی تحقیق

می‌کردند به توانایی شکار بالای آنها در شرایط جمعیت پایین شکار و این که رشد و تولید مثل آنها در شرایط بحرانی و حاشیه‌ای امکان پذیر می‌باشد، اشاره نموده‌اند.

آیا رابطه شکار وابسته به انبوهی در کل دامنه تراکم شکار وجود دارد؟ Hassel و همکاران (۱۹۷۷) کشف کردند که در بعضی از بندپایان شکارچی با کاهش تراکم شکار میزان مرگ و میر افزایش می‌یابد، اما مکانیزم حذف شکار همچنان ادامه دارد. مشکلی که وجود دارد این است که از نظر آماری تشخیص ارتباط بین شکل منحنی پاسخ و مکانیزم اتفاقی شکار غیر ممکن است. برای بندپایان شکارچی احتمالات متعددی وجود دارد. اولین مکانیزم این است که محل وقوع نقطه عطف منحنی واکنش تابعی تغییر کند. یک روش برای این نوع مکانیزم تغییر سرعت متابولیسم در پاسخ به تغییرات ذخیره مواد غذایی می‌باشد. این مکانیزم منجر به بروز دو موج در شکل منحنی سیگموئیدی واکنش تابعی می‌گردد که بین احتمال وقوع آنها همبستگی وجود دارد. چنین حالتی در آزمایشات انجام شده بر روی عنکبوت‌ها (Foel, 1982) مشاهده شده است. کاهش و یا عدم وجود شکار ممکن است با کاهش فعالیت متابولیکی همراه با کاهش سطح تولید مثل و وقوع دیابوز همراه باشد. Danks (۱۹۸۷) وقوع چنین حالتی را در بالتوری‌ها، کفشدوزک‌ها، سوسک‌های کارابید و کنه‌های شکارچی بررسی نمود. بنابراین دلایل خوبی برای اثبات این فرضیه که تابع تراکم شکار در ارتباط با نسبت هضم مواد غذایی می‌باشد. افزایش جایگزینی مواد غذایی در دستگاه گوارش یکی دیگر از مکانیزم‌هایی است که باعث وقوع شکار وابسته به تراکم مثبت در دامنه تراکم پایین جمعیت شکار می‌شود. گروهی دیگر از مکانیزم‌ها بر روی این مسئله متمرکز هستند که سرعت گرفتن شکار $g(s)$ دارای همبستگی با میزان پر بودن دستگاه گوارش s می‌باشند. به هر حال چنین تغییراتی با ارزیابی تغییرات سرعت متابولیسم قابل اندازه‌گیری بوده و به طور کامل وابسته به این گروه نمی‌باشد. اگر چه تغییرات سرعت جستجو با روند مشخصی با تغییرات رفتار شکار به صورت وابسته به تراکم تغییر

می‌کند. چنانچه شکار جایگزین و ثانویه‌ای وجود داشته باشد، آنگاه سرعت گرفتن شکار براساس نوع رفتار شکار تغییر می‌کند. روش‌های تشخیص این تغییرات در حال توسعه می‌باشد. Cock (۱۹۷۸) انواع واکنشهای تابعی را نسبت به تراکم شکار و براساس رفتار شکار برآورد نمود. وی تخمین زد برای توصیف مدل شکارگری پیش‌بینی شکار در میان مخلوطی از انواع شکار که همراه هم وجود دارند، دو پارامتر لازم است. برآوردها نشان می‌دهد که سرعت جستجوی شکارگر به کل تراکم شکار یا نسبت ترکیب شکار و یا هر دو وابسته است. برای ارزیابی این مدل Sablies (۱۹۸۵، ۱۹۸۶)، از مدل وابسته به مرحله‌ای مارکوف استفاده نمود. از آنجا که این مدل براساس برآورد تغییرات پر بودن دستگاه گوارش و تغییرات آن همراه با تغییرات کل تراکم شکار بنا نهاده شده است، لازم است قبل از بکارگیری آن روشی برای تحلیل اثرات ترکیب نوع شکار بر ترجیح میزبانی شکارچی بدست آورد. کاربرد این روش برای مدل‌سازی کنه‌های شکارچی دارای محدودیت‌های زیادی است، بطوری که نشان داده شده است که ترجیح این شکارچی‌ها نسبت به مراحل مختلف کنه دو نقطه‌ای براساس تغییرات مراحل مختلف رشدی شکار که همراه هم وجود دارند، تغییر نمی‌کنند (Sabelis, 1986, 1990). اما تغییرات براساس نسبت جمعیت دو شکار آن از دو گونه مختلف کنه‌های گیاهی شامل کنه قرمز درختان میوه و کنه ساینده سیب بر ترجیح میزبانی این شکارچی‌ها مؤثر می‌باشد (Dicke et al., 1989). چنانچه ترجیح شکارچی با تغییرات ترکیب جمعیت شکار تغییر کند، آنگاه منحنی واکنش تابعی یک رابطه وابسته به انبوهی مثبت نشان می‌دهد. در نتیجه احتمالاً نتایج Hassel و همکارانش (۱۹۷۷) در رابطه به تخمین منحنی واکنش تابعی به صورت وابسته به تراکم مثبت صحیح می‌باشد. مکانیزم بوجود آورنده این اثرات در میان همه بندپایان شکارچی گسترش دارد. به هر حال ارزیابی واکنش تابعی در کل دامنه واقعی تراکم شکار، نوع ترکیب شکار و شرایط محیطی شکار لازم می‌باشد. براساس این تحقیقات روشن می‌شود که احتمالاً

