

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

سید حسین حجت^۱

چکیده

ملخ های مهاجر مانند ملخ دریائی (*Schistocerca gregaria* (Forsk.) ملخ آسیائی *Locusta migratoria* *migratoria* Reiche and Farsmaize و ملخ مراکشی *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 مرفومتیک، 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 حاصلخیزی خاک و کمی باران می توانند بر تغییر فاز و تولید فرم مهاجر ملخ تاثیر 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 ژن ها و تولید آنزیم ها یا ترشح هورمونها و غدد داخلی به شرایط استرس زای محیطی واکنش نشان میدهند. تغییرات مرفومتیک و آنزیمی ملخها هنگام تبدیل فاز همان واکنش آنها به آب و هوای نامساعد محلی و تولید علوفه استرس زده است. عوامل مزبور 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 تغذیه می نمایند. در چنین شرایطی ملخها از فاز انفرادی تدریجاً با تغییر کاراکترهای 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 برند. ملخ مراکشی در دشتهای 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 بنمائیم. استراتژی دوره زندگی ملخها طوری است که در شرایط مساعد اکولوژیک وقتی

۱- استاد بازنشسته گروه گیاهپزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه

شهید چمران اهواز (narnia6@neda.net)

تاریخ دریافت: ۸۳/۴/۸

تاریخ پذیرش: ۸۵/۴/۱۹

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 سؤالات 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 وجود می آید؟

۲- آیا طغیان ملخ پدیده کلی است که با فرضیه های وایت^۲ (۴۲) 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 پاتوژنها و 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 منحصراً 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 شبیه به ملخ دریائی نیست و غالباً مهاجرت های منطقه ای دارد. ملخ آسیائی دارای دیابوز تولید مثل در نرها و دیابوز در دوره تخم است. داشتن دیابوز نوعی استراتژی سیکل زندگی است، که توسط ملخ مورد استفاده قرار می گیرد، تا با شرایط اقلیمی منطقه سازش پیدا کند. دیابوز 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 دیابوز 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 مرفومتریک ملخ های آسیائی برای جمعیت هائیکه 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 وحشرات،

2 - White

3 - Neurohormones

1- Niafunke

منشاء تکاملی تولید فاز

درک 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 توأم 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 غدد 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 کاهند 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

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 جابجائی آلل ها، نوکلئو پروتئیدها و تغییر در توالی ژنوم DNA بر صفات کلی نتاج ملخ های محلی نیز مؤثر است (۶، ۱۶ 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 مترشحه 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. برعکس 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 (۱۸ و ۲۹) (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 شانس بقاء بیشتری را پیدا می کنند. ویژگی های مربوط به تولید فاز دو گانه در سیر سپرک *Gryllus firmus*

3- Differential expression

4 - Neuro secretary cells

5 -Corpora Cardiac

6- Corpora Alata

7- Juvenile Hormone

1- Cline

2-Gene Expression

می توانند، بر طبق فرضیه وایت 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 شانس 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^۲ 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 I 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). اثری شدن کاراکترهای فازی با کسب قدرت تبدیل آلفا کلیسروفسفات به نیروی 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 آنزیم 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^۱ (ROS) می تواند در پوست انسان لیوفوسین و در کوتیکول حشرات رنگدانه های متفاوتی را بعلت دوام استرس بوجود آورد (۱۹، ۳۳ و ۳۹).

رابطه طغیان ملخ با استرس اکولوژیک

محصولات مختلف زراعی و ارقام متفاوت آنها مرفولوژی خاصی دارند که مواد بیوشیمیائی ذخیره شده در ساقه و برگ آنها برحسب 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 محصولات 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 هائی 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

