



وراثت مقاومت سفیدبالک گلخانه (Hemiptera: Aleyrodidae) *Trialeurodes vaporariorum* به

ایمیداکلوپرید و کلرپایریفوس

سید ابراهیم شفیعی^۱، محمد قدمیاری^۱ و هادی مصلی نژاد^۲

۱- گروه گیاهپزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه گیلان، رشت، ایران

✉ shafiei.e@yahoo.com

<https://orcid.org/0000-0001-6787-2346>

✉ mghadamyari@gmail.com

<https://orcid.org/0000-0001-8907-971X>

۲- موسسه تحقیقات گیاهپزشکی کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، تهران، ایران

✉ hmosalla@gmail.com

<https://orcid.org/0000-0002-3536-4977>

چکیده: وراثت مقاومت سفیدبالک گلخانه، (*Trialeurodes vaporariorum* Westwood (Hemiptera: Aleyrodidae)،

به دو ترکیب ایمیداکلوپرید و کلرپایریفوس مورد مطالعه قرار گرفت. در این پژوهش، از جمعیت فیلیستان ورامین (FL) به عنوان والد مقاوم و از جمعیت فردیس کرج (FR) به عنوان والد حساس استفاده شد. مقدار مقاومت جمعیت فیلیستان به ایمیداکلوپرید و کلرپایریفوس به ترتیب حدوداً ۱۳/۶۲ و ۱۴/۹۱ برابر بود. عدم وجود اختلاف معنی‌دار در LC50 کلرپایریفوس روی تلاقی‌های F1 $(R_{\sigma} \times S_{\sigma})$ و $F'1 (R_{\sigma} \times S_{\sigma})$ نشان داد که مقاومت *T. vaporariorum* از نوع اتوزومی (غیرجنسی) است. همچنین، میزان فاکتور غالبیت بیانگر این بود که مقاومت سفیدبالک گلخانه به کلرپایریفوس به شکل مغلوب ناقص به ارث می‌رسد. از طرف دیگر، با استفاده از منحنی غلظت-پاسخ مورد انتظار نسل F2 با نسل‌های حاصل از تلاقی، مشخص شد که تعداد ژن‌های دخیل در مقاومت *T. vaporariorum* به کلرپایریفوس بیش از یک ژن می‌باشد. داده‌های حاصل از زیست‌سنجی ایمیداکلوپرید نشان داد که مقاومت سفیدبالک گلخانه نسبت به این ترکیب از نوع اتوزومی است و به صورت غالب ناقص به ارث می‌رسد. همچنین، مقاومت سفیدبالک گلخانه به ایمیداکلوپرید نیز از نوع چند ژنی می‌باشد. با توجه به نتایج بدست آمده در این پژوهش، می‌توان با استفاده صحیح، به موقع، تناوبی و مخلوط حشره‌کش‌ها، مانع از گسترش سریع جمعیت‌های *T. vaporariorum* شد.

واژه‌های کلیدی: وراثت مقاومت، اتوزومی، مدیریت مقاومت، ایمیداکلوپرید، کلرپایریفوس

تاریخچه مقاله

دریافت: ۱۴۰۱/۰۹/۱۷

پذیرش: ۱۴۰۱/۱۱/۰۲

دبیر تخصصی: جهانگیر خواجه علی

Citation: Shafiei, S. E., Ghadamyari, M. & Mosallanejad, H. (2023) Inheritance of resistance to imidacloprid and chlorpyrifos in the greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Hemiptera: Aleyrodidae). *J. Entomol. Soc. Iran*, 42 (4), 255-264.

مقدمه

محصولات گلخانه‌ای همچون توت فرنگی، گوجه فرنگی، فلفل، خیار، کاهو و گل‌های شاخه بریده از اهمیت اقتصادی فراوانی برخوردار هستند. این محصولات توسط آفات مختلفی مورد حمله قرار می‌گیرند که سفیدبالک گلخانه (*Trialeurodes vaporariorum* Westwood (Hemiptera: Aleyrodidae)، یکی از مهم‌ترین آنها محسوب می‌شود (Cloyd, 2016). این آفت علاوه بر ایران در سایر نقاط دنیا نیز دیده می‌شود و لذا پراکنش جهانی دارد (Ullah & Lim, 2016). به دلیل نرخ تولید مثلی بالا، مستقر شدن در سطح زیرین برگ و طیف وسیع میزبانی، کنترل این آفت با آفت‌کش‌ها در هر مرحله‌ای از زندگی دشوار است (Erdogan et al., 2012). تعدادی از عواملی که می‌توانند به صورت همزمان در افزایش جمعیت سفیدبالک‌ها نقش داشته باشند، شامل مواردی از جمله میزبان‌های زمستان گذران، تراکم میزبان‌های تابستانه، میانگین دمای زمستان و بارندگی‌ها، جمعیت پایین دشمنان طبیعی و گسترش مقاومت ناشی از کاربرد بی‌رویه حشره‌کش‌های شیمیایی هستند (Prabhaker et al., 1985). در سال‌های اخیر به منظور کاهش خسارات ایجاد شده توسط این آفت، حجم زیادی از حشره‌کش‌ها استفاده شده است، که نتیجه آن، ایجاد مقاومت در جمعیت‌های این آفت نسبت به گروه‌های مختلف حشره‌کش‌ها، می‌باشد (Karatolos et al., 2014; Ovčarenko, 2010). کلرپایریفوس (Chlorpyrifos) (دورسبان) (Dursban) و ایمیداکلوپرید (Imidacloprid) (کنفیدور) (Confidor) حشره-کش‌هایی هستند که در ایران به صورت وسیعی برای کنترل این آفت استفاده می‌شوند، که اخیراً مقاومت برخی از جمعیت‌های ایرانی *T. vaporariorum* نسبت به آنها اثبات شده است (Shafiei et al., 2023).

در حال حاضر گسترش مقاومت آفات نسبت به آفت‌کش‌ها تبدیل به یک نگرانی جهانی شده است (Sparks et al., 2021). طبق آخرین گزارش‌های ارائه شده، *T. vaporariorum* تا کنون به ۲۸ ترکیب مختلف مقاومت نشان داده است (پایگاه داده مقاومت بندپایان به آفت‌کش‌ها <https://www.pesticideresistance.org>). ویژگی‌های ذاتی سفیدبالک گلخانه مانند زادآوری بالا، چرخه زندگی کوتاه و توانایی تولید مثل به صورت بکرزایی، در کنار عواملی همچون کاربرد بی‌رویه سموم کشاورزی باعث گسترش مقاومت این حشره نسبت به حشره‌کش‌های مختلف شده است (Havron et al. 1987).

Corresponding author: Mohammad Ghadamyari (E-mail: mghadamyari@gmail.com)



© 2023 by Author(s), Published by the Entomological Society of Iran

This Work is Licensed under Creative Commons Attribution-Non Commercial 4.0 International Public License.

McKenzie, 2015; Sparks & Nauen, 1998; Denholm *et al.*, 1998). آگاهی بیشتر از پدیده مقاومت، می‌تواند ابزار مهمی در راهکار مدیریت آفات باشد (McKenzie, 1987 & Roush). یکی از مواردی که می‌تواند به افزایش دانش ما در رابطه با مقاومت آفات به آفت‌کش‌ها کمک کند، مطالعات وراثت مقاومت می‌باشد. اطلاعات به دست آمده در این زمینه می‌تواند تشخیص، پیش، مدل‌سازی و مدیریت مقاومت را بهبود بخشد (Liang *et al.*, 1986; Georghiou & Taylor, 2008; Van Leeuwen *et al.*, 2003). پژوهش‌های متعدد ثابت کرده‌اند که شیوه وراثت مقاومت در آفات روی نرخ مقاومت، چگونگی گسترش و پخش آن در مزرعه تاثیر دارد (Bolzan *et al.*, 2019). به عنوان مثال، برخی از راهکارهای مدیریتی زمانی موثر هستند که مقاومت به عنوان یک صفت مغلوب به ارث رسیده باشد (Basit *et al.*, 2011). مطالعات انجام شده نشان می‌دهد در گونه‌های مقاوم، ژن یا ژن‌های مسئول مقاومت وجود دارد و در جمعیت‌های حساس، عدم بروز مقاومت یا کندی پیشرفت آن ممکن است به پائین بودن، کمیاب بودن و یا عدم وجود چنین ژن‌هایی مربوط باشد. تنوع زیادی در مورد شیوه توارث مقاومت وجود دارد. مقاومت به آفت‌کش‌ها که توسط جهش در مکان هدف به وجود می‌آیند ممکن است در غالب یا مغلوب بودن مقاومت متفاوت باشند (Bourguet & Raymond, 1998). بدین معنی که آلل‌های مقاومت در یک حشره ممکن است برای یک آفت‌کش به صورت غالب و برای آفت‌کش دیگر به صورت مغلوب بروز کنند. همچنین پژوهش‌گران معتقدند غالبیت آلل مقاوم ممکن است تحت تاثیر شرایط محیطی و ژنتیکی قرار گیرد (Bourguet *et al.*, 2000).