منحنی واکنش تابعی دارای اشکال زیاد و پیچیده‌ای می‌باشد که از چهار نوع اصلی که توسط هالینگ توصیف شده‌است به مراتب بیشتر هستند.

رشد و تولید مثل

بندپایان شکارچی مواد غذایی هضم شده را برای رشد و تولیدمثل بکار می‌برند. چنانچه رشد متوقف شده و تولید مثل وجود نداشته باشد، آنگاه سرعت شکارگری (در نرها و ماده‌های مسن) کاهش می‌یابد. Beddington و همکاران (۱۹۷۶) مدل ساده‌ای برای نشان دادن محل مصرف انرژی در برطرف کردن نیازهای اصلی از جمله رشد و تولید تخم را ارائه کردند. نتایج نشان داد که رابطه خطی بین I, A, E, G و R که به ترتیب عبارتند از هضم، جذب غذا، دفع، رشد و تولید تخم می‌باشند و We که وزن تخم‌ها در هنگام تولد است به صورت زیر وجود دارد:

$$G = \alpha(A - B)$$

$$R = \gamma(A - \delta) / We$$

$$A = I - E$$

در این روابط رشد و تولید مثل با کاهش A به ترتیب به زیر سطح β و δ کاهش می‌یابد. در شرایط پایدار سرعت هضم با جذب از دستگاه گوارش ($A = d's$) و سرعت دفع ($E = d''s$) برابر است. بنابراین سرعت جذب از رابطه زیر قابل محاسبه است:

$$A = (d - d'')s = d's$$

سطح پایدار پر بودن دستگاه گوارش از طریق مدل مارکوف قابل محاسبه است. علاوه بر این معادله توصیفی $s = mFd$ که به صورت $m[1 - \exp(-\varepsilon D)]$ بیان می‌گردد، قابل استفاده می‌باشد. به این طریق مقدار عددی مصرف شکار را که از زمان کشته شدن شکار که بصورت غذا هضم، جذب استفاده می‌گردد، می‌توان محاسبه نمود. همانطور که در شکل ۱۰.۷ نشان داده شده است انواع مختلف ارتباط بین نسبت تخم‌گذاری و تراکم شکار وجود دارد. چنانچه اندازه‌گیری مقدار غذای فعال قابل استخراج از هر شکار امکان پذیر باشد، آنگاه رابطه بین تخم‌گذاری و هضم بصورت خطی پیش‌بینی می‌شود. چنانچه مقدار غذای قابل مصرف از هر شکار ثابت باشد، هضم و شکار نیز دارای ارتباط خطی هستند. از طرف دیگر چنانچه مقدار غذای قابل هضم شدن به ازای هر شکار با کاهش سرعت شکارگری کاهش یابد، نتایج منحنی به صورت نیمه‌خطی است.

شکل ۱۰.۷: نسبت تخم‌گذاری بندپایان شکارچی در ارتباط با سرعت شکارگری. A حالت خطی B

جالت نیمه خطی بدون نقطه عطف C حالت نیمه‌خطی با نقطه عطف. در هر سه شکل تراکم شکار

بر روی محور Xها بالاتر از صفر می‌باشد. در زیر حد مشخصی انرژی تنها برای فعالیت‌های اساسی

بندپایان شکارچی مصرف می‌شود. در بالاتر از این نقطه انرژی برای تولید تخم صرف می‌شود. باید به این نکته توجه داشت که چنانچه سرعت شکار یا هضم را بر روی محور X ها در نظر بگیریم، در آن صورت تنها بخشی از شکار مصرف شده برای تولید تخم بکار می‌رود. اگر بر روی محور Y ها به جای تولید تخم میزان رشد در نظر گرفته شود، آنگاه رابطه بصورت نیمه خطی با نقطه عطف می‌باشد.