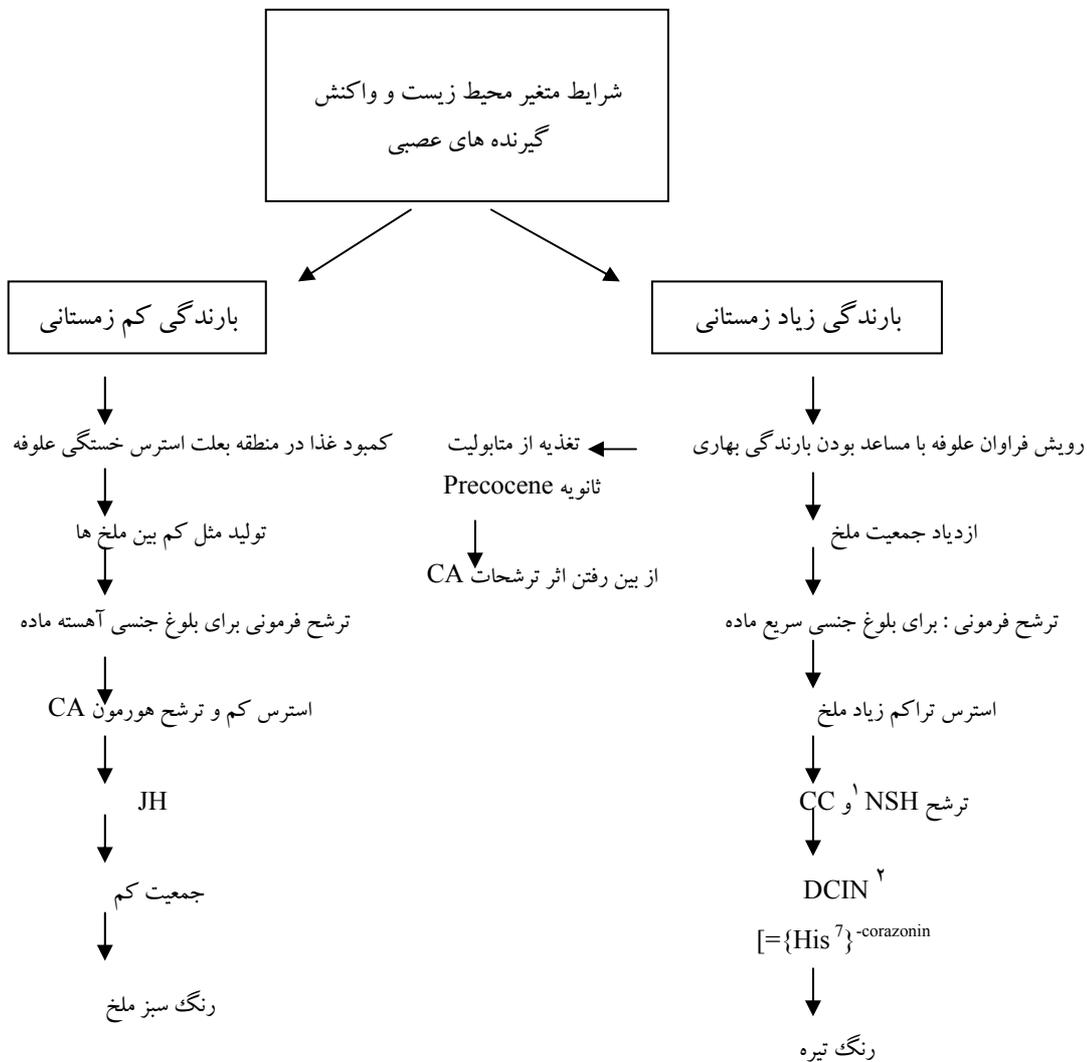
4- Environments, 1,2= E1 , E2

5 - reproduction=r

6- Reaction norm

1-Reaction oxygen species

مرفومتريک و اضافه شدن رنگدانه سياه در کوتيکول مهاجرت چربي زيادي در بدن ذخيره می نمايند. می شود. با تحولات متابوليسمی اين ملخ ها قبل از



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

1 - Neuro secretary hormones

2 -Dark Colour Inducing Neurohormones

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 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
 mRNA ← ساختن پروتئین ← ؟ فعال - شدن سایر ژنها

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 کاربوهدراتها 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^۳ و AKH^۴ از هورمون های مهم تنظیم متابولیسم بدن ملخ و تغییر کاراکترهای فازی در واکنش به محیط هستند (۳۰، ۳۱ و ۴۰). تزریق هورمون DCIN^۵ روی فرم سفید^۶ ملخ آسیائی می تواند رنگ آن را تیره تر