علاوه بر غالب یا مغلوب بودن مقاومت، تعداد ژن‌های درگیر برای مدیریت مقاومت در مزرعه نیز اهمیت دارد. نشان داده شده است که احتمال گسترش مقاومت تک ژنی نسبت به چند ژنی بیشتر است. اگر فردی با چند ژن مقاوم به جمعیتی حساس مهاجرت کند، در صورتی که تعداد نسل‌های زیادی از جمعیت تیمار شده باشد، آلل‌های مقاومت ممکن است به وسیله‌ی هیبریداسیون رقیق شوند. از طرف دیگر، زمانی که مقاومت تک‌ژنی در یک جمعیت حساس به‌وسیله‌ی مهاجرت بروز کند، حتی اگر تعداد نسل زیادی هم تحت تیمار نبوده باشد، احتمال تثبیت آن در جمعیت وجود دارد (Roush & McKenzie, 1987). قبل از کاربرد یک ترکیب شیمیایی جدید در برنامه کنترل یک آفت، ژن‌های درگیر در مقاومت معمولاً با فراوانی نسبی پایین در جمعیت وجود دارند (Chaccour *et al.*, 2013). اما عواملی شامل غالبیت آلل‌های مقاومت، تعداد ژن‌های درگیر، فراوانی اولیه ژن‌های مقاومت، تنوع ژنتیکی جمعیت، سازگاری نسبی موجودات مقاوم، پایداری عامل ژنتیکی و امکان نو ترکیبی در تعیین اثر عوامل ملوکولی در مقاومت نقش بسزایی دارند (Roush & McKenzie, 1987). در سال‌های گذشته کنترل سفیدبالک‌ها مخصوصاً در گلخانه‌ها با مشکل مواجه شده است، یکی از دلایل عدم موفقیت در کنترل این آفت، مقاومت به برخی از حشره‌کش‌های رایج می‌باشد. از طرفی، دانش و فهم مبنای ژنتیکی و توارث مقاومت به حشره‌کش‌ها، برای مدیریت و کاربرد راهکارهای مبارزه با تکامل و توسعه مقاومت آفات مفید است. همچنین تعداد ژن‌های دخیل در مقاومت و صفات غالب بودن آن‌ها نسبت مستقیمی روی سرعت تکامل مقاومت دارند (Tabashnik, 1991; Denholm & Rowland, 1992). بنابراین پژوهش حاضر سعی بر این دارد که شیوه توارث مقاومت سفیدبالک گلخانه به ایمیداکلوپرید و کلرپایریفوس، که از آفت‌کش‌های پرمصرف در کشور می‌باشد را مورد بررسی قرار دهد.

مواد و روش‌ها

جمع‌آوری و پرورش حشرات. سویه‌های حساس (FR) و مقاوم (*T. vaporariorum* (FL)) به ترتیب از گیاه زینتی مریم گلی *Salvia splendens* واقع در منطقه فردیس کرج و گلخانه تجاری موجود در فیلستان ورامین جمع‌آوری گردید. حشرات جمع‌آوری شده در گلخانه‌ای با میانگین دمای 25 ± 2 (درجه سلسیوس، رطوبت نسبی 70 ± 10) درصد و ۱۶ ساعت روشنایی در شبانه روز روی گیاه گوجه فرنگی *Solanum lycopersicum* پرورش داده شدند (Wang *et al.*, 2003).

هم‌سن‌سازی. به منظور هم‌سن‌سازی، حشرات کامل با استفاده از اسپیراتور روی گیاه گوجه فرنگی منتقل و به مدت ۲۴ ساعت اجازه تخم‌گذاری داده شد. سپس، حشرات کامل با استفاده از اسپیراتور جمع‌آوری شدند. گیاهان آلوده به سفید بالک در دمای 25 ± 2 درجه سلسیوس، رطوبت نسبی 70 ± 10 درصد و دوره نوری ۱۶:۸ (تاریکی:روشنایی) ساعت تا زمان ظهور حشرات هم‌سن نگه‌داری شدند (Choi *et al.*, 2003).

زیست‌سنجی. زیست‌سنجی‌ها با ایمیداکلوپرید و کلرپایریفوس (از فرمولاسیون‌های تجاری موجود در بازار) انجام شد که شامل آزمون‌های مقدماتی و نهایی بود. برای انجام این آزمایش، از روش غوطه‌وری برگ استفاده شد. دیسک‌های برگی (۵/۵ سانتی‌متر قطر) در غلظت‌های مختلف هر یک از ترکیبات مورد نظر به مدت ۲۰ ثانیه غوطه‌ور شدند. برای تیمار شاهد از آب مقطر استفاده شد. بعد از غوطه‌وری، برگ‌ها در دمای اتاق خشک شده، سپس روی یک لایه نازک از ژل آگار (۱۵ گرم در لیتر) درون تشتک‌های پتری (۶ سانتی‌متر) گذاشته شد. ۲۰ عدد حشره بالغ هم‌سن با کمک اسپیراتور داخل تشتک‌های پتری رهاسازی گردید. سپس درب تشتک‌های پتری (دارای سوراخی به قطر ۲/۵ سانتی‌متر پوشانده شده با توری) با کمک پارافیلیم بسته شدند. نمونه‌ها در شرایط آزمایشگاهی با شرایط دمایی 25 ± 1 درجه سلسیوس، رطوبت نسبی 70 ± 10 درصد و دوره نوری ۱۶:۸ ساعت (تاریکی:روشنایی) نگهداری شدند. میزان تلفات ناشی از ایمیداکلوپرید و کلرپایریفوس به ترتیب پس از ۲۴ و ۴۸ ساعت ثبت شدند. لازم به ذکر است حشراتی به‌عنوان مرده در نظر گرفته شدند که پس از تماس با قلم مو هیچ گونه حرکتی از خود نشان ندادند. این آزمون حداقل با پنج غلظت برای هر ترکیب و با شش تکرار برای هر تیمار انجام گرفت. در تیمار شاهد نیز فقط از آب مقطر استفاده شد (Alon *et al.*, 2008). کلرپایریفوس (۴۰٪ EC) و ایمیداکلوپرید (۳۵٪ SC) از شرکت آریا شیمی تهیه شدند.

بررسی شیوه توارث مقاومت با تلاقی جمعیت حساس و مقاوم. بعد از اثبات مقاومت با کمک نتایج آزمون سمیت، دو جمعیت حساس (کرج) و مقاوم (فیلستان) به حشره‌کش‌های کلرپایریفوس و ایمیداکلوپرید با هم تلاقی داده شدند. پرورش در دمای 25 ± 1 درجه سلسیوس و در دوره‌ی نوری ۱۶ ساعت روشنایی و ۸ ساعت تاریکی انجام گرفت. سفیدبالک گلخانه هاپلودیپلوئید است، نه‌را از تخم‌های تلقیح نشده (هاپلوئید) و ماده‌ها از تخم‌های تلقیح شده (دیپلوئید) بوجود می‌آیند. ماده‌های باکره فقط نتاج نر تولید می‌کنند و ماده‌های جفت‌گیری کرده می‌توانند هر دو جنس نر و ماده را تولید کنند (Schrader, 1926). از