رشد را می‌توان به دو مرحله شامل فاز تغذیه‌ای و فاز بدون تغذیه (به عنوان مثال مرحله تخم و مرحله پوست‌اندازی) تقسیم نمود. کل طول دوره فاز تغذیه به نسبت وزنی تخم به بالغ (We/Wa) وابسته است. این نسبت دارای تفاوت زیادی در میان بندپایان شکارچی می‌باشد. به عنوان مثال عقرب *Paruroctonus mesaensis* این نسبت به مقدار ۶۰-۸۰ بار در طول دوره رشد می‌رسد به طوری که از ۰/۰۳ در سن دوم تا ۲-۲/۵ (در بالغین رشد کرده) افزایش می‌یابد (Glen, 1973). در حالی که در کنه‌های شکارچی خانواده *Phytoseiidae* این نسبت زیر حد پنج برابر وزنی رشد می‌کند (Sabelis, 1986) و از ۰/۰۰۵ تا ۰/۰۲۶ میلی‌گرم از نظر وزنی می‌رسد.

نسبت وزنی تخم: بالغ ممکن است همیشه برای تاکسونها اختصاصی نباشد. به طوری که در سوسک‌های چوبخوار اسکولیتید و مگس‌های دروزوفیل مقدار آن در مرحله رشد کامل به مقدار غذای بدست آمده در طی مراحل رشد وابسته است که این موضوع خود میزان باروری ماده‌ها را تحت تأثیر قرار می‌دهد. نظیر چنین اثراتی به خوبی در پارازیتوئیدها (به عنوان مثال باروری پارازیتوئید وابسته است به اندازه میزبان) ملاحظه شده است. اما در بندپایان شکارچی کمتر مطالعه شده است. احتمالاً به این دلیل که بندپایان شکارچی به جیره غذایی متغیری نیاز داشته که موفقیت آنها در شکار انواع مراحل رشدی شکارهای موجود در جیره غذای‌شان اغلب همپوشانی نشان می‌دهد و این جیره غذایی قویاً توسط اندازه شکار تحت تأثیر قرار می‌گیرد. به هر حال شکارچی‌ها تا

حدودی می‌توانند کمبود مواد غذایی را با بالغ شدن در اندازه‌های کوچک‌تر جبران نمایند. به عنوان مثال در Hover flies که لاروهای آنها شکارچی شته‌ها بوده و حشرات بالغ آنها گرده‌خوار هستند، اندازه شفیره و باروری آنها شدیداً به مقدار غذای بدست آمده در مرحله لاروی وابسته است (Cornelius & Barlow, 1980).

مقدار تخمگذاری به طور ساده‌ای بوسیله سن خاصی که به آن وابسته است قابل بیان شدن نیست زیرا عوامل فیزیولوژیکی متفاوتی وجود دارد که این وابستگی ساده به مرحله سنی خاص را تحت تأثیر قرار می‌دهند. به عنوان مثال در کنه‌های شکارچی مربوط به خانواده Phytoseiidae باروری ظاهری بیشتر تمایل به ثبات دارد (برای گونه اختصاصی است) و الگوی اختصاصی سرعت تخمگذاری کمتر بوسیله دوره‌های حدواسط تحت تأثیر قرار می‌گیرد. این موضوع نشان می‌دهد که سرعت تخم‌گذاری تنها وابسته به سن نیست. رابطه قوی بین سرعت جذب غذا d^3 با نسبت تعداد تخم‌های تولید شده وجود دارد (Sabelis & Van der Meer, 1986). بنابراین d^3 وابسته به سن نبوده اما در مواردی در بعضی از اندازه‌گیری‌های سن فیزیولوژیکی به سیستم فیزیولوژیکی وابسته می‌باشد. سن فیزیولوژیکی نقش مهمی را در ارزیابی بندپایان شکارچی بازی می‌کند لذا می‌بایست برآورد گردد.

سرعت متابولیسم در بندپایان شکارچی به طور عمومی توسط درجه حرارت تنظیم می‌گردد. بنابراین شکار، هضم، رشد و تولید مثل بندپایان شکارچی همگی وابسته به حرارت عمل نموده و چنین روابطی در مورد لاروهای سنجاقک‌ها (Thompson, 1978)، کنه‌های شکارچی (Sabelis & Van der Meer, 1986) و کراب‌های آبی (Eggleston, 1990) مورد بررسی قرار گرفته است. در بعضی از موارد اثرات درجه حرارت ممکن است با ظرفیت‌های تنظیم حرارت که به مقدار زیادی وابسته به درجه ملانیزاسیون جلد است، تحت تأثیر قرار گیرد. تنظیم درجه حرارت در بعضی از

بندپایان شکارچی نظیر سوسک‌های ببری (Dreisig, 1981)، کفشدوزک‌ها (Brakefield, 1985; Stewart & Dixon, 1989) و مورچه‌ها که دارای استراتژی توسعه یافته تنظیم لانه می‌باشند (Holdobler & Wilson, 1990) دیده شده است.