ملخ ها پس از مهاجرت به مناطق زیستی جدید و طی دوره بلوغ جنسی هر گاه با استرس محیطی مواجه شوند تخم های دیپوز 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 ۶۰-۴۵ روز طول می کشد. هر گاه نسل سوم آنها با شرایط سرد زمستانی روبرو شود مدت تکمیل یک نسل بین ۶ تا ۸ ماه به طول می انجامد (اشکال ۱ و ۲) (۱۳، ۱۷، ۲۴ 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 فنوتیپ ارگانسیم 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 وایت که در کتاب وات شرح داده شده تغذیه از علوفه استرس زده هم می تواند فاز طغیانی 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 فتوسنتز را کاهش می دهد در چنین شرایطی گرامینه های استرس زده پروتئین و مواد غذایی متفاوتی در خود ذخیره می کنند. ملخ هائی که از گرامینه استرس زده تغذیه 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 دیپوز تولید مثلی برود. از طرف دیگر در شرایط زیستی مساعد غده روی

2 - Ecdyzone

3 - Corazonin

4 - Adipokinetic Hormone

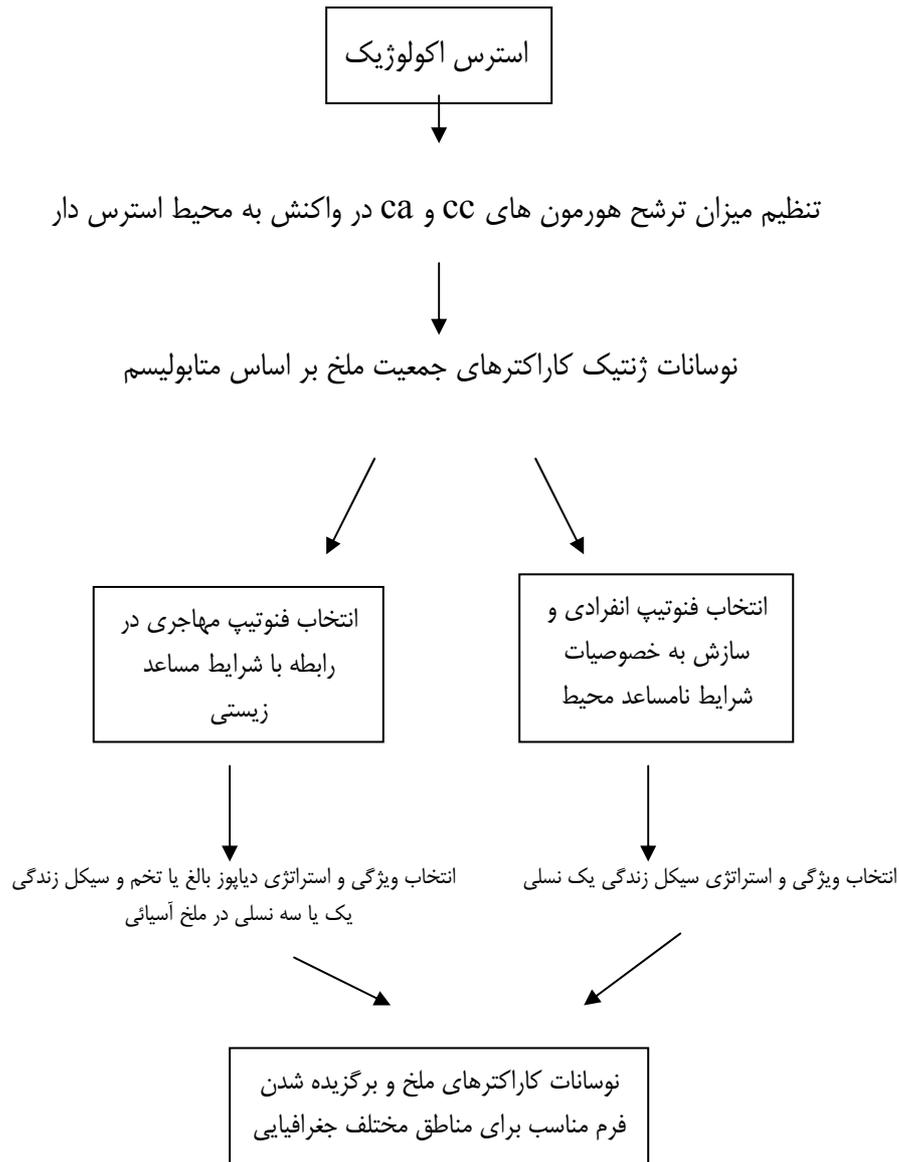
5 - The Dark - Colour - Inducing

6 - Albino

1 - Absisic 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 نئوروپیتید یا کورازونین در مواد روغنی توانسته است رنگ سفید ملخ آسیائی را به رنگ تیره مبدل نماید (۴۵ و ۲۹). تئوری فاز اواروف که بعدها با مطالعات بیشتر مورد تأیید ملخ شناسان قرار گرفت، با تغییرات متابولیسمی و