آنجایی که ماده‌های سفیدبالک بلافاصله بعد از ظهور اقدام به جفت‌گیری می‌کنند، مطابق روش Horowitz et al. (2003)، در مرحله شفیگیری تعیین جنسیت شدند، سپس بوسیله سوزن ته گرد، هر شفیره به صورت جداگانه در چاهک‌های جداگانه میکروپلیت ۹۶ تایی محبوس شد، و پلیت با یک صفحه سلفون (Cellophane) پوشانده شد. دو الی سه روز بعد از این که حشرات کامل ظاهر شدند، با استفاده از بینوکولار ماده‌ها (باکره) شناسایی شد و این حشرات با نرهای دیگر تلاقی‌ها، داخل قفس‌های حاوی گیاهان گوجه فرنگی منتقل شدند. پس از ۵ الی ۶ روز، زمانی که جفت‌گیری و تخم‌ریزی ماده‌ها انجام شد، حشرات بالغ از قفس‌های پرورش حذف شدند، و به نسل $F_1 (R_{\delta} \times S_{\varphi})$ و $F_1 (R_{\varphi} \times S_{\delta})$ اجازه داده شد تا به مرحله بلوغ برسند که در آزمایش‌های بعدی استفاده شوند. از آنجایی که نرهای *T. vaporariorum* هاپلوئید هستند و ژن‌های مقاوم را از مادر خود به ارث می‌برند، فقط از نتاج ماده در زیست‌سنجی استفاده شد (Omer et al., 1995). برای تعیین مدل توارث مقاومت تک ژنی یا چند ژنی مقاومت در گونه‌های هاپلو دیپلوئید، از تجزیه و تحلیل داده‌های مرگ و میر ماده‌های F_2 استفاده می‌شود (Van Pottelberge et al., 2009). بنابراین، نسل F_2 ، با جفت‌گیری بین ماده‌ها و نرهای حاصل از نسل F_1 بوجود آمد و نتاج ماده بدست آمده در آزمون‌های زیست‌سنجی استفاده شدند. تلاقی معکوس این آزمون با استفاده از تلاقی بین $R_{\delta} \times S_{\varphi}$ و $R_{\varphi} \times S_{\delta}$ و تلاقی برگشتی $(BC)(Reciprocal backcross)$ بین $F_1 \varphi \times R_{\delta}$ انجام شد (Omer et al., 1995). به‌طور کلی برای هر تلاقی، ۲۰۰ الی ۲۵۰ شفیره ماده و ۴۵۰ شفیره نر استفاده گردید. پس از جفت‌گیری حشرات ماده F_1 با نرهای مقاوم، نسل حاصل برای انجام آزمایش‌های تلاقی معکوس استفاده شد. نتاج بدست آمده حاصل از تلاقی، تحت آزمایش‌های زیست‌سنجی قرار گرفت. با استفاده از نتایج زیست‌سنجی روی نتاج ماده حاصل از تلاقی، مواردی مانند پلی‌ژنیک یا مونوژنیک بودن، وابستگی یا عدم وابستگی به جنسیت بررسی شد.

یکی از فرمول‌هایی که برای محاسبه درجه غالب بودن مقاومت بکار می‌رود، فرمول فالكونر است (Stone, 1968).

$$D = (2X_b - X_a - X_c) / (X_a - X_c)$$

در این فرمول D درجه غالب بودن را بیان می‌کند و X_a ، X_b و X_c به ترتیب بیانگر لگاریتم بر مبنای ۱۰ LC_{50} ($=\log_{10}$) سویه مقاوم، نتاج F_1 ، و سویه حساس است (Stone, 1968). در این فرمول اگر عدد بدست آمده ۱- باشد نشان دهنده این است که مقاومت کاملاً مغلوب است و اگر عدد بدست آمده ۱+ باشد مقاومت به طور کامل غالب است. فالكونر در بعضی از محاسبات خود از مقیاس ریاضی استفاده کرده است، زیرا این مقیاس یک توزیع نرمال از مقادیر فنوتیپی را نشان می‌دهد. این توزیع معمولاً برای تحمل جانوران به ترکیبات شیمیایی زمانی به دست می‌آید که دزها بر پایه لگاریتم آن‌ها بیان شده باشند. بنابراین اگر در فرمول بالا مقدار لگاریتم LD_{50} برای افراد هموزیگوت مقاوم (R)، افراد هموزیگوت حساس (S) و افراد هتروزیگوت (RS) به ترتیب X_1 ، X_2 و X_3 جایگزین شود، می‌تواند برای ژنتیک مقاومت شیمیایی استفاده شود.

وقتی $D = -1$ باشد به معنای این است که مقاومت به صورت کاملاً مغلوب، اگر $-1 < D < 0$ باشد نشان دهنده مغلوب ناقص، اگر $0 < D < 1$ باشد نشان دهنده غالب ناقص، و اگر $D = 1$ باشد نشان دهنده غالبیت کامل است. چنین مقادیر مثبت و منفی به طور متقارن در یک مقیاس لگاریتمی در حدود نقطه صفر پراکنده-اند، جایی که در آنجا نه غالب و نه مغلوب وجود دارد ($D=0$). بدین ترتیب، غالب (یا مغلوب) زمانی رخ می‌دهد که مقاومت نسبی هتروزیگوت بزرگتر (یا کوچکتر) از جذر مقاومت نسبی هموزیگوت مقاوم باشد (Stone, 1968).

تجزیه و تحلیل داده‌های دز-پاسخ نسل F_2 در گونه‌های هاپلو دیپلوئید، برای این که آیا پاسخ‌ها با مدل وراثت تک ژنه اصلی مطابقت دارند یا خیر، انجام می‌شوند (Van Pottelberge et al., 2009). بدین منظور از فرمول زیر استفاده گردید (Georghiou 1969).

در فرمول بالا، C بیانگر مرگ و میر مورد انتظار در غلظت مشخص و W بیانگر مرگ و میر مشاهده شده والدین در غلظت مورد نظر است. سپس آزمون کای اسکوئر با استفاده از مرگ و میر مشاهده شده و مورد انتظار تلاقی‌های برگشتی، انجام شد (Sokal & Rohlf, 1981).

$$a^2 = (F_1 - pn)^2 / pqn$$

در معادله بالا، F_1 بیانگر مرگ و میر مشاهده شده تلاقی برگشتی در غلظت مورد نظر، p بیانگر نسبت مرگ و میر مورد انتظار، n تعداد نتاج تیمار شده با غلظت مشخص و q برابر است با $1-p$.

اگر بین مقدار χ^2 مرگ و میر مورد انتظار و مشاهده شده اختلاف معنی‌داری وجود نداشته باشد مقاومت از نوع مونوژنیک و اگر اختلاف معنی‌دار باشد مقاومت از نوع پلی‌ژنیک خواهد بود (He et al., 2009).

تجزیه و تحلیل داده‌ها. تجزیه و تحلیل داده‌های مرگ‌ومیر آزمون زیست‌سنجی با نرم افزار POLO-PLUS انجام شد (Leora Software, 1987).

نتایج و بحث

زیست‌سنجی کلرپایرفوس و ایمیداکلوپرید روی والدین و نتاج حاصل از تلاقی. نتایج آزمون زیست‌سنجی ایمیداکلوپرید و کلرپایرفوس روی *T. vaporariorum* نشان داد که میزان مقاومت به این دو ترکیب در جمعیت فیلستان به ترتیب ۱۴/۹۱ و ۱۳/۶۲ برابر جمعیت فردیس می‌باشد. در جدول ۱، خلاصه‌ای از پاسخ سویه‌های والد و سویه‌های حاصل از تلاقی نمایش داده شده است.

جدول ۱. پاسخ جمعیت‌های *T. vaporariorum* نسبت به کلرپایریفوس و ایمیداکلوپریدTable 1. Responses of *T. vaporariorum* strains to chlorpyrifos and imidacloprid