نویسندگان متعددی به وجود رابطه منفی بین سرعت ذاتی رشد و اندازه بدن اشاره نموده‌اند. در هر حال Gaston (۱۹۸۸) اشاره می‌کند که این ارتباط در نتیجه استفاده از داده‌های مربوط به گونه‌های متعددی که در راسته‌ها و شاخه‌های مختلف قرار داشته و دارای اندازه‌های مختلفی بوده‌اند، حاصل گردیده است. وی داده‌های حاصل از نه راسته حشرات را تجزیه و تحلیل کرد و به وجود چنین رابطه منفی در میان آنها پی برد، اما هیچ ارتباطی بین راسته‌های مختلف در این خصوص وجود نداشت. این نتایج همچنین با استفاده از داده‌های حاصل از مطالعه عنکبوت‌های شکارچی، کنه‌ها نیز حاصل شده است (Helle & Sabelis, 19985). به عنوان مثال در کنه‌های شکارچی Phytoseid که دارای طول معادل ۰/۵ میلی متر هستند مقدار r_m از ۰/۰۷ تا ۰/۳۷ روز (در ۲۵ درجه سانتی‌گراد) متغیر است و بالاترین مقادیر مربوط به گونه‌های درشت‌تر است (به عنوان مثال Phytoseiulus). در کفشدوزک‌های جنس Stethorus که دارای طولی معادل ۱-۱/۵ میلی متر هستند حداکثر مقدار r_m حدود ۰/۱۵ روز در ۲۵ درجه سانتی‌گراد است.

هر کدام از ترکیباتی که مدل‌های واکنش عددی آنها در بالا توصیف گردید با اندازه بدن ارتباط معنی‌داری نشان می‌دهند، اما در این خصوص در منابع اطلاعات بسیار اندکی وجود دارد. Gilwicz (۱۹۹۰) نشان داد که سرعت عملیات هضم غذا با افزایش اندازه بدن زیادتر می‌شود و این افزایش بیشتر از افزایش سرعت تنفس می‌باشد. علاوه بر این تراکم غذا یا آستانه جذب که با یکدیگر مقدار انرژی در دسترس را مشخص می‌کنند و همچنان که در قسمت‌های قبلی توضیح داده شد مقدار رشد یا تولید مثل را مشخص می‌کنند در گونه‌های با اندازه بزرگ پایین‌تر از گونه‌های با اندازه

کوچک می‌باشد. Gilwicz (۱۹۹۰) به طور آشکاری این موضوع را در رابطه با هشت گونه کلادوسران اثبات نمود. حداقل آستانه غذایی در میان گونه‌های مورد بررسی در گونه‌های با اندازه بدن بزرگ‌تر دیده می‌شود، اما احتمال ریسک شکار در گونه‌های ماهی با اندازه بزرگ‌تر بیشتر است.

بقاء

بقاء شکارچی‌ها به مقدار غذای بدست آمده و توانایی آنها در فرار از دست دشمنان طبیعی شان وابسته است. Beddington و همکاران (۱۹۷۶) اثرات تراکم شکار را بر بقاء افراد جوان و رشد دامنه وسیعی از بندپایان شکارچی مورد بررسی قرار دادند. آنها به این نتیجه رسیدند که یک رابطه سیگموئیدی بین نسبت افراد باقیمانده‌ای که پوست اندازی نموده و به سن بعدی وارد می‌گردند با تراکم شکار وجود دارد. علاوه بر این یک رابطه ساده میان بقاء و زمان بین دو پوست‌اندازی وجود دارد. نظیر چنین نتایجی در رابطه با بندپایان شکارچی بالغ نیز وجود دارد. رابطه بین مرگ و میر بالغین و سن نیز اغلب دارای شکل سیگموئیدی می‌باشد. مطالعات انجام شده بر روی کنه‌های شکارچی نشان داد که متوسط طول دوره زندگی با کاهش تراکم شکار افزایش یافته و سپس در زیر حد آستانه تراکم شکار مجدداً به صورت پله‌کانی کاهش می‌یابد (Sabelis & Van der Meer, 1986). افزایش طول دوره زندگی با کاهش تراکم شکار در سوسک‌های کارابید نیز مشاهده شده است (Ernsting & Issacs, 1988). این مشخصات امکان برقراری یک مدل فیزیولوژیکی و مفید را برای مطالعه الگوی مرگ و میر بندپایان شکارچی بوجود می‌آورد. Sabelis و Van Deer Meer (۱۹۸۶) از تعداد تجمعی تخم‌های گذاشته شده در یک سن برای اندازه‌گیری سن فیزیولوژیکی کنه‌های شکارچی استفاده نمودند. نظیر چنین الگویی در رابطه با مقدار غذایی که از دیواره دستگاه گوارش عبور می‌کند یا وزن تعدادی از بندپایان همراه با توده تخم تولید شده وجود دارد.