شکل ۲- نمایش روابط فیزیولوژیک و اکولوژیک بر تغییر مرفولوژی 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 پاتوژن ها بر تغییر فاز ملخ

پاتوژن ها و پارازیتوئیدها موجب واکنش در سیستم ایمنی ملخ شده و سبب تولید مواد شیمیایی (۳) خاص دفع آنها تولید می شوند. بعبارت دیگر پاتوژن ها باعث بالا رفتن هزینه متابولیسمی و تغییر ریتم تنفسی و تحریک سیتوکرم در تبادلات رادیکالی گازها می گردند.

بیماری های قارچی بووریا^۸ هشت روز پس از آلوده کردن ملخ موجب کشته شدن آن می شود. فاز مهاجر ملخ ها در مقابل حمله پاتوژن ها مقاومت بیشتری را نشان می دهند (۱۵).

ملخ های آلوده به پاتوژن قارچی انتومفتورال^۹ در فاز مهاجر بطور معنی داری بیشتر از ملخ های فاز انفرادی عمر می کنند. ملخ های انفرادی و مهاجر پس از بیمار شدن ۲ تا ۵ درجه سانتیگراد تب می نمایند و برای رهائی از بیماری در مقابل آفتاب و اشعه مستقیم خورشید به استراحت می پردازند. از آنجائی که ملخ های انفرادی با فاصله زیاد از یکدیگر زندگی می نمایند شانس سرایت بیماری در بین آنها کمتر است. ملخ های مهاجر مقاوم به پاتوژن می توانند با تولید ماده ضد قارچی میسلیوم عامل بیماری را به سرعت از بین ببرند.^{۱۰}

مقاومت ملخ در مقابل عوامل بیماری زا می تواند به صورت محاصره میسلیوم ها در کپسول های ژله مانند و بیگانه خواری^{۱۱} باشد (۴۴).

هر گاه تراکم موجب ازدیاد استرس شود چرا در مقایسه با فاز مهاجر ملخ های انفرادی حساسیت بیشتری در مقابل پاتوژن ها دارند؟

طرح کلی تأثیر نامساعد شدن محیط بر ترشح سلولهای عصبی (NSC) و تأثیر نئورویپتیدها بر متابولیسم کلی ملخ را می توان مطابق با شمای شکل ۳ بصورت خلاصه نمایش داد (شکل ۳) (۱۲)، ۱۶، ۱۷، ۲۸، ۲۹، ۳۱ و ۴۱).

همانطور که سلولهای عصبی ترشحی مغز (NSC) موجب ترشح هورمون جوانی و در نتیجه آهسته کردن متابولیسم می شود. استرس های محیط دائماً با ترشح هورمون ها و تنظیم مقادیر آنها^۱ موجب قابل تحمل شدن شرایط ناسازگار محیطی می گردند. مثلاً جمعیت های نتاج هر ملخ بر حسب ساختار ژنتیکی در مقابل متابولیت های ثانویه گیاه و استرس هر محیط واکنش مناسبی نشان می دهند. مثلاً پرکوسین^۲ نوعی تنظیم کننده رشد^۳ و ضد هورمون جوانی است. یعنی بر عکس هورمون جوانی عمل می نماید.

