

رابطه استرس اکولوژیک با طغیان ملخها - بازنگری نتایج پژوهش های فاز در ملخها

سید حسین حجت^۱

چکیده

ملخ های مهاجر مانند ملخ دریائی (*Locusta migratoria* (Forskal) و ملخ مراکشی (*Schistocerca gregaria* (Forskål) ملخ آسیائی (*Dorciostaurus maroccanus* Thunberg) از سایر گونه های Acrididae که ملخ بومی نام دارند بعلت داشتن چند شکلی فازی متمایز می گردند. در این مقاله سعی شده عامل اصلی تغییر فاز ملخ و هورمون های آن برای تولید فرم طغیانی استرس اکولوژیک معرفی شود. مقالات زیادی در زمینه اکولوژی، مهاجرت، رفتار، فیزیولوژی و فاز ملخ ها انتشار یافته است. عوامل وابسته به تراکم در ملخ های مهاجر سبب تغییر مروفومتریک، فیزیولوژی (رنگ و آنزیم ها)، تولید مثل و سیتوژنتیک شده تا فاز مهاجر به وجود آید. شباهت های زیادی بین عوامل تولید کننده فاز مهاجر ملخ و اثر استرس بر طغیان بعضی از افات مشاهده شده است. عوامل استرس زای محیط چون نامساعد شدن شرایط زیستی و تولید علوفه استرس زده در نتیجه عدم حاصلخیری خاک و کمی باران می توانند بر تغییر فاز و تولید فرم مهاجر ملخ تأثیر گذار باشند. استرس درک مخاطرات محیطی توسط حشره است و پاتوژنها یا دشمنان طبیعی نقش مهمی در ایجاد استرس برای ملخ ها دارند. ملخ ها پس از درک علائم نامساعد محیط از طریق تظاهر ژنهای و تولید آنزیم های ترشح هورمونها و عدد داخلی به شرایط استرس زای محیطی واکنش نشان میدهند. تغییرات مروفومتریک و آنزیمی ملخها هنگام تبدیل فاز همان واکنش آنها به آب و هوای نامساعد محلی و تولید علوفه استرس زده است. عوامل مذبور که باعث تغییر شایستگی می شوند نهایتاً با انتخاب ویژگی خاص در بخشی از جمعیت گونه ممکن است دلیل تغییر یافتن سیکل زندگی آنها از فرم بومی به مهاجر باشد.

کلید واژه ها: ملخ مهاجر، ملخ بومی، خصوصیات فازی، جهش، واکنش به محیط استرس دار

مقدمه

بارندگیهای زمستانی مناطق معتدل رویش علفهای خانواده Poaceae را فراهم می کند با جمعیت زیاد از آنها تقذیب می نمایند. در چنین شرایطی ملخها از فاز انفرادی تدریجاً با تغییر کارکترهای فنوتیپی به فاز مهاجر تبدیل می شوند (۱۲).

ملخ های آسیائی و مراکشی در فاز مهاجر در سطح محدودتری طغیان کرده و در مقایسه با ملخ دریائی انتشار طغیانی محدودتری دارند. مثلاً ملخ می بند. ملخ مراکشی در دشت های استان گلستان مراکشی در فاز مهاجر خساراتی در ایران و ترکیه

ملخ دریائی در شمال آفریقا و خاورمیانه به صورت فاز انفرادی انتشار دارد. فاز مهاجری این ملخ مناطق وسیع تری که شامل هندوستان، ترکیه، آذربایجان، ترکمنستان و ارمنستان میشود را فرا می گیرد. پرایس^۲ (۳۲) تاکنون ۱۳ گونه ملخ مهاجری در جهان شناخته شده که می توانند بصورت طغیانی در آیند. برای آنکه بدانیم چرا بعضی از ملخ های مهاجر حالت فازی انفرادی و طغیانی دارند لازم است به اصول انتخاب و تکامل توجه بیشتری بنماییم. استراتژی دوره زندگی ملخها طوری است که در شرایط مساعد اکولوژیک وقتی

تاریخ دریافت: ۸۳/۴/۸

تاریخ پذیرش: ۸۵/۴/۱۹

۱- استاد بازنشسته گروه گیاه‌پزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه

شهید چمران اهواز (narnia6@neda.net)

2- Price

سعی می شود مسئله "انتخاب" یکی از فرمهای فازی بر حسب ازدیاد شایستگی آن و ویژگی جمعیت های ملخهای هر منطقه بر اساس تئوریهای جدید استرس و با مرور مقالات مربوط به فاز شرح داده شود. نویسنده امیدوار است با تنظیم این مقاله و با استفاده از نتایج تحقیقات جدید در زمینه ژنتیک جمعیت و زیست شناسی ملخ برای سوالات زیر پاسخهای قانع کننده ای را جستجو نماید (۲، ۸ و ۳۲).

۱- چرا و چگونه کاراکتر بعضی از جمعیت های ملخها به فاز دیگری تغییر پیدا می کند و آیا این روند که برای تعدادی از ملخهای Acrididae صورت گرفته برای سایر گونه ها نیز بوجود می آید؟

۲- آیا طغیان ملخ پدیده کلی است که با فرضیه های وايت^۲ و فرضیه استرس اکولوژیک (۸) هم خوانی دارد؟

۳- آیا ازدیاد کشت غلات در سطح وسیع در جهان شرایط مساعدتری برای ایجاد فاز و طغیان ملخها از ده هزار سال پیش که بشر شروع به کشت محصول نمود بوجود آورده است؟

۴- آیا استراتژی سه نسلی شدن در ملخ آسیائی و تغییرات فازی آن نوعی تکامل کاراکترها برای این گونه است تا با شرایط زیستی خود سازش کند؟

۵- آیا چند شکلی فازی در ملخ ها می تواند نقطه شروعی از تکامل و گونه زائی سمپاتریک باشد؟

۶- تا چه حدی استرس محیط زیست نامساعد و پاتوژنهای سیستم دفاعی بدن ملخ با ترشحات هورمونهای اعصاب^۳ و غیره باعث سازش جمعیت های هر فاز با محیط زیست خود می شود؟

به گیاهان علوفه ای و غلات وارد می نماید، ولی غالباً در این مناطق به حالت فاز انفرادی بسر که بارندگی کمتر است و شرایط مساعد بهاری دوره کوتاهی دارد منحصرآ در فاز انفرادی یافت شده است (۴).