فرار از دشمنان طبیعی شکارچی‌ها یکی دیگر از عوامل مهم در بقای شکارچی‌ها می‌باشد. تعدادی از بندپایان شکارچی دارای دامنه وسیعی از دشمنان طبیعی شامل تعدادی شکارچی اختصاصی هستند. به عنوان مثال Holldobler و Wilson (۱۹۹۰) در مطالعه که بر روی مورچه‌ها، Foelix (۱۹۸۲) بر روی عنکبوت‌ها، Thiele (۱۹۷۷) بر روی سوسک‌های زمینی، Hodek (۱۹۷۳) بر روی کفشدوزک‌ها، Pearson (۱۹۸۸) بر روی سوسک‌های ببری و Kerfoot و Sih (۱۹۸۷) بر روی بندپایان آبی انجام دادند. تنوع غنی از انواع استراتژی‌های دفاعی در مقابل هایپرپرداتورها در میان بندپایان شکارچی دیده می‌شود. در این مجموعه ما طبقه بندی انجام شده توسط Endler (۱۹۸۶) را دنبال می‌کنیم که فازهای مختلفی را در موفقیت پدیده شکارگری و روشهای دفاعی انجام شده توسط انواع شکارچی‌ها در مراحل مختلف رشد را شناسایی کرد.

بندپایان شکارچی از طرق همشکلی، بی‌حرکتی، مخفی شدن و هم‌رنگی تشخیص خود را توسط شکارچی‌هایشان مشکل می‌سازند. به عنوان مثال می‌توان به پدیده دیابوز در کویپوهای آب شیرین به عنوان روش دفاعی در مقابل شکار شدن (Hariston, 1987)، مهاجرت عمودی کک‌های آبی برای فرار از دست ماهی‌های شکارچی در ساعات روشنایی روز در حالی که فیتوپلانکتون‌ها در آن ناحیه کمیاب هستند، اشاره کرد (Ringelberg, 1991). غیر متحرک بودن و مخفی شدن شکارچی‌های نشسته - منتظر نظیر شیخک‌ها، عنکبوت‌های کراب، رندگی تجمعی سوسک‌های آبی Geranidae که باعث سردرگمی ماهی‌های شکارچی می‌شود، و دفاع گروهی کک‌های آبی روش‌هایی برای مقابله با دشمنان طبیعی هستند.

بندپایان شکارچی همچنین می‌توانند خود را از دیدگاه شکارچیان شان از طریق ماسک، گمراه کردن، اپوزوماتیسم، تلقیدهای مولرین و باتسین مخفی سازند. به عنوان مثال لاروهای مگس‌های سیرفید خود را از طریق الگوهای رنگی و شکلی مخفی می‌سازند. از جمله روش‌های دیگر می‌توان

که نقش مردن در کفشدوزک‌ها (Hodek, 1973) و عنکبوت‌ها (Foelix, 1982)، کفشدوزک دو نقطه‌ای که دارای چندشکلی از طریق تقلید باتسینی بوده و نسبت به نمونه‌های بک شکلی نظیر کفشدوزک‌های هفت نقطه خود را محافظت می‌کند، اشاره کرد. این گونه از مورچه‌های شکارچی و عنکبوت‌های Salticid و Clubionid تقلید می‌کند. بندپایان شکارچی نزدیک شدن شکارچیان را به خودشان از طریق جهش‌های ناگهانی مشکل می‌سازند. به عنوان مثال عنکبوت‌های جهنده و سوسک‌های ببری که توانایی جهش‌های زیاد دارد از نزدیک شده شکارچی‌ها به خودش با جهش‌های ناگهانی فرار می‌کنند.

بندپایان شکارچی ممکن است به کمک جلد سخت و خواص مقاومت مکانیکی آن از خود محافظت کنند. از جمله مثال‌های این گروه می‌توان به سوسک‌های کارابید (Thiele, 1977)، تولید رشته‌های مجکم ابریشمی توسط بالتوری‌ها برای محافظت لاروهای‌شان در مقابل مورچه‌ها (LaMunyon & Adams, 1987)، دندان‌های گردنی کک‌های آبی (Dodson, 1989) و گیره‌های شکمی گوشخیزک‌ها اشاره نمود. بعضی از بندپایان شکارچی ممکن است دارای سموم بی‌حس‌کننده و یا کشنده برای محافظت از خود باشند. از جمله می‌توان به سموم الکلوئیدی کفشدوزک‌ها اشاره نمود که برای محافظت آنها در مقابل پرنده‌گان مورد استفاده قرار می‌گیرد و یا به غدد سمی موجود در دم عقرب‌ها اشاره کرد (Blum, 1981. Pastels et al., 1983).

