

فاز و بررسی‌های جدید دلایل انتشار ملخ صحرائی

Schistocerca gregaria (Forsk., 1775) (Orthoptera; Cyrtacanthacridinae)

سید حسین حجت^{۱*}، ابراهیم سلیمان نژادیان^۲

۱- موزه استاد جلال افشار- گروه گیاه پزشکی- پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران - کرج

۲- گروه گیاهپزشکی، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه آزاد اسلامی واحد خوراسگان، اصفهان

چکیده

تغییر فاز ملخ صحرائی از فرم انفرادی به مهاجر در اثر استرس‌های محیطی از طریق ایجاد تغییرات وراثتیکی (اپی ژنتیک) به وجود می‌آید. این کاراکتر مهاجرتی با خاصیت برگشت پذیری حداکثر طی سه نسل ایجاد می‌شود. افزایش جمعیت، کم شدن میزبان‌های گیاهی یا تخریب خرد زیستگاه‌های مناسب برای زندگی فاز انفرادی از عوامل مهم استرس زای محرک می‌باشند. تغییرات وراثتیکی موجب تغییر مولکولی شبکه اندوپلاسمی سلول‌ها و متیل دار شدن " آر ان ای" می‌گردد. از ۳۱۹ متابولیت موجود در ملخ صحرائی، متابولیت‌های کارنیتین و مشتقات اسیل نقش مهمی در تغییر فاز این حشره دارند. با توجه به نقش استرس‌ها در زیستگاه ای اولیه در به حرکت در آوردن جمعیت عظیمی از ملخ‌های صحرائی، برای پیش بینی طغیان و کنترل این آفت خطرناک باید مطالعات بیشتری بر روی عوامل استرس زا در زیستگاه‌های فاز انفرادی انجام گردد. این مقاله مروری است بر مطالعات جدید چگونگی انتقال اثر عوامل استرس زای محیطی بر روی تغییرات وراثتیکی، فیزیولوژیک و هورمونی ملخ‌های صحرائی در تبدیل فاز انفرادی به مهاجری.

واژه‌های کلیدی: ملخ صحرائی، وراثتیکی، استرس، فاز

* نویسنده رابط، پست الکترونیکی: seyedhossein.hodjat@yahoo.com

تاریخ دریافت مقاله: ۹۸/۱۰/۳ - تاریخ پذیرش مقاله: ۹۹/۲/۱۲



مقدمه

چند شکلی^۱ در سلسله جانوری امری نسبتاً متداول است (Simpson *et al.*, 2011). از مثال های روشن در این باره می توان به تعیین جنسیت وابسته به درجه حرارت در ماهی ها و خزندگان اشاره کرد که طی آن درجه حرارت محیط در دوره رشد روی نر یا ماده بودن جانور تاثیر دارد (Navarro *et al.*, 2011). حشرات به جهت غنای گونه ای و تنوع از موفق ترین رده های جانوری روی زمین هستند. قسمتی از این موفقیت مدیون چند شکلی آنهاست که طی آن با یک ساختار ژنتیکی بیش از یک فنوتیپ را در آن ها به وجود می آورد. متامورفوز در حشرات با دگرذیسی کامل و تولید لارو، شفیره و حشره کامل؛ داشتن شاخ کوتاه یا بلند در سوسک های سرگین؛ وجود افراد بالدار و بی بال در شته ها و دو شکلی در ملخ ها بعضی مثال های بارز چندشکلی در حشرات هستند (Simpson *et al.*, 2011).

تبدیل فاز های انفرادی و مهاجری به هم یک چند شکلی برگشت پذیر یا انعطاف پذیر^۲ است که طی آن شکل، رفتار، واکنش های عصبی-شیمیایی و فیزیولوژیکی ملخ ها را تغییر می دهد (Verlinden *et al.*, 2009; Uvarov, 1966). طی انتقال فازی در ملخ ها شکل ظاهری مثل اندازه بدن و رنگ از صفات قابل مشاهده ای هستند که در این حشرات تغییر می کنند (Pener & Simpson, 2009; Uvarov, 1966). در حالت انفرادی افراد بزرگتر و رنگ آن ها جهت نامشخص بودن در زیستگاه دایمی هم آهنگی بیشتری با محیط نسبت به ملخ های مهاجری که براق هستند دارا می باشند. همچنین از نظر صفات ریزتر مورفولوژیکی مثل شکل و اندازه چشم ها، بال ها، شاخک ها، پای عقب و همینطور توزیع دریافت کننده های حسی روی بدن در دو حالت انفرادی و مهاجری متفاوت هستند (Pener & Yerushalmi, 1998). در نرهای مهاجر به علت تجمع پروتیین زرد رنگ در زیر کوتیکول رنگ آن ها زرد براق می شود (Sas *et al.*, 2007).