ملخ آسیائی در قسمت هایی از آفریقا، آسیا و استرالیا بصورت انفرادی یافت می شود. توزیع و مهاجرت این ملخ در فاز مهاجر شیوه به ملخ دریائی نیست و غالباً مهاجرت های منطقه ای دارد. ملخ آسیائی دارای دیاپوز تولید مثلی در نرها و دیاپوز در دوره تخم است. داشتن دیاپوز نوعی استراتژی سیکل زندگی است، که توسط ملخ مورد استفاده قرار می گیرد، تا با شرایط اقلیمی منطقه سازش پیدا کند. دیاپوز دوره تخم برای ملخ مراکشی و آسیائی و عدم نیاز به پروازهای مهاجری دراز مدت این دو گونه ملخ را در مقایسه با ملخ دریائی متفاوت نموده است. به غیر از تعداد محدودی از گونه های ملخها مانند ملخ آسیائی که در دوره طغیانی سه نسل در سال تولید می نمایند اکثر ملخهای مهاجر و بومی فقط یک نسل در هر سال تولید می کنند. این ملخ ها بخش مهمی از چرخه زندگی خود را بصورت تخم دیاپوز دار در خاک سپری می کنند. ملخ آسیائی ۹ زیر گونه در مناطق مختلف جهان دارد که بعضی از زیر گونه های مناطق معتدل سالیانه چندین نسل تولید می نمایند (۱۶).

مشخصات مروفومتریک ملخ های آسیائی برای جمعیت هایی که در مناطق مختلف خوزستان اندازه گیری شد متفاوت است (۳).

سیکل زندگی ملخ آسیائی و تأثیر عوامل محیطی بر دوره های زیستی آن در نیافونک^۱ نیجریه بدقت مطالعه شده است (۱۲).

در این مقاله ضمن بازنگری فاز و با استناد به مقالات مربوط به اثر استرس بر گیاهان و حشرات،

کاراکترها را شرح داده اند. (۵، ۲۶ و ۳۵). مطالعات زیست شناسی، ژنتیک جمعیت و بیوشیمی ثابت نموده اند که وقوع تغییرات جهشی در ماده ژنتیک برای بروز ویژگی ها در جمعیت های محلی موجودات زنده ضروری می باشند. به عبارت دیگر استرس محیط زیست همانطور که موجب تغییر کاراکتر گیاهان می شود (۱۹) با جابجایی آلل ها، نوکلئو پروتئیدها و تغییر در توالی ژنوم DNA بر صفات کلی نتاج ملخ های محلی نیز مؤثر است (۴ و ۳۶). تفاوت فاز ملخ ها با گونه زائی حشرات که شرح آن گذشت آنست که DNA در فازها یکسان هستند ولی شرح متفاوتی^۳ دارند.

سلولهای عصبی ترشحی (NSC)^۴، هورمون ها و مواد متراشحه ای در واکنش به افزایش تراکم جمعیت ملخ ها و تماس بدن به داخل خون می ریزند. در اثر تراکم جمعیت ترشح هورمون غده روی قلب (CC)^۵ زیاد می شود. بر عکس عدم تحریکات استرس زای تماسی غده روی مری (CA)^۶ را فعال نموده و هورمون جوانی آن (JH)^۷ میزان متابولیسمی بدن را در تراکم کم کاهش می دهد که خصوصیات فاز انفرادی در حشره بوجود می آید. بنابراین غدد روی قلب (CC) و روی مری (CA) جزء تنظیم کننده های متابولیسمی رشد ملخ در شرایط متغیر محیط زیست می باشند (۲۹ و ۱۸) (شکل ۱). همانطور که در شکل ۱ ملاحظه می شود تغییر کاراکتر ملخ به فاز مهاجری یا انفرادی نتیجه واکنش آن به استرس محیط و علوفه استرس زده مورد تغذیه است که بر حسب شرایط محیطی یکی از فازها شناس بقاء بیشتری را پیدا می کنند. ویژگی های مربوط به تولید فاز دو گانه در سیر سیرک *Gryllus firmus*

منشاء تکاملی تولید فاز

در ک تغییر در محیط زیست ملخ مانند کمبود غذا، تغییر حرارت و رطوبت، طول روز و غیره توسط سیستم عصبی است که با ترشح هورمونهای عصبی منجر می شود. نتیجه این واکنش ها تغییراتی در میزان تولید مثل ملخ ها است و در شرایط مساعد محیطی، افزایش جمعیت تؤام با بروز چند شکلی فازی و انتخاب فرم خاص با شایستگی زیادتر، سازش با محیط در نتاج جمعیت را بوجود می آورد. تحقیقات زیادی در زمینه دلایل فیزیولوژیک تغییر فاز و رابطه محیط با ترشح عدد داخلی ملخ ها صورت گرفته که نهایتاً کاراکترهای فازی را بوجود می آورند (۱، ۲۹ و ۳۱).

تغییر خصوصیات شکلی ملخ در رابطه با فاز منحصر به اثر ازدیاد جمعیت و تولید فرم مهاجری در آنها نیست. عوامل استرس زای دیگری که ناشی از شرایط نامساعد محیط زیست است مانند فراوانی دشمنان طبیعی یا اپیدمی بیماری زائی ملخها نیز می توانند نسبت های متفاوتی از تلفات را به ملخها وارد نمایند. این شرایط نهایتاً موجب انتخاب خصوصیات سازش یافته تر محلی و تولید مثل جمعیت های شایسته تر آنها^۱ در دوره طولانی تاریخ تکاملی حشره می گردند.

بسیاری از حشرات در تراکم بالا از میزان تولید مثل خود می کاهمند و یا اثر پاتوژنها و دشمنان طبیعی بر آنها افزایش می یابد (۲۱). ملخها هم می توانند تحت تأثیر شرایط ناسازگار محیط زیست، تغییر تظاهر ژن^۲، یا ترکیب آلل ها و اپیستازی و زیر جمعیت های سازش یافته تری برای زندگی در محیط های جغرافیایی متفاوت بوجود آورند.

شرایط جغرافیایی ویژگی ها و صفات محلی برای جمعیت ملخهای هر منطقه بوجود می آورد که مدل های ژنتیک جمعیت کمی جزئیات نحوه تغییر

3- Differential expression

4 - Neuro secretary cells

5 -Corpora Cardiaca

6- Corpora Alata

7- Juvenile Hormone

1- Cline

2-Gene Expression

می توانند، بر طبق فرضیه وايت تدریجاً شرایط را برای طغیان ملخ ها و ایجاد فاز مهاجر فراهم نمایند (۳۴).

تغییر رفتار ملخ ها و تبدیل شدن آنها به فاز مهاجر به آنها قدرت پرواز به مناطق دور دست قاره آسیا، آفریقا و اروپا را می دهد و از نظر تکاملی شанс آنها را برای بقاء نسل افزایش می دهد (۳۲). این نظریه با فرضیه کلی بخش ارگانیسم زنده در محیط زیست نسبت به محیط قابل توسعه گونه مطابقت دارد (۹).

هر گاه در اثر انتخاب فازها، با خودآمیزی^۳ ویژگی های محلی شایستگی لکه های جمعیتی در شرایط خاص جغرافیائی را افزایش دهد، بر طبق مدل های ژنتیک جمعیت، استرس اکولوژیک موجب تولید بیوتیپ های خاص از ملخ ها برای هر منطقه می شود (۹، ۳۴ و ۳۵).