آزادی راکتین^۴ تدریجاً بر کاراکترهای انفرادی جمعیت ملخ ها می افزاید و می تواند پوست اندازی و رشد پوره های ملخ را به تعویق بیندازد (۲۷ و ۴۰). همانطور که رادیکال آزاد اکسیژن در سلولهای انسان موجب صدمه زدن به DNA می شود (۶). استرس در حشرات نوعی خود مسمومی را بار می آورد که راهبرد های بیوشیمیایی دارد (۳۷). طبیعی است ملخ های انفرادی و آنهایی که دیابوز طولانی دارند بعلت پائین بودن متابولیسم سلولی با تجمع رادیکال آزاد و احتمال موتاسیون کمتری مواجه می شوند. به همین جهت احتمال دارد تأثیر DCIN، ملانین^۵، سرکوپین و لیزوزیم^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

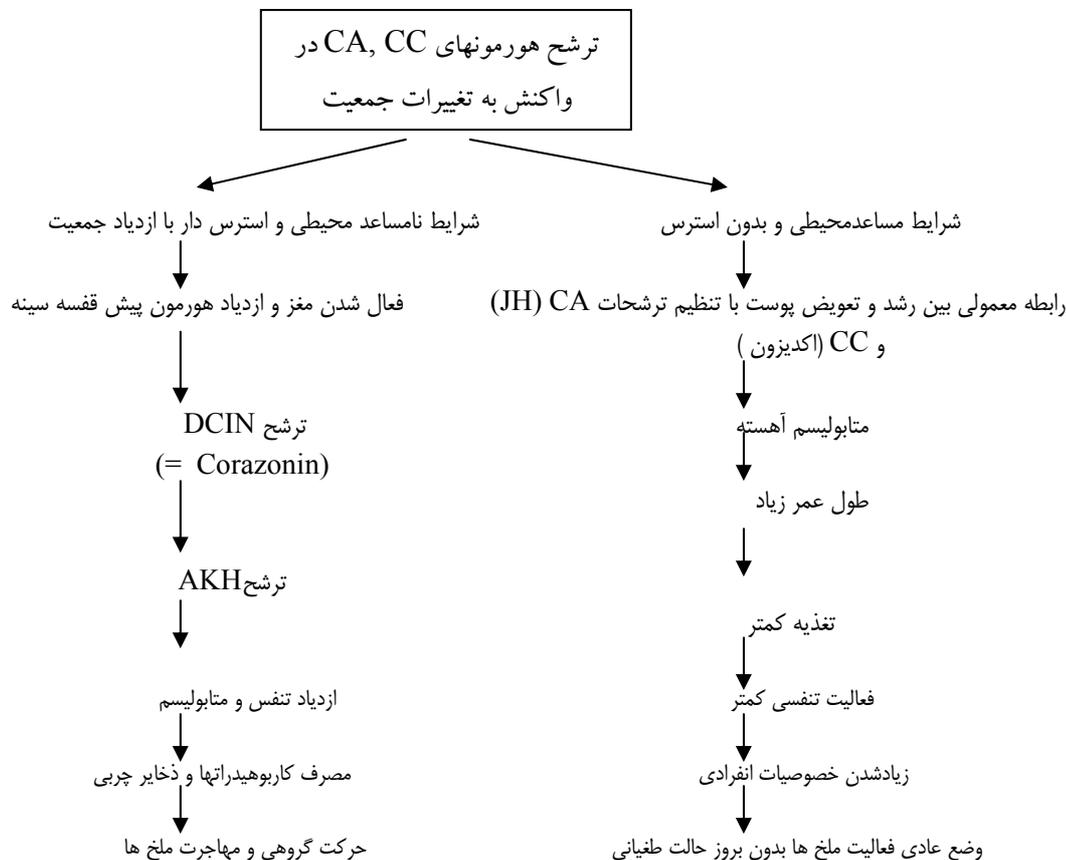
7 - Ommochrome

8- *Beauveria hassiana acridium*

9- Entamophthorales

10- Lysis

11- Fagocytosis



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

در محیط نامساعد آلا توتروپین یا فاکتور CA بر سیستم عصبی تأثیر می گذارد. ترشحات عصبی و هورمون پروتوراسی کوتروپین^۱ از میزان متابولیسم ملخ میکاهد و کاراکترهای انفرادی را بوجود می آورد. فاکتور CC بعلت تماس پوره ها در جمعیت زیاد موجب بروز فعالیت های فاز مهاجری می شود.*