Insecticide	Population	LC ₅₀ (mg/l) (95%CL) ^a	Slope ± SE	X ² (df)	RR ^b (mg/l) (95%CL)
Chlorpyrifos	Fardis	516.44 (432.66 - 601.55)	2.03±0.22	12.82 (18)	1
	Filestan	7700.77 (7145.61 - 8348.95)	4.08±0.45	7.59 (18)	14.91 (12.44 - 17.86)*
	F1	1013.04 (786.77 - 1289.11)	1.75±0.19	28.85 (18)	1.96 (1.54 - 2.49)*
	F'2	2115.5 (1594.35 - 2844.75)	1.47±0.16	28.23 (18)	4.09 (3.13 - 5.34)*
	F2	4048.17 (331.46 - 5061.24)	1.56±0.18	15.35 (18)	7.83 (6.02 - 10.2)*
	F'1	1165.61 (830.70 - 1634.03)	1.67±0.24	18.39 (13)	2.24 (1.67 - 3.01)*
	BC1	2550.11 (2013.55 - 3193.2)	1.65±0.14	34.06 (18)	4.93 (3.94 - 6.18)*
	BC2	2151.47 (1810.86 - 2525.94)	2.83±0.24	9.8 (13)	4.16 (3.29 - 5.26)*
Imidacloprid	Fardis	36.08 (31.93 - 41.02)	2.62±0.24	11.66 (18)	1
	Filestan	491.57 (395.75 - 615.08)	1.42±0.15	9.92 (18)	13.62 (10.57 - 17.54)*
	F1	216.4 (163.04 - 310.75)	2.02±0.19	64.81 (18)	7.32 (6.09 - 8.8)*
	F'2	172.47 (125.59 - 239.61)	1.64±0.24	15.96 (13)	5.83 (4.43 - 4.68)*
	F2	261.81 (201 - 357.42)	1.96±0.19	53 (18)	8.58 (7.37 - 10.64)*
	F'1	146.08 (110.32 - 192.07)	1.9±0.2	41.02 (18)	4.94 (4.06 - 6.01)*
	BC1	147.58 (114.74 - 188.77)	1.91±0.23	25.59 (18)	4.99 (4.01 - 6.21)*
	BC2	131.61 (99.81 - 170.02)	2.05±0.24	31.94 (18)	4.45 (3.61 - 5.49)*

a: Confidence interval at 95%

a: محدوده اطمینان ۹۵٪

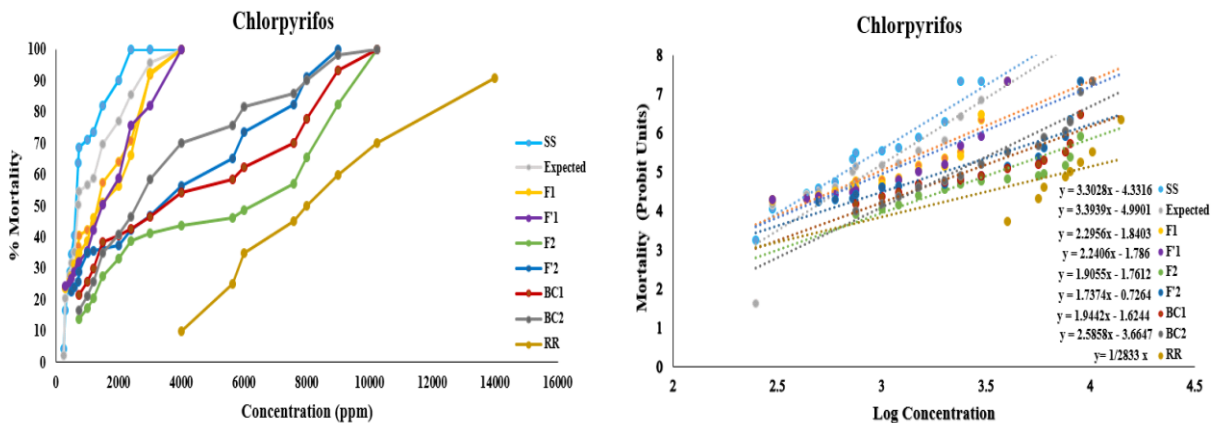
b: Resistance Ratio (RR) = LC₅₀ of any population/LC₅₀ of fardis (FR)b: نسبت مقاومت = LC₅₀ هر یک از جمعیت‌ها / LC₅₀ والد حساس

* Statistically significant [95% level]

* تفاوت معنی‌دار LC₅₀ جمعیت حساس با LC₅₀ جمعیت مقاوم در محدوده ۹۵٪

میزان مقاومت نسبی به دست آمده با ترکیب کلرپایریفوس، در نتایج $(R_{\sigma} \times S_{\sigma}) F_1$ ، $(R_{\sigma} \times S_{\sigma}) F_1$ ، $(R_{\sigma} \times S_{\sigma}) F_2$ ، $(R_{\sigma} \times S_{\sigma}) F_2$ ، $(R_{\sigma} \times S_{\sigma}) F_2$ ، $(R_{\sigma} \times S_{\sigma}) F_2$ و $(F_1 \sigma \times R_{\sigma}) BC_2$ به ترتیب ۱/۹۶، ۲/۰۶، ۷/۸۳، ۴/۰۹، ۴/۹۳ و ۴/۱۶ برابر جمعیت فردیس (والد حساس) بود. همچنین، میزان مقاومت حاصل از زیست‌سنجی ایمیداکلوپرید در جمعیت‌های فیلستان، F_1 ، F_2 ، F_2 ، F_2 ، F_2 و BC_2 به ترتیب ۱۳/۶۲، ۷/۳۲، ۴/۹۴، ۸/۵۸، ۵/۸۳، ۴/۹۹، ۴/۴۵ برابر جمعیت فردیس بود.

شیوه توارث مقاومت سفیدبالک گلخانه‌ای به کلرپایریفوس و ایمیداکلوپرید. نسبت مقاومت به کلرپایریفوس جمعیت F_1 (۲/۴۹ - ۱/۵۴) و F_1 (۳/۰۱ - ۱/۶۷) از لحاظ آماری تفاوت معنی‌داری با هم نداشتند. عدم وجود اختلاف معنی‌دار بین این دو جمعیت بیانگر این موضوع است که مقاومت *T. vaporariorum* از نوع اتوزومی (Autosomal) (غیرجنسی) است و هیچ اثر مادری یا اثرات جنسی در این مقاومت دخالت ندارد. LC₅₀ مشاهده شده در نسل F_1 ، در مقایسه با مقادیر LC₅₀ والدین، بیشتر نزدیک به والد حساس بود (جدول ۱ و شکل ۱). نسبت LC₅₀ جمعیت F_2 (۳/۳۴ - ۳/۱۳) تقریباً دو برابر کمتر از نسبت LC₅₀ جمعیت F_2 (۱۰/۰۲ - ۶/۰۲) بود. از طرف دیگر، جمعیت F_2 پس از جمعیت والد مقاوم، بیشترین نسبت مقاومت (6.02 - 10.2) را داشت. نسبت مقاومت جمعیت BC_1 (۳/۹۴ - ۶/۱۸) و BC_2 (۳/۲۹ - ۵/۲۶) تقریباً یکسان بودند، و از لحاظ آماری اختلاف معناداری با هم نداشتند. درجه غالبیت مقاومت نتایج F_1 مطابق فرمول استون محاسبه شد (Stone, 1968). بر اساس میزان LC₅₀ به دست آمده، فاکتور غالبیت در جمعیت F_1 و F_1 به ترتیب معادل ۰/۴۷ - بود، با توجه به فرمول غالبیت این اعداد در محدوده $-1 < D < 0$ قرار می‌گیرند که نشان می‌دهد مقاومت سفیدبالک گلخانه به کلرپایریفوس به شکل مغلوب ناقص است (جدول ۲).



شکل ۱ - منحنی غلظت - پاسخ کلرپایریفوس در جمعیت‌های حساس، مقاوم، مورد انتظار (Expected) و نتایج حاصل از تلاقی $(F_1, F_2, F_2, F_2, F_2, BC_1, BC_2)$

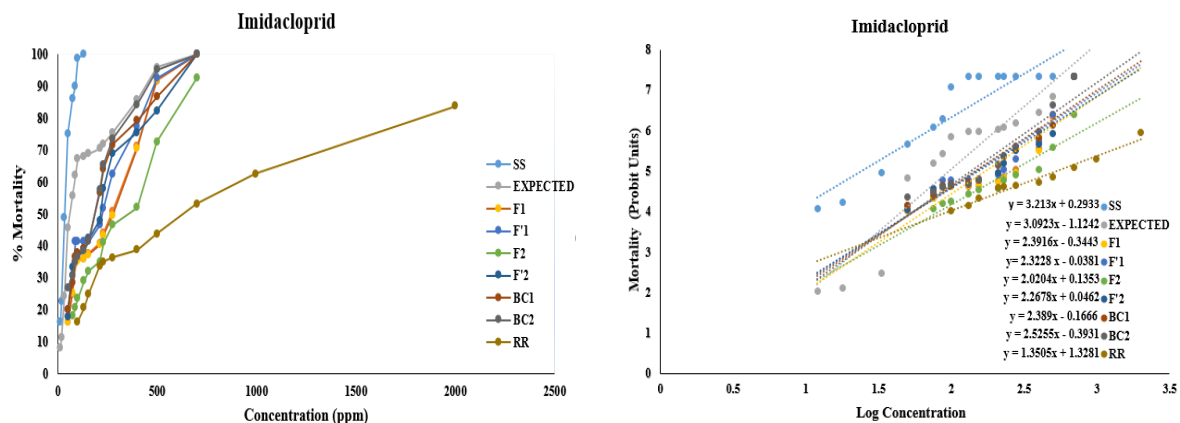
Fig 1. Dose-response relationships for chlorpyrifos in susceptible (SS), resistance (RR), Expected and progeny of cross ($F_1, F_1, F_2, F_2, F_2, BC_1, BC_2$)

جدول ۲- پاسخ نتاج F1 به کلرپایریفوس و ایمیداکلوپرید

Table 2. Response of F1 progeny to chlorpyrifos and imidacloprid.