همانطور که شرح داده شد چند شکلی فازی در ملخ می تواند آنها را برای زندگی در محیط های زیستی مختلف آماده نماید تفاوت های فرضی مدل های ژنتیک برای تولید ویژگی در دو محیط^۴ E1 و E2 با متغیر تولید مثل^۵ r و تغییر در کاراکتر جمعیت همزمان می باشد^۶ (۳۵). هر گاه در ملخ استراتژی تولید مثل زیاد انتخاب شود با استرس جمعیت و تماس بدن مواجه شده و با تحریک یکدیگر به قدم زنی و نهایتاً مهاجرت اقدام می کنند. در شرایط کمبود غذا و نامساعد شدن محیط زیست استراتژی K یا تولید مثل کم برای ملخ برگزیده می شود و ملخ در انتظار وقوع شرایط مساعد با فعالیت های محدود محلی باقی می ماند (شکل ۱). همانطور که شرح داده شد استرس تراکم زیاد و تماس فیزیکی بدن پوره ها به یکدیگر موجب تغییر

می تواند با تغییراتی در ژنوم بوجود آید (۳۵). ارشی شدن کاراکترهای فازی با کسب قدرت تبدیل آلفا کلیسروفسفات به نیتروی پروازی و تأمین انرژی ماهیچه های پرواز همراه است. عمل تأمین انرژی پروازی فاز مهاجر همراه با چرخه های بیوشیمیایی گلیکولیز و فلاو پروتئین است که باعث فعال شدن سیتوکرم و تبادلات اکسیداتیو اکسیژن در تنفس و متابولیسم می شود (۳۶ و ۴۴) نقش آنژیم ها، متابولیسم و استرس اکسیداتیو در چرخه بیوشیمیائی با ژن سیتوکرم منشاء سلولی در موجودات زنده دارد و با ازدیاد سن و تجمع رادیکالهای اکسیژنی^۷ (ROS) می تواند در پوست انسان لیبوفوسین و در کوتیکول حشرات رنگدانه های متفاوتی را بعلت دوام استرس بوجود آورد (۳۳، ۱۹ و ۳۹).

رابطه طغیان ملخ با استرس اکولوژیک

محصولات مختلف زراعی و ارقام متفاوت آنها مرفلوژی خاصی دارند که مواد بیوشیمیائی ذخیره شده در ساقه و برگ آنها بر حسب استرس های وارد شده از محیط متفاوت است (۱۹).

تنوع و واریاسیون جمعیت های ملخ ها در هر منطقه بستگی به نوع و وسعت کشت علفهای گرامینه دارد. برای تأمین غذای انسان سطح زیر کشت غلات و محصولاتی از قبیل گندم، جو، ذرت، برنج، سورگوم و غیره همه ساله افزایش می یابد. از ده هزار سال پیش تاکنون که کشت غلات توسط انسان در سطح محدودی شروع شد و تدریجاً گسترش یافت ملخ ها با تولید فازهای انفرادی و طغیانی به سرعت می توانستند بر حسب شرایط محیطی جمعیت هایی را برای تغذیه از گرامینه های روئیده شده فراهم نمایند. به عبارت دیگر انتخاب فاز برای ملخ ها نوعی سازش آنها به دو محیط مساعد و نامساعد زیستی بوده است. در دوره های خشک سالی گرامینه های استرس زده اکوسیستم

2- Fundamental and Realized niche

3- Inbreeding

4- Environments, 1,2=E1 , E2

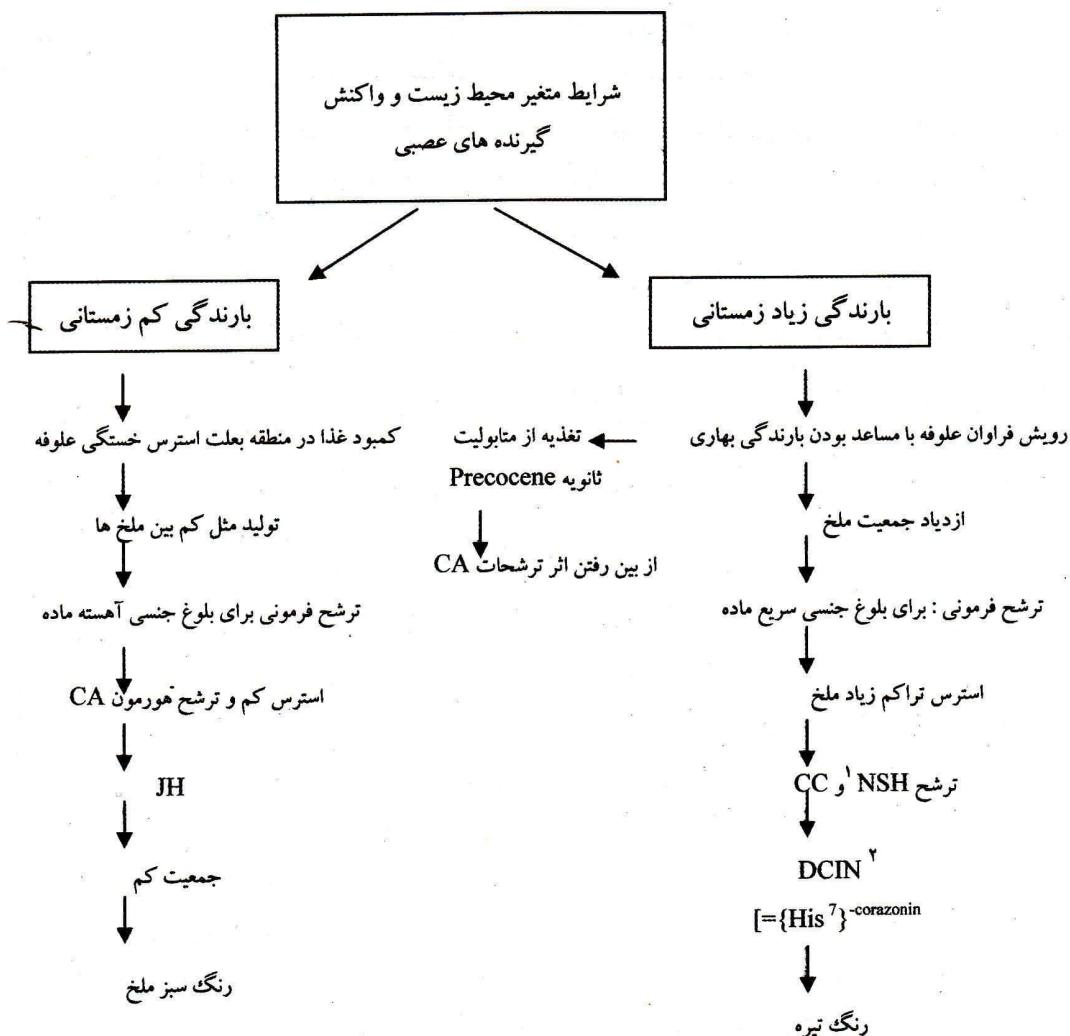
5 - reproduction=r

6- Reaction norm

1-Reaction oxygen species

مهاجرت چربی زیادی در بدن ذخیره می نمایند.