تغییرات فاحش فیزیولوژیکی و رفتاری مختلف نیز در ملخ های انفرادی و مهاجر دیده می شود. این تغییرات شامل طول عمر، سوخت و ساز، واکنش های ایمنی و فیزیولوژیکی، ترشحات غدد درون ریز و تولید مثل می باشند (Wang & Kang, 2014). در ملخ دریایی در فاز انفرادی تعداد تخم نسبت به فاز مهاجری بیشتر ولی اندازه تخم ها کوچکترند (Maeno & Tanaka, 2009). از نظر رفتاری ملخ های انفرادی بطور عادی از همدیگر دوری می کنند در حالیکه افزایش جمعیت آن ها در فاز مهاجری باعث تجمع آن ها و تشکیل گروه های عظیمی می شود که در سر راه خود خسارت زیادی به گیاهان وارد می کنند (Pener & Simpson, 2009). ملخ دریایی در فاز مهاجری نسبت به فاز انفرادی دامنه میزبانی وسیع تر و توان حرکتی بیشتر داشته و بعکس فاز انفرادی در اغلب اوقات روزها به پرواز در می آید (Pener, 1991; Uvarov, 1977). همچنین ملخ های مهاجر در انتخاب راهکارهای مختلف تغذیه ای خود، توانایی بیشتری در یادگیری رابطه بو و میزبان نسبت به افراد در فاز انفرادی دارند (Simos *et al.*, 2013).

علاوه بر اختلاف شکل، رنگ، و رفتار، در ملخ های دریایی، زیستن در گروه های بزرگ و نیاز به رفتارهای گروهی باعث شده تا حجم مغز ملخ در فاز مهاجری به میزان ۳۰٪ از مغز افراد در فاز انفرادی بیشتر شود. به نظر می رسد مغز بزرگتر به آن ها اجازه می دهد ترکیبی از ردهای حسی را از ارتفاع بالاتر دریافت نموده و به عنوان یک عمومی خوار گیاهی در گروه های بزرگی که در آنها رقابت داخل گونه ای بالاست موفق باشند (Ott & Rogers, 2010).