Insecticide	Population	Dominance level
Chlorpyrifos	F1	-0.5
	F'1	-0.47
Imidacloprid	F1	0.37
	F'1	0.08

داده‌های حاصل از زیست‌سنجی ایمیداکلوپرید نشان داد که LC₅₀ جمعیت‌های F₁ و F'₁ اختلاف معنی‌داری در سطح ۹۵ درصد ندارند و محدوده اطمینان ۹۵٪ نسبت مقاومت جمعیت‌های F₁ (۸/۸ - ۶/۰۹) و F'₁ (۶/۰۱ - ۴/۰۶) بود (جدول ۱ و شکل ۲). بنابراین مانند ترکیب کلرپایریفوس، مقاومت *T. vaporariorum* نسبت به ایمیداکلوپرید از نوع اتوزومی است. نسبت مقاومت F₂ (۱۰/۶۴ - ۷/۳۷) ۱/۵ برابر بیشتر از نسبت مقاومت F'₂ (۴/۶۸ - ۴/۴۳) بود. جمعیت‌های F₁ و F₂ بیشترین میزان مقاومت را در بین جمعیت‌های تلاقی یافته داشتند. همچنین، اختلاف معناداری در نسبت مقاومت دو جمعیت BC₁ (۴/۰۱ - ۶/۲۱) و BC₂ (۳/۶۱ - ۵/۴۹) مشاهده نشد. فاکتور غالبیت نتاج F₁ و F'₁ به ترتیب برابر با ۰/۳۷ و ۰/۰۸ بود. بنابراین توارث مقاومت در هیبریدهای حاصل از تلاقی *T. vaporariorum* نسبت به ایمیداکلوپرید به صورت غالب ناقص به ارث می‌رسد (جدول ۲).



شکل ۲- منحنی غلظت - پاسخ ایمیداکلوپرید در جمعیت‌های حساس، مقاوم، مورد انتظار (Expected) و نتاج حاصل از تلاقی (F₁, F'₁, F₂, F'₂, BC₁, BC₂)

Fig 1. Dose-response relationships for imidacloprid in susceptible (SS), resistance (RR), Expected and progeny of cross (F₁, F'₁, F₂, F'₂, BC₁, BC₂)

در این پژوهش، به منظور تعیین تعداد ژن‌های دخیل در مقاومت به کلرپایریفوس و ایمیداکلوپرید، از آزمون کای-اسکوئر مرگ و میر مشاهده شده و مورد انتظار استفاده شد (Keena & Granett, 1990; He et al., 2009). اگر بین مرگ و میر مشاهده شده و مورد انتظار اختلاف معناداری وجود نداشته باشد، مقاومت از نوع مونوژنیک، و اگر اختلاف معناداری وجود داشته باشد، مقاومت از نوع پلی‌ژنیک خواهد بود (Keena & Granett, 1990). بر اساس وراثت تک ژنی، نتایج ما نشان داد که کای-اسکوئر مرگ و میر مشاهده شده با کای-اسکوئر مرگ و میر مورد انتظار اختلاف معناداری دارد. بنابراین، با توجه به نتایج به دست آمده از این بررسی مشخص شد که مقاومت سفیدبالک گلخانه نسبت به کلرپایریفوس و ایمیداکلوپرید از نوع چندژنی می‌باشد (جدول ۳). به طور کلی، گزارش‌های محدودی از وراثت مقاومت سفیدبالک‌ها به حشره‌کش‌ها ارائه شده است. در ایران، مطالعاتی در زمینه مقاومت عسلک پنبه به آفت‌کش‌ها و سازوکار مقاومت آن انجام شده است (Basij et al., 2017; Salehi-Sede et al., 2020)، اما تا کنون گزارشی درباره شیوه وراثت مقاومت سفیدبالک گلخانه به کلرپایریفوس و ایمیداکلوپرید ارائه نشده است.

هورویتز و همکاران (Horowitz et al., 2003) گزارش کردند که وراثت مقاومت سفیدبالک پنبه (*Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae) به پایریپروکسی فن از نوع ناقص یا تا حدی غالب، اتوزومی و تک ژنی است. در تحقیق Crowder et al. (2008)، نیز مقاومت *B. tabaci* نسبت به پایریپروکسی فن به صورت اتوزومی بود. همچنین مقاومت در غلظت‌های پایین غالب و در غلظت‌های بالا کاملاً مغلوب بود. Basit et al. (2011) بیان کردند که مقاومت سفیدبالک پنبه *B. tabaci* به استامی‌پرید به صورت غالب ناقص و اتوزومی به ارث می‌رسد. به علاوه، تجزیه و تحلیل ژنتیکی مشخص کرد که مقاومت می‌تواند به وسیله یک عامل کنترل شود. در بررسی Omer et al. (1995)، مشخص شد که توارث مقاومت *T. vaporariorum* به دیکروتوفوس (حشره کش فسفره) اتوزومی است و تحت تاثیر اثر مادری نیست. همچنین، درجه غالبیت نتاج نسل اول برابر با ۰/۶۱- بود که نشان دهنده مقاومت مغلوب ناقص است. مرگ و میر مشاهده شده نتاج بدست آمده از تلاقی برگشتی بیشتر به داده‌های به دست آمده از مدل‌های پلی‌ژنیک تطابق داشت.

جدول ۳- آزمون کای اسکور برای بررسی وراثت مقاومت پلی ژنیک یا مونوژنیک سفید بالک گلخانه نسبت به کلرپایریفوس و ایمیداکلوپری

Table 3. Study of chi-square (χ^2) for the monogenic or polygenic inheritance of chlorpyrifos and imidacloprid resistance in *T. vaporariorum*.

Insecticide	Population	Expected χ^2	Observed χ^2	df
Chlorpyrifos	F1	2.59	13.4*	28
	F'2	0.1	28.23*	18
	F2	5.2	15.35*	18
	F'1	2.25	18.39*	13
	BC1	0.2	34*	18
	BC2	0.2	9.8*	13
Imidacloprid	F1	5.1	23.5*	28
	F'2	5.32	15.9*	13
	F2	4.35	53*	18
	F'1	3.6	41*	18
	BC1	1.56	25.5*	18
	BC2	1.31	31.94*	18

* Significant difference (P=0.05) between the anticipated and observed χ^2 values.

* تفاوت معنی دار بین کای-اسکور مرگ و میر مورد انتظار و مشاهده شده (P=0.05).

وجود اختلاف در نتایج ارائه شده، نشان دهنده این است که سازوکارهای مقاومت بسته به گونه، نوع ترکیب و سابقه سمپاشی می تواند متفاوت باشد. همچنین شیوه توارث این سازوکارها بسته به گونه و نوع ترکیب متفاوت می باشد (He et al., 2009). به طور مثال، در بررسی Van Pottelberge et al. (2009)، عامل مقاومت *Tetranychus urticae* نسبت به کنه کش های شیمیایی سیتوکروم P450 بود. همچنین، مطالعه سینرژستی نشان داد که عامل مقاومت به فن پیروکسی میت (Fenpyroximate) و تیوفن پیراد (Tebufenpyrad) P450 و عامل مقاومت به پیریدابن P450 (Pyridaben) و استرازاها می باشند. مطالعات توارث مقاومت نشان داد که مقاومت این کنه بدون هیچ اثر مادری و به صورت غالب به ارث می رسد. همچنین مقاومت به فن پیروکسی میت و پیریدابن تحت کنترل یک ژن و مقاومت به تیوفن پیراد توسط چند ژن کنترل می شد. از طرف دیگر، عدم وجود مشاهده اثر سینرژستی سینرژستی ها روی مقاومت، مقاومت به فن پیروکسی میت، مبتنی بر مکان هدف بوده و مقاومت به صورت تک ژنی به ارث می رسد. (1998) Goka الگوهای مقاومت را در یک سویه ژاپنی *T. kanzawai* مقاوم بررسی کرد و گزارش داد که وراثت مقاومت برای تیوفن پیراد و فن پیروکسی میت به طور متوسط غالب، اما برای پیریدابن کاملاً مغلوب بود. این مطالعات نشان می دهد که شیوه توارث مقاومت بسته به ترکیب متفاوت می باشد و مکان های ژن مقاومت یکسان نیستند (Van Pottelberge et al., 2009). سازوکار مقاومت به کلرپایریفوس و ایمیداکلوپرید در جمعیت فیلیستان (FL) مبتنی بر استرازاها، سامانه P450 و غیر حساس شدن مکان هدف می باشد (Shafiei et al., 2023).