مرفومنتریک و اضافه شدن رنگدانه سیاه در کوتیکول
می شود. با تحولات متابولیسمی این ملخ ها قبل از



شكل ۱- عوامل مؤثر بر تفاوت رنگ و مرفومنتریک ملخ ها پس از درک استرس محیط با گیرنده های عصبی

قلب (CC) موجب رشد سریع دوره پورگی و کسب انرژی لازم برای حرکت میشود.

به طوری که واکنش به استرس ضمن ترشح سلولهای عصبی (NSC) واکنش متعادل یا استراتژی مناسب ملخ ها را در مقابل تغییرات محیط زیست بوجود می آورد (۱۱ و ۴۳).

استرس و ترشح هورمونها با تغییر متابولیسم ملخها موجب اضافه شدن دوره پورگی و تعداد پوست اندازی ملخ های دریائی، آسیائی و Nomodacris می شود. به عبارت دیگر استرس تراکم زیاد بر فعال کردن هورمون اکدیزون^۱ ملخ و ژن سیتوکرم تنظیم تنفس و متابولیسم سلولی (mRNA) مؤثر است بطوریکه منجر به تشکیل پروتئین ها و ژنهای دیگری طبق شمای زیر می شود (۱۲).

اکدیزون ۲ ؟ فعال شدن ژن های خاص
 ← ساختن پروتئین ← ? ← فعال - شدن
 سایر ژنهای

همانطور که در شکل ۳ ملاحظه می شود ترشح هورمون های مختلف در شرایط استرس مخصوصاً از گروه فنلی مانند فنیل آستونیتریل باعث مصرف بیشتر کاربوهیدراتها توسط ملخ ها شده و ذخیره چربی را در بدن جهت مهاجرت فرم بالدار زیاد می نماید. همانطور که شرح داده شد چربی ها نقش مهمی در ایجاد رنگ تیره به علت ترشح هورمون سلولهای عصبی ترشحی دارند چنانچه مصرف کورازونین^۲ و AKH^۳ از هورمون های مهم تنظیم متابولیسم بدن ملخ و تغییر کاراکترهای فازی در واکنش به محیط هستند (۳۰ و ۳۱). تزریق هورمون DCIN^۴ روی فرم سفید^۵ ملخ آسیائی می تواند رنگ آن را تیره تر

2 - Ecdyzone

3 - Corazonin

4 - Adipokinetic Hormone

5 -The Dark – Colour - Inducing

6 - Albino

ملخ ها پس از مهاجرت به مناطق زیستی جدید و طی دوره بلوغ جنسی هر گاه با استرس محیطی مواجه شوند تخم های دیاپوز دار در زمین می گذارند. در صورتیکه شرایط محیطی مساعد باشد ملخ های آسیائی سه نسل فعال را بوجود می آورند. یک نسل ملخ آسیائی در شرایط مساعد محیط زیست ۴۵-۶۰ روز طول می کشد. هر گاه نسل سوم آنها با شرایط سرد زمستانی رو برو شود مدت تکمیل یک نسل بین ۸ تا ۱۳ ماه به طول می انجامد (اشکال ۱ و ۲) (۲۴، ۱۷ و ۳۸).

واکنش متابولیسمی و هورمونی ملخ به استرس

فرآیندهای بیوشیمیایی که به علت استرس در سلولها ایجاد می شوند همراه با تغییرات هورمونی و متابولیسمی معمولاً با تغییر صفات و عدم تقارن فنتویپ ارگانیسم زنده همراه هستند (۹).

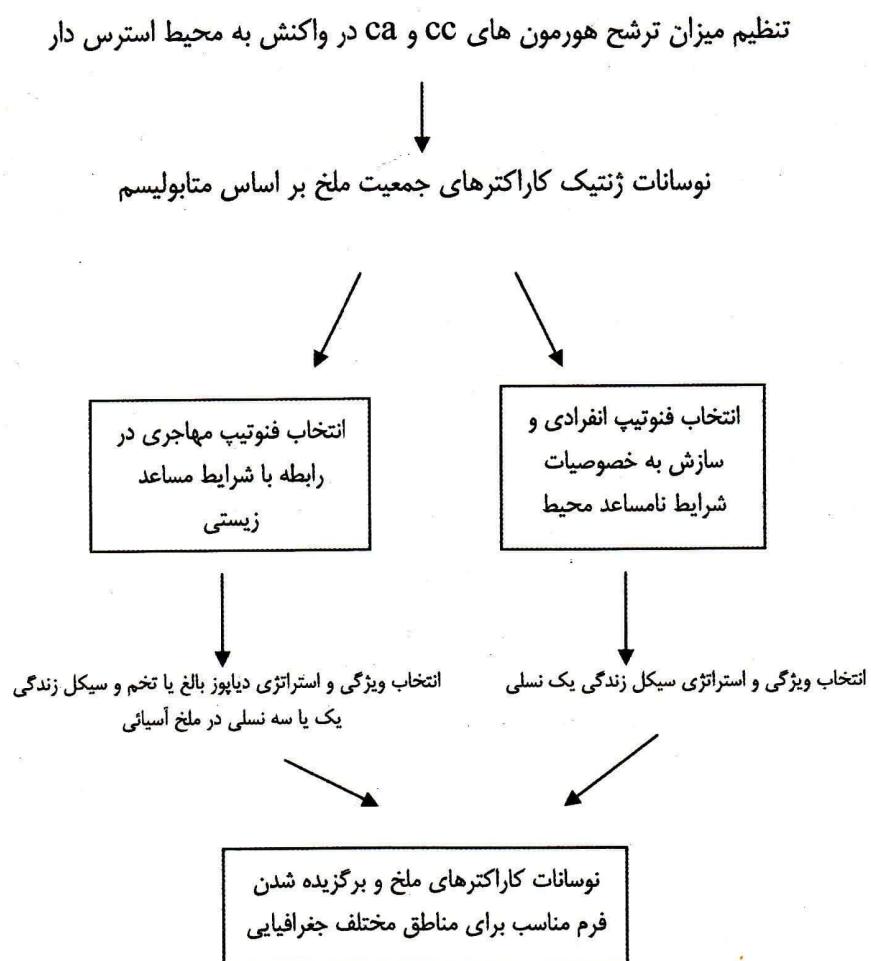
هر گاه تغییر کاراکترهای ملخ های مهاجر را تحولی در متابولیسم و تغییر رفتار آنها به علت تأثیر استرس به حساب آوریم طبق فرضیه وايت که در کتاب وات شرح داده شده تعذیه از علوفه استرس زده هم می تواند فاز طفیانی ملخ را بوجود آورد (۴۲). هنگام بروز فصل خشک و کم باران نوعی اسید آلی^۱ (ABA) موجب بسته شدن منافذ تنفسی برگ ها شده و عمل فتوستنتر را کاهش می دهد در چنین شرایطی گرامینه های استرس زده پروتئین و مواد غذایی متفاوتی در خود ذخیره می کنند. ملخ هایی که از گرامینه استرس زده تعذیه می کنند برای تأمین انرژی بدن بیشتر از معمول به آنها خسارت وارد می نمایند (۲۰ و ۴۲).