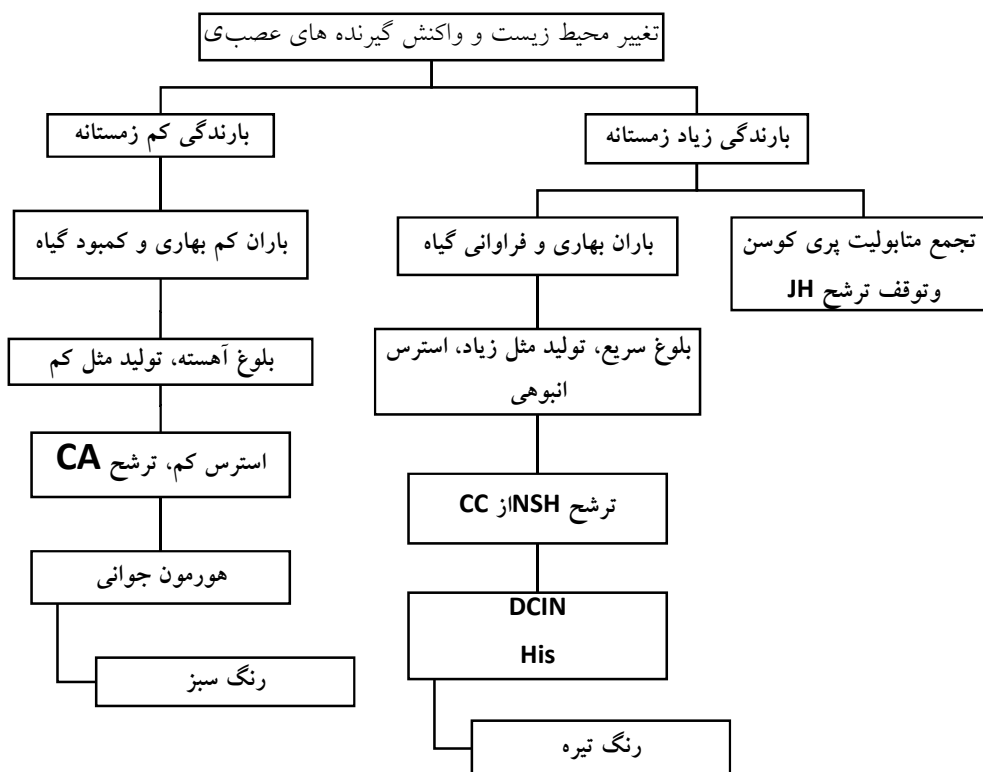
² flexible

انتقال فازی در ملخ دریایی یک انتقال برگشت پذیر است. تغییر برگشت پذیر فنوتیپی توانایی یک موجود است تا بتواند با یک ساختار ژنتیکی جهت سازگاری با محیط‌های مختلف شکل‌های متفاوت به خود بگیرد (Whitman & Ananthakrishnan, 2003; Pigliucci, 2001). برای این تغییر نیاز به یک زمان نسبتاً معین دارد. ملخ‌های دریایی می‌توانند در مدت فقط چند ساعت رفتار مهاجری به خود بگیرند ولی تغییر رنگ، مورفولوژی و فیزیولوژی تولید مثل با سرعت کم و بتدریج با تشکیل شکل‌های بینابینی در مدت چند نسل انجام می‌شود (شکل ۵) (Pener & Simpson, 2009). سرعت تغییر رفتار بستگی به انعطاف کوتاه مدت عصبی دارد در حالیکه واکنش‌های مورفولوژیکی مثل تغییر ساختار مغز یا تغییر مورفولوژی ماهیچه‌ها طی چند نسل صورت می‌گیرد (Burrow *et al.*, 2011; Simpson & Miller, 2007).

تغییر کاراکتر ملخ‌ها از فاز انفرادی به فاز مهاجر مربوط به اثر استرس بر گیاهان میزبان آنها هم می‌باشد. در فصل خشک و کم باران بسته شدن منافذ تنفسی گیاه از میزان فتوسنتز آنها کم می‌کند. گرامینه‌های استرس زده پروتئین و مواد غذایی متفاوتی در خود ذخیره می‌کنند. این مواد در گیاهان استرس زده ارزش تغذیه‌ای کمی برای ملخ‌ها دارند به همین علت تغذیه زیادتر ملخ‌های صحرایی مهاجر باعث بروز خسارت بیشتری بر محصولات و مراتع می‌شود. پاتوزن‌ها و پارازیتوئیدها نیز استرس‌زا هستند. ملخ‌های آلوده به عوامل بیماری‌زا یا پارازیتوئیدها هزینه متابولیسمی بالاتری دارند و نمی‌توانند با آنتی‌اکسیدان‌ها رادیکال‌های آزاد بدن خود را خنثی کنند. ملخ‌های بیمار شده انفرادی حرارت بدنشان ۲-۵ درجه بیشتر از ملخ‌های سالم می‌شود. معمولاً ملخ‌های انفرادی بیمار در مقابل آفتاب استراحت می‌کنند و از یکدیگر فاصله می‌گیرند. عدم تراکم جمعیت در ملخ‌های بیمار شانس تبدیل آنها به فرم مهاجر را کم می‌کند.

تاکنون هیچ عاملی که به تنهایی باعث انتقال فازی در ملخ شود تشخیص داده نشده است. هرچند طی دو دهه گذشته چندین عامل در این مورد ذکر گردیده است (Ernst *et al.*, 2015). ازدیاد جمعیت، کم شدن میزبان‌های گیاهی و تخریب محیط زیست از عواملی هستند که از سال‌ها پیش تایید شده است (Hodjat, 2006; Uvarov, 1921). تحریک پای عقب یکی دیگر از علل تغییر فاز ملخ می‌باشد (Ellis, 1959). در ملخ همه‌جائی استرالیایی با نام *Chortoicetes terminifera* تحریک شاخک‌ها برای آغاز تغییر از فاز انفرادی به مهاجری پیشنهاد شده است. بارو و همکاران دو مسیر تحریکات بینایی و بویایی و انتقال آن به مغز و دیگری مسیر سینه‌ای که بوسیله اطلاعات تماسی حاصل می‌شود را پیشنهاد نمودند (شکل ۵) (Burrow *et al.*, 2011). در پوره‌ها نه فقط تحریکات تماسی بلکه مجموعه‌ای از تحریکات بینایی و بویایی حاصل از هم‌گونه‌ای‌ها و همچنین افراد از گونه‌های دیگر باعث آغاز تغییر فاز می‌شود (Leo Lester *et al.*, 2005). بعضی از مواد شیمیایی مترشح از افراد دیگر و یا دید ملخ‌های در حال پرواز در ملخ صحرایی از عوامل تغییر فاز شناخته شده‌اند. حجت به استرس محیطی ناشی از کمبود میزبان گیاهی اشاره دارد. نامبرده درک شرایط محیطی از طریق بینایی، لامسه و شاخک‌ها توسط ملخ‌های انفرادی و انتقال آن به سیستم عصبی و هورمون‌های عصبی ترشحی را دلیل تغییر فاز می‌داند (شکل ۱) (Hodjat, 2006).