در توارث مقاومت، یک آلل می تواند به صورت غالب (Dominant)، نیمه غالب (Semi-dominant) یا مغلوب (Recessive) باشد. کلمه مغلوب به نتاج حاصل از تلاقی دو جمعیت حساس و مقاوم نسبت داده می شود که حساسیتی مانند جمعیت حساس یا تا حدودی کمتر از جمعیت حدواسط حساس و مقاوم به آفت کش داشته باشد. کلمه غالب به نتاج حاصل از دو جمعیت نسبت داده می شود که پاسخی مانند جمعیت مقاوم به آفت کش داشته یا تا حدودی از جمعیت حدواسط مقاوم تر باشد (Stone, 1968). در تحقیق حاضر، تجزیه و تحلیل پاسخ نتاج حاصل از تلاقی بوسیله رابطه دوز-پاسخ و محاسبه درجه غالبیت نشان داد که مقاومت سفیدبالک گلخانه به ایمیداکلوپرید و کلرپایریفوس به ترتیب به صورت غالب ناقص و مغلوب ناقص به ارث می رسد. در مواردی که ژن های مقاومت به صورت مغلوب به ارث برسند، به عنوان یک مزیت برای مدیریت مقاومت محسوب می شود، زیرا از بین بردن هتروزیگوت ها در شرایط مزرعه آسان تر خواهد بود (Horowitz et al., 2003; Bielza et al., 2008). همچنین، در این شرایط استفاده جایگزین از حشره کش های مختلف به جای استفاده از یک حشره کش به مدت طولانی مدیریت آفت را بهبود خواهد بخشید. در تحقیق حاضر، اگرچه ژنتیک مقاومت به ایمیداکلوپرید کاملاً غالب نبود، اما باید در نظر داشت که این افراد می توانند در برابر دوزهای بسیار بالاتر حشره کش ها مقاومت کنند. پس باید به این نکته دقت شود که یک برنامه مدیریت مقاومت زمانی موفق خواهد بود که فشار انتخابی حشره کش ها را کاهش داده و گسترش سریع مقاومت را متوقف کند (Ijaz & Shad, 2018). برای این منظور باید به مدیریت تلفیقی آفات (Integrated Pest Management) (IPM) متوسل شد و با روش های غیر شیمیایی اقدام به کنترل آفت کرد (Stenberg, 2017).

زمانی که مقاومت در مزرعه هنوز کمیاب است، می تواند منجر به تأخیر افتادن توسعه مقاومت شود (Denholm & Rowland, 1992). سامانه تولید مثلی *T. vaporariorum* مانند بیشتر آفات کلیدی مانند کنه های تار عنکبوتی و تریپس های گیاه خوار به صورت هابلودپلوئیدی می باشد (Havron et al., 1987; Denholm et al., 1998). پیامد اصلی این سامانه تولید مثلی این است که ژن های مقاوم ناشی از جهش، از همان ابتدا در نرهای هموزیگوت بدون در نظر گرفتن غالب یا مغلوب بودن، در معرض انتخاب قرار می گیرند (Denholm et al., 1998). نتیجه و ماحصل چنین سامانه تولید مثلی، گسترش سریع مقاومت در جمعیت آفت خواهد بود. در حقیقت این یکی از ویژگی های سفیدبالک ها به ویژه سفیدبالک گلخانه می باشد که به مقاومت سریع آن در برابر حشره کش ها، به ویژه در محیط های بسته کمک کرده است. بنابراین نرخ رشد مقاومت در جمعیت های سفیدبالک گلخانه ای بالاتر از حشرات دیپلوئید می باشد. به ویژه اگر مقاومت مغلوب یا مغلوب ناقص باشد (Horowitz et al., 2003). در مورد کلرپایریفوس مقاومت به صورت مغلوب ناقص به ارث می رسد، بنابراین نرخ رشد مقاومت در این حشره بالاتر از حشرات دیپلوئید می باشد.

مقاومت غالب نسبت به یک حشره کش، توصیفی از موقعیت نسبی جمعیت هتروزیگوت (Heterozygote) (نتاج حاصل از تلاقی) به والدین هموزیگوت (Homozygote) حساس و مقاوم در نمودار توارث مقاومت است. در بررسی این مفهوم، محققان از بقای هتروزیگوت ها و هموزیگوت ها در غلظت معینی از آفت کش بهره می برند. برای مثال اگر آفت کش ها بتوانند به طور مؤثر هتروزیگوت ها را بکشند، مقاومت به عنوان یک ویژگی نهفته عمل می کند و به آرامی گسترش می یابد. از طرف دیگر، زمانی که غالبیت وسیع باشد و هتروزیگوت ها در مقابل مادهی سمی زنده بمانند مقاومت به سرعت از طریق آلل های موجود در هتروزیگوت ها

توسعه می‌یابد (Roush & McKenzie, 1987). مقدار درجه غالبیت مشاهده شده برای ایمیداکلوپرید (۰/۰۸ و ۰/۳۱) نشان دهنده این است که ماده‌های هتروزیگوت RS و نرهای هموزیگوت‌های R در برابر این ترکیب مقاوم هستند (Horowitz et al., 2003)، بنابراین باید انتظار این را داشت که سرعت گسترش مقاومت در این شرایط بیشتر باشد.

تعداد ژن‌های درگیر در مقاومت نیز برای مدیریت مقاومت در مزرعه اهمیت دارد. برای تخمین تعداد ژن‌های دخیل در مقاومت، از تلاقی معکوس نتایج F_1 با سویه‌های والد استفاده می‌شود (Tabashnik, 1991). نتایج بیشتر تحقیقاتی که تا کنون در زمینه وراثت مقاومت انجام شده، عمدتاً اشاره به این نکته دارند که عامل مقاومت توسط یک ژن کنترل می‌شود (Georghiou, 1969; Roush & McKenzie, 1987; Roush & Daly, 1990; Horowitz et al., 2003; Basit et al., 2011). شیوه انتخاب و پرورش جمعیت‌ها می‌تواند در بروز مقاومت تک ژنی یا چند ژنی دخیل باشد. از آنجایی که در طول پرورش آزمایشگاهی تنوع جمعیت کاهش می‌یابد، بنابراین، بعید است که این جمعیت‌ها دارای آلل‌های مقاوم اصلی به آفت‌کشی باشند که از اجدادشان به ارث رسیده است. به همین دلیل، یک سویه آزمایشگاهی ممکن است در ایجاد مقاومت تک ژنی شکست بخورد. ولی وقتی جمعیت‌هایی را انتخاب کنیم که قبلاً در معرض آفت‌کشی‌های خاص قرار گرفته‌اند یا نسبت به آفت‌کشی‌هایی که مقاومت تقاطعی نشان داده‌اند، احتمال ایجاد مقاومت تک ژنی وجود دارد. پس، برای یک نمونه‌برداری مطمئن، بهتر است که انتخاب جمعیت‌ها بصورت میدانی و با تعداد بالا انجام شود (Roush & McKenzie, 1987) که در این تحقیق این امر صورت گرفت. یکی از عوامل موثر در کمیاب بودن مقاومت چند ژنی این است که مقاومت تک ژنی بیشتر از مقاومت چند ژنی گسترش می‌یابد، به ویژه زمانی که حشره در مدت زمان یا مکان‌های متفاوتی در معرض حشره‌کش بوده باشد. اگر یک فرد مقاوم که مقاومتش با چند ژن کنترل می‌شود، به یک جمعیت حساس مهاجرت کند، در صورتی که به مدت چند نسل در معرض آفت‌کش قرار نگیرد، این احتمال وجود دارد که آلل‌های مقاوم با هیبریداسیون از بین بروند یا رقیق شوند. بنابراین، ممکن است در سم‌پاشی‌های بعدی هیچ فنوتیپی وجود نداشته باشد که بتواند نسبت به آفت‌کش مقاومت کافی داشته باشد. اما، اگر فردی با مقاومت تک ژنی (به ویژه از نوع غالب) به یک جمعیت حساس مهاجرت کند، حتی اگر به مدت چند نسل در معرض آفت‌کش قرار نگیرد، باز هم می‌تواند نتایج مقاوم تولید کند (Roush & McKenzie, 1987). به طور کلی، در مدیریت مقاومت آفات، مقاومت تک ژنی در مقایسه با مقاومت چند ژنی، احتمال انتشار بیشتری در جمعیت‌ها را دارد، همچنین، این نوع مقاومت پایدارتر و برای مدیریت در مزرعه دشوارتر است (Roush & McKenzie, 1987). بنابراین، باید با راهکار مدیریت کاربرد حشره‌کش‌ها، مانند مخلوط کردن و استفاده آن‌ها به صورت موزاییکی (Consortium, 2013)، سرعت گسترش مقاومت جمعیت فیلستان *T. vaporariorum* را به تأخیر انداخت. علاوه بر این عوامل، روش‌های دیگری نیز مانند کاربرد صحیح و به موقع حشره‌کش‌ها با سایر اقدامات کنترلی را باید مد نظر قرار داد. داده‌های به دست آمده از مطالعه حاضر در طراحی یک برنامه کنترل آفات موثر برای *T. vaporariorum* مفید خواهد بود.