از یک طرف ملخ مصری می تواند با ترشح هورمون جوانی از CA به دیاپوز تولید مثلی برود. از طرف دیگر در شرایط زیستی مساعد غده روی

1 - Abscisic Acid = ABA

تأثیرات هورمونی که بر فیزیولوژی ملخ ها وارد می نماید می تواند بعلت استرس محیطی بوجود آمده باشد.

نماید. تزریق ۴ میلی لیتر تئوروپیتید یا کورازونین در مواد روغنی توانسته است رنگ سفید ملخ آسیائی را به رنگ تیره مبدل نماید (۴۵و۲۹). تئوری فاز اواروف که بعدها با مطالعات بیشتر مورد تأیید ملخ شناسان قرار گرفت، با تغییرات متابولیسمی و



شكل ۲- نمایش روابط فیزیولوژیک و اکولوژیک بر تغییر مرفوЛОژی و تولید فاز

این تغییرات می توانند نهایتاً، منجر به برگزیده شدن فرم سازش یافته با محیط جغرافیایی و گونه زایی ملخها گردند.
* برگرفته از: منابع شماره ۲۴، ۳۰ و ۴۷.

خصوصیات فاز مهاجری در شرایط خاص متابولیسمی ملخ است (۴۶).

تأثیر پاتوژن‌ها بر تغییر فاز ملخ

پاتوژن‌ها و پارازیت‌های موجب واکنش در سیستم ایمنی ملخ شده و سبب تولید مواد شیمیائی (۳) خاص دفع آنها تولید می‌شوند. عبارت دیگر پاتوژن‌ها باعث بالا رفتن هزینه متابولیسمی و تغییر ریتم تنفسی و تحریک سیتوکرم در تبادلات رادیکالی گازها می‌گردند.

بیماری‌های قارچی بووریا^۱ هشت روز پس از آلوده کردن ملخ موجب کشته شدن آن می‌شود. فاز مهاجر ملخ‌ها در مقابل حمله پاتوژن‌ها مقاومت بیشتری را نشان می‌دهند (۱۵).

ملخ‌های آلوده به پاتوژن قارچی آنتوموقتورال^۲ در فاز مهاجر بطور معنی داری بیشتر از ملخ‌های فاز انفرادی عمر می‌کنند. ملخ‌های انفرادی و مهاجر پس از بیمارشدن ۲ تا ۵ درجه سانتیگراد تپ می‌نمایند و برای رهائی از بیماری در مقابل آفتاب و اشعه مستقیم خورشید به استراحت می‌پردازند. از آنجائی که ملخ‌های انفرادی با فاصله زیاد از یکدیگر زندگی می‌نمایند شанс سرایت بیماری در بین آنها کمتر است. ملخ‌های مهاجر مقاوم به پاتوژن می‌توانند با تولید ماده ضد قارچی میسلیوم عامل بیماری را به سرعت از بین ببرند.^۳

مقاومت ملخ در مقابل عوامل بیماری‌زا می‌تواند به صورت محاصره میسلیوم‌ها در کپسول‌های ژله مانند و بیگانه خواری^۴ باشد (۴۴).

هر گاه تراکم موجب افزایش استرس شود چرا در مقایسه با فاز مهاجر ملخ‌های انفرادی حساسیت بیشتری در مقابل پاتوژن‌ها دارند؟

طرح کلی تأثیر نامساعد شدن محیط بر ترشح سلولهای عصبی (NSC) و تأثیر نئوروپیتیدها بر متابولیسم کلی ملخ را می‌توان مطابق با شمای شکل ۳ بصورت خلاصه نمایش داد (شکل ۳) (۱۲، ۱۶، ۲۸، ۲۹ و ۳۱).

همانطور که سلولهای عصبی ترشحی مغز (NSC) موجب ترشح هورمون جوانی و در نتیجه آهسته کردن متابولیسم می‌شود. استرس‌های محیط دائمی با ترشح هورمون‌ها و تنظیم مقادیر آنها^۱ موجب قابل تحمل شدن شرایط ناسازگار محیطی می‌گردند. مثلاً جمعیت‌های نتاج هر ملخ بر حسب ساختار ژنتیکی در مقابل متابولیت‌های ثانویه گیاه و استرس‌های محیط و واکنش مناسبی نشان می‌دهند. مثلاً پرکوسین^۲ نوعی تنظیم کننده رشد^۳ و ضد هورمون جوانی است. یعنی بر عکس هورمون جوانی عمل می‌نماید.

آزادی راکتین^۴ تدریجاً بر کارکترهای انفرادی جمعیت ملخ‌ها می‌افزاید و می‌تواند پوست اندازی و رشد پوره‌های ملخ را به تعویق بیاندازد (۴۰ و ۴۷). همانطور که رادیکال آزاد اکسیژن در سلولهای انسان موجب صدمه زدن به DNA می‌شود (۶). استرس در حشرات نوعی خود مسمومی را بیار می‌آورد که راهبردهای بیوشیمیایی دارد (۴۷). طبیعی است ملخ‌های انفرادی و آنهایی که دیاپوز طولانی دارند بعلت پائین بودن متابولیسم سلولی با تجمع رادیکال آزاد و احتمال موتاسیون کمتری مواجه می‌شوند. به همین جهت احتمال دارد تأثیر DCIN، ملانین^۵، سرکوبین و لیزوژیم^۶، اموکروم^۷ و سایر پیگمانهای کوتیکولی تیره، بعلت استرس محیط و ترشح هورمونها باشد که از

1 - Modulators

2 - Precocene

3 - Insect growth regulator (IGR)