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

مرفیزم فازی به سه گروه فاز انفرادی، بینابینی و مهاجری نمی پردازد. برای آنکه بدانیم چرا بعضی از ملخ ها 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 فرم های 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 نمی توان کاملاً گونه زائی^۳ برابر دانست مطالعات فیلوژنتیک در این زمینه به نتیجه قطعی نمی رسد. رابطه مولکولی، آنزیمی و فیلوژنتیک ارگانسیم های زنده در محدوده های جهش های مهم زیستی همانند منشا تولید کروموزوم، لقاح جنسی و کدهای ژنتیک می تواند نقش استرس محیط را بر تحولات بیوشیمیائی آنزیم ها و کدهای ژنتیک توضیح دهند (۶، 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 آنزیم ها و پتریدین بر بیوشیمی و تحولات رنگ حشرات در رابطه با درک شرایط زیستی و نوع غذا می تواند 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 وایت بیشتر مطالعه نمود (۴۲ و ۴۳). استرس واژه عمومی است که می تواند با تغییرات مولکولی سلول ها 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 می تواند تدریجاً به تغییر استراتژی سیکل زندگی برای انتخاب فرم انفرادی یا مهاجری ملخ بیانجامد.

معمولاً انتخاب طبیعی جمعیت هائی را نسبت به حمله پاتوژن مقاوم می نماید که برای خنثی کردن عوامل بیماری زا به صرف هزینه متابولیسمی بالاتری نیاز داشته باشند. ملخ های انفرادی برای ادامه زندگی حرارت ۳۸-۴۴ درجه سانتیگراد را بر حرارت های کمتر ترجیح می دهند. کوشش این ملخ ها برای استراحت در آفتاب و بالابردن حرارت بدن بدون داشتن متابولیسم فعال و تأمین ماده ضد قارچی یا عمل بیگانه خواری میسر نمی شود. ملخ های مهاجر برای ادامه زندگی حرارت های ۳۲-۳۸ درجه سانتیگراد را انتخاب می کنند.

حرارت کمتر در ارتفاعات که بارندگی بیشتری دارد و علوفه مرغوب تر است به ملخ های مهاجر امکان تأمین مواد دفاعی در مقابل عوامل بیماری زا را از گیاهان میزبان می دهد. این ملخ ها با شروع پرواز مهاجری و کسب حرارت بدنی (با وجودیکه تماس بیشتری با هم دارند) دفاع متابولیسمی بدنشان را در مقابل حمله پاتوژن بیشتر می نمایند (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 ملخ ها در تئوری فاز گنجائیده شده است (۴۱ و ۴۱). در چهارچوب تئوری فاز جزئیات عوامل مؤثر برای تغییر فاز در نشریات علمی متعددی انتشار یافته است (۲۹). در نتیجه این تحقیقات پیش بینی طغیان ملخ ها در خاور میانه و شمال آفریقا برای مدت محدودی میسر شد که نشریات مرکز بررسی های ملخ^۱ بشرح عوامل مؤثر بر طغیان ملخ ها می پردازد. تئوری فاز اوارف از نظر علمی مورد قبول کلیه حشره شناسان است ولی بشرح دلایل تکاملی مجزا شدن کاراکترهای پلی

2- Apomorphy

3- Speciation

1- Anti Locust Research Bulletin, London

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 ایستازی و تأثیر استرس محیط بر جمعیت ملخها شدت متفاوتی دارند بنابراین لازمست دقیقاً تکامل فاز را از نظر استرس هائیکه 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 وقتی انسان به توسعه کشت غلات پرداخت شروع شد و تغییر کاراکتر ملخهای انفرادی بفرم فاز دارد نمیتواند از قوانین فیلوژنی تکاملی مجزا باشد (۱۳)، ۴۲، ۴۳ و ۴۴). هر گاه تغییری در محیط زیست

منابع

۱. دواجی، 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.، رجیبی، غ. و شجاعی، م. ۱۳۸۰. بررسی اثر تراکم بر خصوصیات مرفومتربیک. بیولوژیک جمعیت *Locusta migratoria* L. در شرایط آزمایشگاهی. مجله علمی پژوهشی علوم کشاورزی، جلد ۶۲ شماره های ۱ و ۲ صص ۲۹-۴۵.
۴. شادی، افشار، ۱۳۸۰. بررسی بیواکولوژی ملخ مراکشی *Docioctaurus 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, transgenerational 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 Outbreaks*. (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 Acridoid insects, pp: 315-336. In, *The Bionomics of Grasshoppers, Katydid 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: 411-417.
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.