طبقه‌بندی اندلر به مواردی اشاره دارد که در آن شکارچی‌ها یکدیگر را از نزدیک شدن دشمنان طبیعی آگاه می‌سازند. Thiele (۱۹۷۷) و Spangle (۱۹۸۸) حدس زده‌اند که اعضای تیمپانال شنوایی و تولید صدا در سوسک‌های ببری به منظور آگاه‌سازی افراد هم‌گونه از خطر توسعه یافته‌اند که آنها را از دست خفاشان نجات می‌دهد. کشفیات انجام شده در رابطه با مورچه‌ها نشان داده که توسعه سیستم‌های ارتباطی و اعلان خطر به صورت فرمونی در مورچه‌ها زمانی فعال می‌گردند که

لانه در معرض حمله و خطر قرار گرفته باشند ولذا این روش نوعی استراتژی دفاعی در آنها می باشد (Holldobler & Wilson, 1990).

تئوری ارزش حاشیه‌ای (The Marginal Value Theorem[MVT]):

تئوری MVT یک از ابزارهای تحلیلی برای متناسب کردن نسبت هزینه به سود در مباحث رفتاری و تکاملی شکارگری می باشد. این تئوری همچنین مقدمه‌ای برای درک تئوری Optimal foraging می باشد.

براساس این تئوری میزان سود شکارگری $B(c)$ به صورت یک رابطه سیگموئیدی با تغییرات میزان هزینه C تغییر می کند و مناسب ترین نقطه تعادل بین سود و هزینه شکارگری (W) به صورت زیر توصیف می گردد:

$$W = B(c) / C$$

چنانچه شکارگری سطح خاصی از سود حاصل از شکار (C^*) را انتخاب کند که در آن نقطه بهترین تعادل بین هزینه و سود برقرار باشد. آنگاه این نقطه تعادل در جایی خواهد بود که معادله زیر برقرار باشد.

$$dW / dC = (dB / dC) \times (1 / C) - B / C^2$$

که این معادله را می توان به صورت زیر ساده نمود:

$$dB / Dc = B / C$$

شکل ۸- معادله برآزش هزینه به سود براساس تئوری ارزش حاشیه‌ای

چنانچه d^2B/dC^2 منفی باشد آنگاه C^* نیز منفی بوده و بنابراین در حداکثر مقدار تعادل می‌باشد. هر شکارچی در چنین شرایطی میزان هزینه C را تا نقطه dB/dC افزایش می‌دهد و به شکار ادامه می‌دهد که حداکثر سود را از شکارش کسب کند و سپس را برای بدست آوردن منافع بعدی برای بقاء خود به جستجو شکار بعدی ادامه می‌دهد.

تئوری چراگری متناسب (Optimal Foraging Theory):

بحث اصلی که مدل بر آن تکیه دارد این است که همه جانوران شکارچی در جستجوی شکار

موارد کلیدی زیر را در نظر می‌گیرند:

۱- در مکان‌هایی که برای اولین بار جستجو می‌گردند، چه نوع شکارهایی وجود دارد؟

۲- در هنگام ترک یک ناحیه توسط شکارچی آیا قبلاً جستجو برای یافتن شکار انجام شده و سپس

به ناحیه جدید حرکت می‌کند؟

پاسخ به این سئوالات همگی در این تئوری نهفته است که براساس آن شکارچی‌ها طوری عمل می‌کنند تا میزان انرژی خالص دریافتی آنها حداکثر گردد. عوامل مختلفی در تعیین سرعت و میزان انرژی جذب شده توسط یک شکارچی مؤثر هستند. این عوامل طوری عمل می‌کنند تا سود انرژی برای شکارچی حداکثر گردد.

عوامل اصلی

۱- زمان دستیابی (h):

هر نوع شکاری دارای زمان دستیابی ویژه خود است و آن مدت زمانی است که یک شکارچی برای دستیابی به شکارش صرف می‌کند. این زمان شامل زمان پیدا کردن، تسلیم کردن و مصرف شکار بوده و مدت زمانی که شکارچی در محل شکار حضور دارد زمان دستیابی نمی‌باشد.

۲- ارزش کالری بدست آمده (E):

هر نوع شکار دارای ارزش کالری خاص خود است و آن عبارتست از مقدار انرژی است که از یک شکار قابل دریافت است. مقدار این انرژی زمانی در حداکثر مقدار است که انرژی که شکارچی صرف کشتن، جویدن و هضم می‌کند در حداقل مقدار باشد.