4 - Azadirachtin

5 - Melanin

6 - Cercopins, Lysozymes

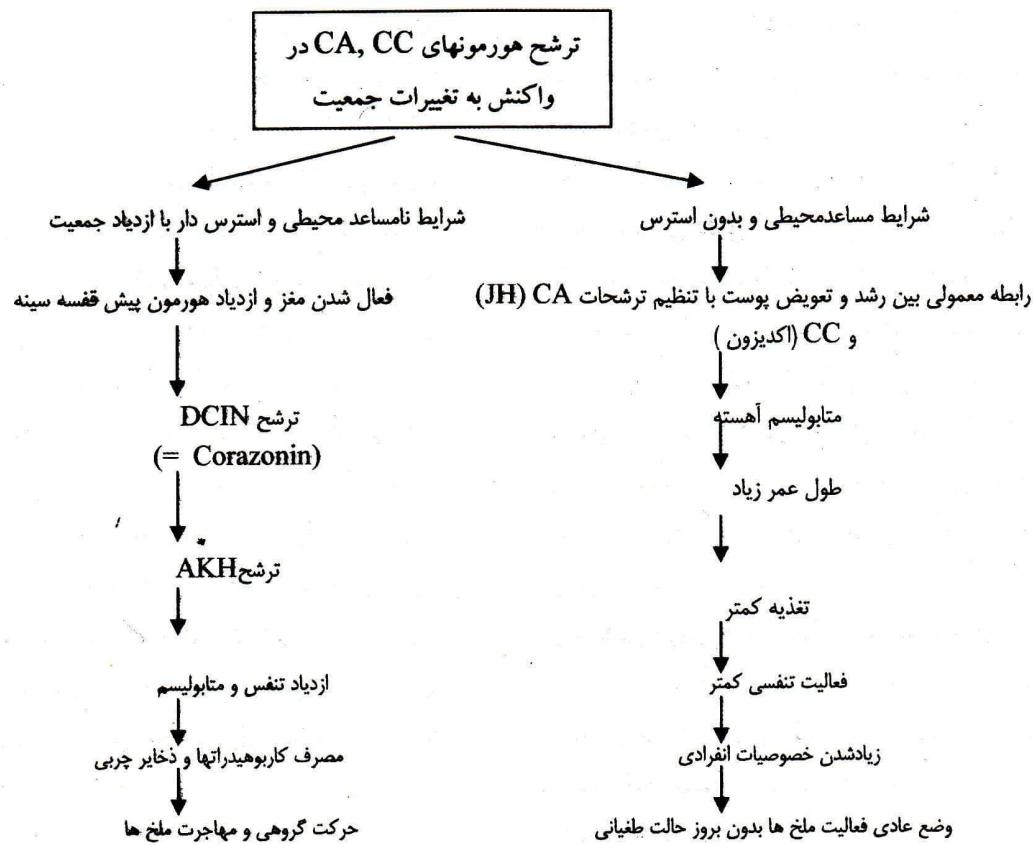
7 - Ommochromé

8- *Beauveria bassiana acridum*

9- Entomophthorales

10- Lysis

11- Fagocytozis



شکل ۳- تأثیر کلی هورمونها و استرس بر ازدیاد کاراکترهای (خصوصیات) انفرادی و مهاجری ملخها
از نظر نویسنده و با مراجعت به منابع علمی

در محیط نامساعد آلا توتروپین یا فاکتور CA بر سیستم عصبی تأثیر می‌گذارد. ترشحات عصبی و هورمون پروتوراسی کوتروپین^۱ از میزان متابولیسم ملخ میکاهد و کاراکترهای انفرادی را بوجود می‌آورد. فاکتور CC بعلت تماس پوره‌ها در جمعیت زیاد موجب بروز فعالیت‌های فاز مهاجری می‌شود.*

* برگرفته از: منابع شماره ۴۷، ۳۰ و ۲۴.

مرفیزم فازی به سه گروه فاز انفرادی، بینایی و مهاجری نمی پردازد. برای آنکه بدانیم چرا بعضی از ملخ‌ها قدرت تولید فاز دارند لازم است به بررسی آپومرفی^۲ تکاملی و تولید صفت مذکور در آنها توجه نمود. به نظر میرسد کشت وسیع غلات در جهان موجب تکامل فرم‌های فرصت طلب ملخ هنگام فراوانی غذا شده باشد. زمان این تغییر کاراکتر با مطالعه فیلوژنی دقیق آنها امکان پذیر است. نظر به اینکه تغییر فاز در شرایط اکولوژیک را نمی‌توان کاملاً^۳ گونه زائی^۳ برابر دانست مطالعات فیلوژنتیک در این زمینه به نتیجه قطعی نمی‌رسد. رابطه مولکولی، آنزیمی و فیلوژنتیک ارگانیسم‌های زنده در محدوده‌های جهش‌های مهم زیستی همانند منشأ تولید کروموزوم، لقاد جنسی و کدهای ژنتیک می‌تواند نقش استرس محیط را بر تحولات بیوشیمیائی آنزیم‌ها و کدهای ژنتیک توضیح دهدن (۲۲ و ۲۴). تأثیر ژنتیک و بیوشیمیائی استرس اکسیداتیو بر گیاهان نیز در سطح مولکولی و بین سلولی دقیقاً توسط دانشمندان مورد رسیدگی قرار گرفته است (۱۹).

تأثیر آنزیم‌ها و پتريدين بر بیوشیمی و تحولات رنگ حشرات در رابطه با درک شرایط زیستی و نوع غذا می‌تواند تأثیر زنجیره ای برای سطوح غذایی مختلف داشته باشد. لازم است نقش تغذیه از گرامینه استرس زده در تولید طغیان ملخ را همانند فرضیه کلی وايت بیشتر مطالعه نمود (۴۲ و ۴۳).

استرس واژه عمومی است که می‌تواند با تغییرات مولکولی سلول‌ها در ژنوم و نهایتاً صفات ارثی فرد تأثیر گذار باشد (۱۰ و ۲۵). در استرس اکولوژیک مبنای تولید مثل و ازدیاد جمعیت استرس محیط است (۸). ادامه استرس افزایش جمعیت می‌تواند تدریجاً به تغییر استراتژی سیکل زندگی برای انتخاب فرم انفرادی یا مهاجری ملخ بیانجامد.

ممدوحاً انتخاب طبیعی جمعیت‌های را نسبت به حمله پاتوژن مقاوم می‌نماید که برای خنثی کردن عوامل بیماری زا به صرف هزینه متابولیسمی بالاتری نیاز داشته باشند. ملخ‌های انفرادی برای ادامه زندگی حرارت ۳۸-۴۴ درجه سانتیگراد را بر حرارت‌های کمتر ترجیح می‌دهند. کوشش این ملخ‌ها برای استراحت در آفتاب و بالابردن حرارت بدن بدون داشتن متابولیسم فعال و تأمین ماده ضد قارچی یا عمل بیگانه خواری میسر نمی‌شود. ملخ‌های مهاجر برای ادامه زندگی حرارت‌های ۳۲-۳۸ درجه سانتیگراد را انتخاب می‌کنند.