سپاسگزارى

از معاونت محترم پژوهشی دانشگاه گیلان برای حمایت از پژوهش حاضر تشکر می‌شود.

ممايت مادى و معنوى

نویسندگان بر خود واجب می‌دانند که از حسن همکاری و حمایت دانشگاه گیلان، به خصوص گروه گیاهپزشکی و موسسه تحقیقات گیاهپزشکی کشور کمال تشکر را داشته باشند.

REFERENCES

- Alon, M., Alon, F., Nauen, R. & Morin, S. (2008) Organophosphates' resistance in the B-biotype of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) is associated with a point mutation in an ace1-type acetylcholinesterase and overexpression of carboxylesterase. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 38 (10), 940-949. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2008.07.007>
- Basij, M., Talebi, K., Ghadamyari, M., Hosseinaveh, V., & Salami, S. A. (2017) Status of resistance of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) to neonicotinoids in Iran and detoxification by cytochrome P450-dependent monooxygenases. *Neotropical Entomology* 46, 115-124. <https://doi.org/10.1007/s13744-016-0437-3>
- Basit, M., Sayyed, A.H., Saleem, M.A. & Saeed, S. (2011) Cross-resistance, inheritance and stability of resistance to acetamiprid in cotton whitefly, *Bemisia tabaci* Genn (Hemiptera: Aleyrodidae). *Crop Protection* 30 (6), 705-712. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2011.02.020>
- Bielza, P., Quinto, V., Fernández, E., Grávalos, C., Abellán, J. & Cifuentes, D. (2008) Inheritance of resistance to acrinathrin in *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). *Pest Management Science: formerly Pesticide Science* 64(5), 584-588. <https://doi.org/10.1002/ps.1540>
- Bolzan, A., Padovez, F. E., Nascimento, A. R., Kaiser, I. S., Lira, E. C., Amaral, F. S., Kanno, R. H., Malaquias, J. B. & Omoto, C. (2019) Selection and characterization of the inheritance of resistance of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) to chlorantraniliprole and cross-resistance to other diamide insecticides. *Pest Management Science* 75 (10), 2682-2689. <https://doi.org/10.1002/ps.5376>

- Bourguet, D. & Raymond, M.** (1998) The molecular basis of dominance relationships: the case of some recent adaptive genes. *Journal of Evolutionary Biology* 11(1), 103-122. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1998.11010103.x>
- Bourguet, D., Genissel, A. & Raymond, M.** (2000) Insecticide resistance and dominance levels. *Journal of Economic Entomology* 93 (6), 1588-1595. <https://doi.org/10.1603/0022-0493-93.6.1588>
- Chaccour, C. J., Kobylinski, K. C., Bassat, Q., Bousema, T., Drakeley, C., Alonso, P. & Foy, B. D.** (2013) Ivermectin to reduce malaria transmission: a research agenda for a promising new tool for elimination, *Malaria Journal* 12 (1), 153. <https://doi.org/10.1186/1475-2875-12-153>
- Choi, W. I., Lee, E. H., Choi, B. R., Park, H. M. & Ahn, Y. J.** (2003) Toxicity of plant essential oils to *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae). *Journal of Economic Entomology* 96(5), 1479-1484. <https://doi.org/10.1093/jee/96.5.1479>
- Cloyd, R. A.** (2016) *Greenhouse pest management*. CRC press. Florida, USA. 202 pp. <https://doi.org/10.1201/b20277>
- Consortium, R.** (2013) Heterogeneity of selection and the evolution of resistance. *Trends in Ecology and Evolution* 28 (2), 110-118. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.09.001>
- Crowder, D. W., Eilers-Kirk, C., Yafuso, C. M., Dennehy, T. J., Degain, B. A., Harpold, V. S., Tabashnik, B. E. & Carrière, Y.** (2008) Inheritance of resistance to pyriproxyfen in *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) males and females (B biotype). *Journal of Economic Entomology* 101 (3), 927-932. <https://doi.org/10.1093/jee/101.3.927>
- Denholm, I. & Rowland, M. W.** (1992) Tactics for managing pesticide resistance in arthropods: theory and practice. *Annual Review of Entomology* 37(1), 91-112. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.37.010192.000515>
- Denholm, I., Cahill, M., Dennehy, T. J. & Horowitz, A. R.** (1998) *Challenges with managing insecticide resistance in agricultural pests, exemplified by the whitefly Bemisia tabaci*. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences 353(1376), 1757-1767. <https://doi.org/10.1098/rstb.1998.0328>
- Erdogan, C., Velioglu, A. S., Gurkan, M. O., Denholm, I. & Moores, G. D.** (2012) Chlorpyrifos ethyl-oxon sensitive and insensitive acetylcholinesterase variants of greenhouse whitefly *Trialeurodes vaporariorum* (Westw.) (Hemiptera: Aleyrodidae) from Turkey. *Pesticide Biochemistry and Physiology* 104 (3), 273-276. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2012.09.009>
- Georghiou, G. P.** (1969) Genetics of resistance to insecticides in houseflies and mosquitoes. *Experimental Parasitology* 26 (2), 224-255. [https://doi.org/10.1016/0014-4894\(69\)90116-7](https://doi.org/10.1016/0014-4894(69)90116-7)
- Georghiou, G. P. & Taylor, C. E.** (1986) *Factors influencing the evolution of resistance. Pesticide resistance: strategies and tactics for management*. National Academies Press. Washington, D.C. USA. 157-169. https://www.google.com/books/edition/Pesticide_Resistance/cayHXWAF7QC?hl=en&gbpv=0
- Goka, K.** (1998) Mode of inheritance of resistance to three new acaricides in the Kanzawa spider mite, *Tetranychus kanzawai* Kishida (Acari: Tetranychidae). *Experimental and Applied Acarology* 22, 699-708. <https://doi.org/10.1023/A:1006062807613>
- Havron, A., Rosen, D., Rössler, Y. & Hillel, J.** (1987) Selection on the male hemizygous genotype in arrhenotokous insects and mites. *Entomophaga* 32 (3), 261-268. <https://doi.org/10.1007/BF02373249>
- He, L., Gao, X., Wang, J., Zhao, Z. & Liu, N.** (2009) Genetic analysis of abamectin resistance in *Tetranychus cinnabarinus*. *Pesticide Biochemistry and Physiology* 95 (3), 147-151. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2009.08.005>
- Horowitz, A. R., Gorman, K., Ross, G. & Denholm, I.** (2003) Inheritance of pyriproxyfen resistance in the whitefly, *Bemisia tabaci* (Q biotype). *Archives of Insect Biochemistry and Physiology: Published in Collaboration with the Entomological Society of America* 54 (4), 177-186. <https://doi.org/10.1002/arch.10115>
- Ijaz, M. & Shad, S. A.** (2018) Inheritance mode and realized heritability of resistance to imidacloprid in *Oxycarenus hyalinipennis* Costa (Hemiptera: Lygaeidae). *Crop Protection* 112, 90-95. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2018.05.015>
- Karatolos, N., Denholm, I., Williamson, M., Nauen, R., Gorman, K.** (2010) Incidence and characterisation of resistance to neonicotinoid insecticides and pymetrozine in the greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* Westwood (Hemiptera: Aleyrodidae). *Pest Management Science* 66, 1304-1307. <https://doi.org/10.1002/ps.2014>
- Keena, M. A. & Granett, J.** (1990) Genetic analysis of propargite resistance in Pacific spider mites and two spotted spider mites (Acari: Tetranychidae). *Journal of Economic Entomology* 83 (3), 655-661. <https://doi.org/10.1093/jee/83.3.655>
- LeOra Software.** (1987) POLO-PC: A users guide to probit or logit analysis — LeOra Software, Berkeley, California.
- Liang, P., Gao, X. W. & Zheng, B. Z.** (2003) Genetic basis of resistance and studies on cross-resistance in a population of diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). *Pest Management Science: formerly Pesticide Science* 59 (11), 1232-1236. <https://doi.org/10.1002/ps.760>
- Omer, A. D., Tabashnik, B. E. & Johnson, M. W.** (1995) Inheritance of dicotophos resistance in greenhouse whitefly. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 77 (2), 177-181. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1995.tb01998.x>
- Ovčárenko, I., Lindström, L., Saikkonen, K., Vänninen, I.** (2014) Variation in mortality among populations is higher for pymetrozine than for imidacloprid and spiromesifen in *Trialeurodes vaporariorum* in greenhouses in Finland. *Pest Management Science* 70, 1524-1530. <https://doi.org/10.1002/ps.3766>