۳- سودمندی شکار (P):

مقدار ارزش کالری بدست آمده در واحد زمان می‌باشد که بر حسب کالری در دقیقه و یا ژول بر ثانیه بیان می‌گردد و از عبارتست (E/h) می‌باشد. شکارچی‌ها به دنبال شکارهایی هستند که از سودمندی بالاتری برخوردار باشند. استراتژی انتخاب شکارهای با ارزش کاری بالا تنها همیشه انتخاب مناسب و موفقیت‌آمیز برای شکارچی نمی‌باشد. زیرا شکار ممکن است دارای زمان دستیابی طولانی باشد. بنابراین گاهی انتخاب شکارهای با حداقل زمان دستیابی حتی اگر ارزش کالری آنها

پایین تر باشد، موفقیت شکارچی را تضمین می‌کند. انتخاب شکارهای با اندازه متوسط اغلب اقتصادی‌ترین روش می‌باشد. زیرا ضمن تأمین بالاترین ارزش کالری دارای حداقل زمان دستیابی برای هر شکار است.

۴- شعاع فراوانی شکار (λ):

تراکم هر نوع شکار به طور مستقیم نسبتی از شعاع فراوانی در واحد سطح می‌باشد. به طور عمومی برای هر نوع شکار از رابطه زیر محاسبه می‌گردد:

$$\lambda_t = (\text{total \# encounter with prey}) / (\text{total search time})$$

شعاع فراوانی در انواع شکارهای مختلف بسیار دارای اهمیت است زیرا زمان جستجو را در رفتار چراگری شکارچی تحت تأثیر قرار می‌دهد.

۵- زمان جستجو (t):

مدت زمانی که توسط یک شکارچی برای پیدا کردن یک نوع شکار صرف می‌شود، براساس نوع شکار موجود در جیره غذایی متفاوت است. با افزایش تراکم شکار در یک ناحیه زمان جستجوی آن کاهش می‌یابد.

یک مدل ساده چراگری شکارچی

همان‌طور که قبلاً توضیح داده شد مدل چرای اپتیمم به صورتی عمل می‌کند که نسبت مقدار انرژی جذب شده یا $NCIR = E/T$ حداکثر گردد. چنانچه شکارچی از n نوع شکار مختلف تغذیه کند که هر کدام در تراکم‌های مختلف دارای شعاع فراوانی متفاوتی به صورت $(\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n)$ باشند. آنگاه مقدار ارزش کالری بدست آمده از شکار n نوع از آنها در t دقیقه جستجو از رابطه زیر برآورد می‌گردد:

$$E = \lambda_1 E_1 t + \lambda_2 E_2 t + \dots + \lambda_n E_n t$$

کل زمان شکارگری نیز براساس رابطه زیر محاسبه می شود:

$$T = t + \lambda_1 t h_1 + \lambda_2 t h_2 + \dots + \lambda_n t h_n$$

کل نسبت انرژی جذب شده در جیره غذایی به طریق زیر ارزیابی می گردد:

$$E/T = (\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2 + \dots + \lambda_n E_n) / (1 + \lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2 + \dots + \lambda_n h_n)$$

قوانین حاصل شده از تئوری چراگری متناسب:

سئوالی که در اینجا مطرح می گردد این است که در چه هنگامی شکار n+1 جیره مناسبی را

تشکیل می دهد اگر دارای n نوع شکار مختلف باشد؟

برای پاسخ دادن به این سئوال حالت ساده ای را در نظر بگیرید که جیره غذایی حاوی دو نوع

شکار (n=2) و $P_1 > P_2$ باشد:

در این صورت خواهیم داشت:

$$\lambda_1 E_1 / (1 + \lambda_1 h_1) < (\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2) / (1 + \lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2) \Leftrightarrow \lambda_1 E_1 / (1 + \lambda_1 h_1) < \lambda_2 E_2 / \lambda_2 h_2 ; (= E_2 / h_2 = P_2)$$

و به همین صورت می توان رابطه را برای n نوع شکار به صورت بیان کرد:

$$(\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2 + \dots + \lambda_n E_n) / (1 + \lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2 + \dots + \lambda_n h_n) < E_{n+1} / h_{n+1} = P_{n+1}$$

در واقع می توان گفت که شکار نوع n+1 می تواند در جیره غذایی مناسب قرار گیرد، اگر و فقط اگر

میزان سوددهی آن ($P_{n+1} = E_{n+1} / h_{n+1}$) بیشتر از کالری ذخیره شده در جیره غذایی بدون آن

باشد.