حرارت کمتر در ارتفاعات که بارندگی بیشتری دارد و علوفه مرغوب تر است به ملخ‌های مهاجر امکان تأمین مواد دفاعی در مقابل عوامل بیماری زا را از گیاهان میزبان می‌دهد. این ملخ‌ها با شروع پرواز مهاجری و کسب حرارت بدنی (با وجودیکه تماس بیشتری با هم دارند) دفاع متابولیسمی بدنشان را در مقابل حمله پاتوژن بیشتر می‌نمایند (۸).

بحث

برای شرح مکانیسم عمل طبیعت و توسعه قدرت دانش بشری در پیشبرد تحقیق خاص داشتن تئوری کلی و مقدماتی ضروری است (۳۲). دلایل اکولوژیک طغیان ملخ‌ها در تئوری فاز گنجانیده شده است (۴۱). در چهارچوب تئوری فاز جزئیات عوامل مؤثر برای تغییر فاز در نشریات علمی متعددی انتشار یافته است (۲۹). در نتیجه این تحقیقات پیش‌بینی طغیان ملخ‌ها در خاور میانه و شمال آفریقا برای مدت محدودی میسر شد که نشریات مرکز بررسی‌های ملخ^۱ بشرح عوامل مؤثر بر طغیان ملخ‌ها می‌پردازد. تئوری فاز اواوف از نظر علمی مورد قبول کلیه حشره شناسان است ولی بشرح دلایل تکاملی مجزا شدن کاراکترهای پلی

ملخ ها ایجاد نمی شد تحقیقات مرکز بررسی های ملخ هنوز هم می توانست طغیان ملخ ها را بهمان دقت سی سال پیش مورد سنجش قرار دهد. از آنجائیکه اپیستازی و تأثیر استرس محیط بر جمعیت ملخها شدت متفاوتی دارند بنابراین لازمست دقیقاً تکامل فاز را از نظر استرس هاییکه بر آنها در هر محیط زیست وارد می آید، مورد مطالعه قرار داد.

بر اساس تئوری های جدید ژنتیک جمعیت، تغییر استراتژی موجود زنده همزمان با رعایت صرف هزینه های متابولیسمی و قوانین تکاملی مانند ویژگی، شایستگی، سازش با محیط و انتخاب صورت می گیرد. طغیان ملخ قبل از شرح تئوری فاز وقni انسان به توسعه کشت غلات پرداخت شروع شد و تغییر کاراکتر ملخهای انفرادی بر فرم فاز دارد نمیتواند از قوانین فیلوجنی تکاملی مجزا باشد (۴۲، ۴۳ و ۴۴). هر گاه تغییری در محیط زیست

منابع

۱. دواچی، ع. ۱۳۳۳. حشرات زیان آور ایران، ملخها و سایر حشرات زیان آور غلات. نشریه شماره ۲۱۱ دانشگاه تهران، ۲۵۲ ص.
۲. حجت، ح. ۱۳۸۱. آیا رابطه ای بین استرس و طغیان ملخ ها وجود دارد؟ خلاصه مقالات، پانزدهمین کنگره گیاهپزشکی ایران – دانشگاه رازی کرمانشاه، صص ۳۵۱ - ۳۵۲.
۳. خواجه زاده، ی.، آزمایش فرد، پ.، رجبی، غ. و شجاعی، م. ۱۳۸۰. بررسی اثر تراکم بر خصوصیات مرفومتریک. بیولوژیک جمعیت *Locusta migratoria* L. در شرایط آزمایشگاهی. مجله علمی پژوهشی علوم کشاورزی، جلد ۶۲ شماره های ۱ و ۲ صص ۴۵-۲۹.
۴. شادی، افشار، ۱۳۸۰. بررسی بیوکولوژی ملخ مراکشی *Dociostaurus maroccanus* Thub در استان گلستان. پایان نامه کارشناسی ارشد معادل – گروه گیاهپزشکی دانشگاه شهید چمران اهواز. ۹۷ ص.
۵. فاطمی، ج. ۱۳۷۱. مبانی ژنتیک کمی، ترجمه از دی، اس. فالکنز. موسسه انتشارات بهینه، ۲۵۹ ص.
۶. یزدی، ا. ۱۳۶۸. تغییرات جهش در ماده ژنتیک. نشر بنیاد فرهنگی متین با همکاری انتشارات قلم، ۵۲۷ ص.
7. Blanford, S., and Thomas M. B. 1999. Host thermal biology: the key to understanding host – pathogen interactions and microbial pest control. Agricultural and Forest Entomology, 1:195-202.
8. Bruno, J. F., John, J., Stachomiczx., and Mark, D. Bertness 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. Trends in Ecology and Evolution, 18: 119 -126.
9. Cadee, N. 2000. Aspects ecologique de la resistance au stress chez l'hirondelle de cheminee, *Hirundo rustica*. These de Doctorat de l'Universite Paris VI. Specialite: Ecologie, 53 pp, with five articles.

10. Capy, P. Gasperi, G., Biemont, C., and Bazin C. 2000. Stress and transposable element. Co evolution or useful parasites ? Heredity, 85: 101 – 106.
11. Chapman, R. F. 1982. The insects structure and function. Horward University Press, 819 p.
12. Descamps, M. 1961. Comportement du criquet migrateur African (*Locusta migratoria migratorioides* Rch. & Frm.) en 1957 dans la partie septentrionale de son aire de gregaration sur le Niger region de Niafunke. International African Migratory Locust Organisation, LOCUSTA, Non periodic Bulletin, 8: 280.
13. Drake, V.A., and Gatehouse, A. G. (eds). 1995. Insect migration; Tracking resources through space and time. Cambridge University Press.
14. Elliot, S. L., Blanford, S., and Thomas, M. B. 2002. Host– pathogen interactions in a varying environment: temperature, behavioural fever and fitness. Proceeding of the Royal society of Lond, B. 269:1599-1607.
15. Elliot, S. L., Blanford, S., and Thomas, M. B. 2003. Fever and phenotype, trangenerational effect of disease on desert locust phase state. Ecology letters, 6: 830-836.
16. Farrow, R. A., and Colless, D. H. 1980. Analysis of the interrelationships of geographical races of *Locusta migratoria* (L) by neumerical taxonomy with special reference to subspeciation in the tropics and affinities to Australian races. *Acrida*, 9:77-99.
17. Farrow, R. A. 1990. Flight and migration in acridids. In, R. E. Chapman and A. Joern (eds.). Biology of grasshoppers. Wiley, New York, pp: 227-314.
18. Green field, D., and pener, M. P.1991. Alternative schedules of male reproductive diapause in the grasshopper *Anacridium aegyptium* (L.): effects of the corpora allata on sexual behavior (Orthoptera: Acrididae). *Journal of Insect Behavior*, 5: 245-261.
19. Inze, D., and Montagu, M. V. 2002. Oxidative stress in plants. Taylor and Francis. London, New Yorke, 321 p.
20. Jarvis, W. R. 1992. Managing diseases in greenhouse crops. APS Press. Chapter 4; Environmental stress and predisposition to disease. America Phytopathological Society. St. Paul. Minnesota, USA, pp: 59-68.
21. Knell, R. 1998. Generation cycles. *Trends in Ecology and Evolution*, 13:186-190.
22. Maynard Smith, J., and Eos Szathmany 1995. The Major transitions in Evolution. W. H. Freema, 345 p.
23. Miall, R. C., and Mordue W. 1980. Precocene II has Juvenile – Hormone effects in 5th Instar *Locusta migratoria*. *Journal of Insect Physiology Physial*, 26: 361-364.