- Prabhaker, N., Coudriet, D. L. & Meyerdirk, D. E.** (1985) Insecticide resistance in the sweetpotato whitefly, *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae). *Journal of Economic Entomology* 78(4), 748-752. <https://doi.org/10.1093/jee/78.4.748>
- Roush, R. T., & McKenzie, J. A.** (1987) Ecological genetics of insecticide and acaricide resistance. *Annual Review of Entomology* 32 (1), 361-380. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.32.010187.002045>
- Roush, R. T. & Daly, J. C.** (1990) *The role of population genetics in resistance research and management.* In Pesticide resistance in arthropods. Springer. Boston, MA. 97-152 pp. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-6429-0_5
- Salehi-Sedeh, F., Khajehali, J., Nematollahi, M. R. & Askari-Saryazdi, G.** (2020) Imidacloprid resistance status and role of detoxification enzymes in *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) populations from Iran. *Journal of Agricultural Science and Technology* 22(5), 1267-1277. <http://jast.modares.ac.ir/article-23-30854-en.html>
- Schrader, F.** (1926) Notes on the English and American races of the greenhouse white-fly (*Trialeurodes vaporariorum*). *Annals of Applied Biology* 13(2), 189-196. <https://doi/abs/10.1111/j.1744-7348.1926.tb04263.x>
- Shafiei, E., Ghadamyari, M. & Mosallanejad, H.** (2023). Levels of imidacloprid and chlorpyrifos resistance and associated mechanisms in greenhouse populations of *Trialeurodes vaporariorum* (Hemiptera: Aleyrodidae) from Iran. *Toxin Reviews* (under review)
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J.** (1981) *Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research.* W.H. Freeman, San Francisco.
- Sparks, T. C. & Nauen, R.** (2015) IRAC: Mode of action classification and insecticide resistance management. *Pesticide Biochemistry and Physiology* 121, 122-128. <https://doi/abs/10.1016/j.pestbp.2014.11.014>
- Sparks, T. C., Storer, N., Porter, A., Slater, R. & Nauen, R.** (2021) Insecticide resistance management and industry: the origins and evolution of the Insecticide Resistance Action Committee (IRAC) and the mode of action classification scheme. *Pest Management Science* 77(6), 2609-2619. <https://doi.org/10.1002/ps.6254>
- Stenberg, J. A.** (2017) A conceptual framework for integrated pest management. *Trends in Plant Science* 22(9), 759-769. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.06.010>
- Stone, B. F.** (1968) A formula for determining degree of dominance in cases of monofactorial inheritance of resistance to chemicals. *Bulletin of the World Health Organization* 38(2), 325. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2554319/pdf/bullwho00235-0164.pdf>
- Tabashnik, B. E.** (1991) Determining the mode of inheritance of pesticide resistance with backcross experiments. *Journal of Economic Entomology* 84(3), 703-712. <https://doi.org/10.1093/jee/84.3.703>
- Ullah, M. S. & Lim, U. T.** (2016) Within-greenhouse and within-plant distribution of greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Hemiptera: Aleyrodidae), in strawberry greenhouses. *Applied Entomology and Zoology* 51 (2), 333-339. <https://doi.org/10.1007/s13355-016-0394-7>
- Van Leeuwen, T., Vanholme, B., Van Pottelberge, S., Van Nieuwenhuysse, P., Nauen, R., Tirry, L. & Denholm, I.** (2008) Mitochondrial heteroplasmy and the evolution of insecticide resistance: non-Mendelian inheritance in action. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(16), 5980-5985. <https://doi.org/10.1073/pnas.0802224105>.
- Van Pottelberge, S., Van Leeuwen, T., Khajehali, J. & Tirry, L.** (2009) Genetic and biochemical analysis of a laboratory-selected spiroticlofen-resistant strain of *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae). *Pest Management Science: formerly Pesticide Science* 65 (4), 358-366. <https://doi.org/10.1007/s13355-016-0394-7>
- Wang, K. Y., Kong, X. B., Jiang, X. Y., Yi, M. Q. & Liu, T. X.** (2003) Susceptibility of immature and adult stages of *Trialeurodes vaporariorum* (Hom., Aleyrodidae) to selected insecticides. *Journal of Applied Entomology* 127 (9-10), 527-533. <https://doi/abs/10.1111/j.1439-0418.2003.00778.x>

Inheritance of resistance to imidacloprid and chlorpyrifos in the greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Hemiptera: Aleyrodidae)

Seyed Ebrahim Shafiei¹ , Mohamad Ghadamyari¹  & Hadi Mosallanejad² 

¹Department of Plant Protection, Faculty of Agricultural Sciences, University of Guilan, Rasht, Iran

✉ shafiei.e@yahoo.com

 <https://orcid.org/0000-0001-6787-2346>

✉ mghadamyari@gmail.com

 <https://orcid.org/0000-0001-8907-971X>

²Iranian Research Institute of Plant Protection, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Tehran, Iran

✉ hmosalla@gmail.com

 <https://orcid.org/0000-0002-3536-4977>

Article History

Received: 8 December 2022 | Accepted: 22 January 2023 | Subject Editor: Jahangir Khajehali

Abstract

Inheritance of resistance of the greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* Westwood (Hemiptera: Aleyrodidae), to imidacloprid and chlorpyrifos was studied. In this study, the Filistan population (FL) and the Fardis population (FR) were used as resistant and susceptible parents, which collected from Varamin and Karaj cities, respectively. The resistance ratios (RR) of FL population obtained for imidacloprid and chlorpyrifos were about 13.62 and 14.91-fold, respectively. LC₅₀ values of chlorpyrifos on F1 (R_♂×S_♀) and F'1 (R_♀×S_♂) crosses did not show any significant difference. Therefore, the resistance of *T. vaporariorum* to chlorpyrifos is autosomal. In addition, the values of dominance factor indicated that the resistance of greenhouse whitefly to chlorpyrifos is inherited in incomplete recessive form. In addition, by using the expected mortality of the F₂ generation with the generations resulting from crossing, it was determined that the resistance of *T. vaporariorum* to chlorpyrifos is polygenic. The results obtained from imidacloprid bioassays showed that the resistance of the greenhouse whitefly to this compound is autosomal, incompletely dominant, and polygenic. The present study suggests that according to the knowledge of the inheritance of resistance of *T. vaporariorum*, it is possible to delay the spread of resistance by using timely, correct, intermittent, and mixed insecticides.

Key words: Inheritance of resistance, Autosomal, Resistance management, Imidacloprid, Chlorpyrifos

Corresponding Author: Mohammad Ghadamyari (Email: mghadamyari@gmail.com)

Citation: Shafiei, S. E., Ghadamyari, M. & Mosalla, H. (2023) Inheritance of resistance to imidacloprid and chlorpyrifos in the greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Hemiptera: Aleyrodidae). *J. Entomol. Soc. Iran*, 42 (4), 255-264. DOI: <https://doi.org/10.52547/jesi.42.4.1>