چنانچه یک جیره حاوی n نوع شکار باشد که براساس میزان سودمندی شان دسته بندی شده باشند،

آنگاه یک شکارگر باید:

- همیشه شکارها را به گونه‌ای انتخاب کند که سودآورترین شکارها در جیره غذایی وجود داشته باشند، به صورتی که حداکثر کالری مفید در اثر فعالیت شکارگری خود کسب نماید.
- شکارگری را با شکار سودآورترین شکارها آغاز نموده و به آن ادامه می‌دهد تا زمانی که سودآوری حاصل از آن به زیر حد کالری مصرف شده برای شکار آن تنزل پیدا کند. در چنین شرایطی ترکیب جیره غذایی تغییر می‌کند و به جیره بدون آن نوع شکار تغییر می‌کند.

کیفیت محیط و اثرات آن بر جیره مناسب شکارچی

تعداد مناسب انواع شکار در جیره غذایی یک شکارچی در محیط‌های مختلف متفاوت می‌باشد. به طوری که در محیط‌های فقیرتر تراکم شکار کمتر است، اما سودمندی و زمان دستیابی برای آن نوع شکار در همان مقدار باقی می‌ماند. بنابراین برای یک شکار مقدار λ تغییر می‌کند.

چنانچه مقدار λ افزایش یابد مقدار کالری بدست آمده چگونه تغییر می‌کند؟

- NCIR و به صورت کسری از λ تغییر می‌کند. برای پارامترهای مختلف جیره مقدار آن به صورت زیر تغییر می‌کند:

$$(\partial / \partial \lambda_i)(\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2 + \dots + \lambda_n E_n) / (1 + \lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2 + \dots + \lambda_n h_n) = [E_i(1 + \lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2 + \dots + \lambda_n h_n) - h_i(\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2 + \dots + \lambda_n E_n)] / (1 + \lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2 + \dots + \lambda_n h_n)^2$$

مقدار انرژی مثبت است اگر و تنها اگر:

$$E_i(1 + \lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2 + \dots + \lambda_n h_n) > h_i(\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2 + \dots + \lambda_n E_n)$$

و یا:

$$P_i = E_i / h_i > (\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2 + \dots + \lambda_n E_n) / (1 + \lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2 + \dots + \lambda_n h_n)$$

براساس این رابطه می‌توان نتیجه گرفت که:

- چنانچه فراوانی یک یا همه انواع شکارها در جیره افزایش یابد، مقدار انرژی ذخیره در جیره ترکیبی افزایش یافته و سودمندی جیره نیز زیاد می گردد.

- چنانچه شعاع فراوانی شکار افزایش یابد فعالیت چراگری شکارچی انتخابی تر و دامنه انواع شکار موجود در جیره کمتر شده و یا به عبارت دیگر شکارچی انتخابی تر (Selectivity) عمل می کند. بر همین اساس اگر تراکم شکار کاهش یابد، میزان انتخابی بودن شکارچی در هنگام شکار کاهش می یابد.

زمان تشخیص:

یک شکارچی نه تنها باید به دنبال شکار دارای پتانسیل انرژی مناسب بگردد، بلکه باید توانایی تشخیص آنرا نیز داشته باشد. این کار را با سیستم های حسی خود انجام می دهد. بنابراین کل زمان شکار را می توان به صورت زیر بیان کرد:

$$T=t+h+r$$

زمان تشخیص می تواند سودمندی نهایی را تحت تأثیر قرار دهد. به گونه ای که مقدار E/T برای سودآورترین شکار ممکن است با در نظر گرفتن زمان تشخیص T در بالاترین سطح باقی نماند. وارد نمودن زمان تشخیص به مدل:

$$T = t + h + r$$

$$T = t + t(\lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2 + \dots + \lambda_n h_n) + t(\lambda_1 r_1 + \lambda_2 r_2 + \dots + \lambda_n r_n)$$

علاوه بر این مقدار NCIR برای K مورد به صورت زیر برآورد می گردد:

$$E / T = (\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2 + \dots + \lambda_n E_n) / (1 + \lambda_1 (H_1 + R_1) + \lambda_2 (H_2 + R_2) + \dots + \lambda_n (h_k + r_k))$$

بنابراین سودمندی عمومی (Generalized profitability) به صورت زیر محاسبه می گردد:

$$GPK + 1 = Ek + 1 / (hk + 1 + rk + 1)$$

بنابراین شکار نوع $K+1$ می‌تواند در جیره غذایی قرار گیرد اگر $NCIr$ مربوط به نمونه K ام

کمتر از سودمندی عمومی نمونه $K+1$ ام باشد.

منابع:

- 1- Charnov, E. L. 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical population biology*.9: 129-136.
- 2- Kolmes, S.; K. Mitchell. And J. Ryan. 2004. Optimal foraging theory. Presented by A. Chakraborty. 20pp.
- 3- Sabelis, M. W. 1992. Predatory arthropods. In *Natural enemies: The population biology of predators, parasites and diseases*. Edited by: Micheal J. Crawely.