24. Mitter, C., and Schneider, J. C. 1987. Genetic changes and insect outbreak, pp: 505-432. In, Insect Outbreks. (P. Barbosa and J. C. Schultz, eds.), Academic Press, Inc. 577 p.
25. Moller, A. P., and Swaddle, J. P. 1997. Asymmetry, developmental stability, and evolution. Oxford University Press, 291 p.
26. Otto, S. P., and Michalakis, Y. 1998. The evolution of recombination in changing environments. Trends in Ecology and Evolution, 13:145-151.
27. Pener, M. P. 1987. Effects and applied potential of anti-hormones in acridids. In, Evolutionary Biology of Orthopteroid insects. (B. Baccetti, ed). Ellis Horwood Ltd. Chichester, England.
28. Pener, M. P. 1997. Endocrine factors and female-male coadaptations in reproductive diapause related strategies of Acridoiod insects, pp: 315-336. In, The Bionomics of Grasshoppers, Katydids and their Kin (eds. S.K. Gangwere and M.C. Muralirangan and Meera Muralirangan). CAB INTERNATIONAL.
29. Pener, M. P. 1991. Locust phase polymorphism and its endocrin relations. In, Advances in insect physiology. Academic Press, 23:79.
30. Pener, M. P., Ayali, A., and Golenser E. 1997. Adipokinetic hormone and flight fuel related characteristics of density – dependent locust phase polymorphism: a review. Comparative Biochemistry and Physiology, 117 B: 513-524.
31. Pener, M. P., and Yerushalmi, Y. 1998. The physiology of phase polymorphism, an update. Journal of Insect Physiology, 44: 365-377.
32. Price, P. W. 1997. Insect Ecology. John Wiley & Sons, Inc. 874 p.
33. Rees, H. H. 1977. Insect Biochemistry. John Wiley and Sons, 64 p.
34. Risch, S. J. 1987. Agricultural Ecology and Insect Outbreak, pp: 217- 238. In, Insect Outbreaks. (P. Barbosa and J.C. Schultz, eds.), Academic Press, Inc. 577 p.
35. Roff, D. 2002. Life History Evolution. Sinauer Associates. Inc. 572 p.
36. Rokas, A., Ladoukakis, E., and Zouros, E. 2003. Animal mitochondrial DNA recombination revisited. Trends in Ecology and Evolution, 18: 411417.
37. Sternburg, J. 1963. Autotoxication and some stress phenomena. Annul Review of Entomology, 8: 19-38.
38. Stenseth, N. C 1987. Evolutionary processes and insect outbreak, pp: 533 – 563, In; Insect outbreaks. (P. Barbosa and J. C. Schultz, eds.), Academic Press, Inc. 577 P.
39. Tapely, D. F., Weiss, R. J., and Morris, T. Q. (medical eds., 1985. Complete Home Medical Guide. Crown Publishers, Inc. 911 p.

40. Tawfik, A. I., Tanaka, S., Loof, A. D., Schoofs, L., Baggerman, G., Waelkens, Derua, E., Milner, R. Y., Yerushalmi, Y., and Pener, P., 1999. Identification of the gregarization- associated dark- pigmentotropin in locusts through an albino mutant. Proceeding of Natural Academic Science, USA, 96:7083-7087.
41. Uvarov, B. P. 1921. A revision of the genus Locusta with a new theory as to the periodicity and migration of locusts. Bulletin of Entomological Research, 12: 455-477.
42. Watt, A. D. 1994. The relevance of the stress hypothesis to insects feeding on tree foliage, pp: 73-85. In, Individuals, populations and patterns in ecology. (Leather, S. R., Watt, A. D. Mills, N. J., and Walters, K. F. A. eds.). Intercept, Andover, Hampshire.
43. Weisz, P. B. 1959. The Science of Biology. Mc Grow – Hill, Inc. 796 p.
44. Wilson, K., Thomas, M. B., Blanford, S., Doggett, M., and Simpson, S. J. 2002. Coping with crowds; density- dependent disease resistance in desert locusts. PNAS, 99: 5471- 5475.
45. Yerushamli, Y., Bhargava, K., Gilon C., and Pener, M. P., 2002. Structure-activity relations of the dark-color- inducing neurohormones of locusts. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 32: 909 – 917.
46. Yerushalmi, Y., and Pener, M. P., 2002. Age- dependent response of adults of a homochrome grasshopper, *Oedipoda miniata*, to the dark-colour- inducing neurohormone (DCIN) of locusts. Physiological entomology; 27: 165 – 169.

Ecological Stress and Locust Outbreak, an outlook at Locust Phase Research

S.H. Hodjat¹

Abstract

Locusts such as *Schistocerca gregaria* (Forskal), *Locusta migratoria migratorioides*, Reiche and Fairmaire, *Dociostaurus maroccanus* Thunberg are separated from other species of Acrididae (grasshoppers) because they produce gregarious phase. In this article it is speculated that ecological stress is the main factor for changing grasshoppers into locust. Locust outbreak and phase change are characterized by changing their hormonal system. Locust outbreak in relation to the phase polymorphism has been the subject of many studies and reviews. Density dependent factors in locusts change their morphometrics, physiology (colouration, enzymes), reproduction, cytogenetics and development as a result of phase transformation. There are some similarities between changes of locust to gregarious phase and insect outbreak after feeding on stressed plants. All stressors such as poor soil and dry season affecting plants can have some effects on locust phase transformation. Stress is a response to nonspecific environmental demand, and pathogen or parasites also produce stress response in locust. Environmental cues can produce reaction in stressed locust by gene expression and produce or change the endocrine and enzyme secretions. Therefore, polymorphic variation observed in locust populations during phase transformation is their response to local climate or host plant conditions. Factors affecting the fitness of locust can select special life history traits and may have been the reason for selection of locust life cycles as compared to grasshoppers.

Keywords: Locust, Grasshopper, Phase, Characteristics, Reaction to Environmental Stress

1- Emeritus Professor in Entomology, Plant Protection Department, College of Agriculture, Shahid Chamran University, Ahwaz, Khuzestan, Iran (narnia6@neda.net).