تغییر فنوتیپی نقش حیاتی در تکامل سازگاری جانوران دارد، ولی مکانیزم موظف در به وجود آمدن این پدیده هنوز به طور کامل شناخته نشده است (Wu *et al.*, 2012). با وجود این که درک شرایط محیطی استرس‌زا از طریق بینایی، لامسه، بویایی و شیمیایی مورد قبول بیشتر محققین ملخ‌شناس می‌باشد، اما چگونگی و مسیر انتقال این درک دریافتی برای ایجاد تغییرات مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی و رفتاری موضوع مطالعات بسیاری از حشره‌شناسان است که هدف این مقاله اشاره مختصر به نظرات و پیشنهادات دانشمندان در این زمینه است.



شکل ۱- عوامل موثر بر تفاوت رنگ دریا بی پس از درک استرس محیط با گیرنده های حسی. CA=Corpra allatum, CC=Corpora. cardiacum, NSH=Neurosecretory Hormones, DCIN=Dark Colour Inducing Hormone, His=Histone (Hodjat, 2006)

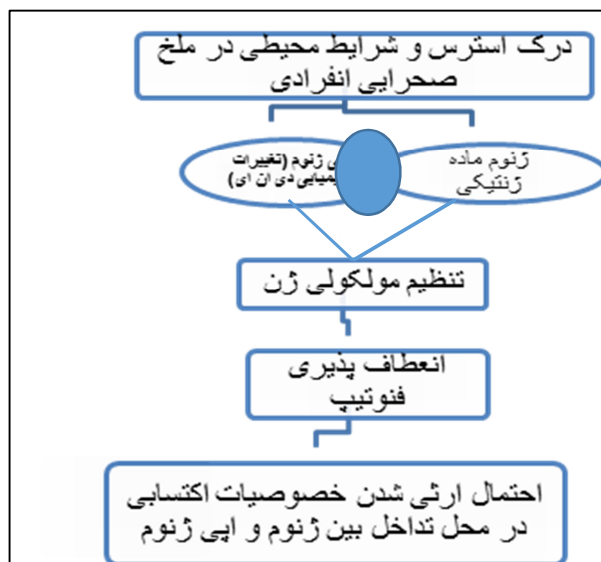
اپی ژنتیک چیست؟

اپی ژنتیک یا وراژنتیک به معنی خاص عبارت از تغییرات قابل توارث میوتیکی و میتوتیکی بیان ژن است بطوریکه هیچ تغییری در توالی DNA رخ نمی دهد (Haig, 2004). به معنی عمومی تر تغییر در ساختار کروموزوم را اپی ژنتیک گویند (Bird, 2007). اپی ژنتیک تا همین چند سال اخیر مورد توجه نبوده است (Ernst et al., 2015). استرس محیط زیست بر ژنتیک ملخ های صحرائی اثر می گذارد و باعث ارثی شدن خصوصیات اکتسابی محیط ملخ و سازش آن ها با شرایط اکولوژیک کانون های زیستی آنها می شود (شکل ۲). در ژنتیک تغییر آلل ها و در اپی ژنتیک تنظیم عمل ژن ها باعث انتقال صفات می شود. اپی ژنتیک بدون تغییر آلل ها و واحدهای اثر گذار ژنتیک از راه مولکولی و متیل دار شدن^۳ دی ان ای به تدریج بر تغییر فاز ملخ اثر می گذارد. (Glastad et al., 2019). متیل دار شدن نوکلئوتید CpG و تولید پروتئین هیستون^۴، در دی ان ای جنین هنگام رشد^۵ حشره تغییر کد مارکر^۶ و کپی برداری^۷ آن را به وجود می آورد (Berdan et al., 2017).

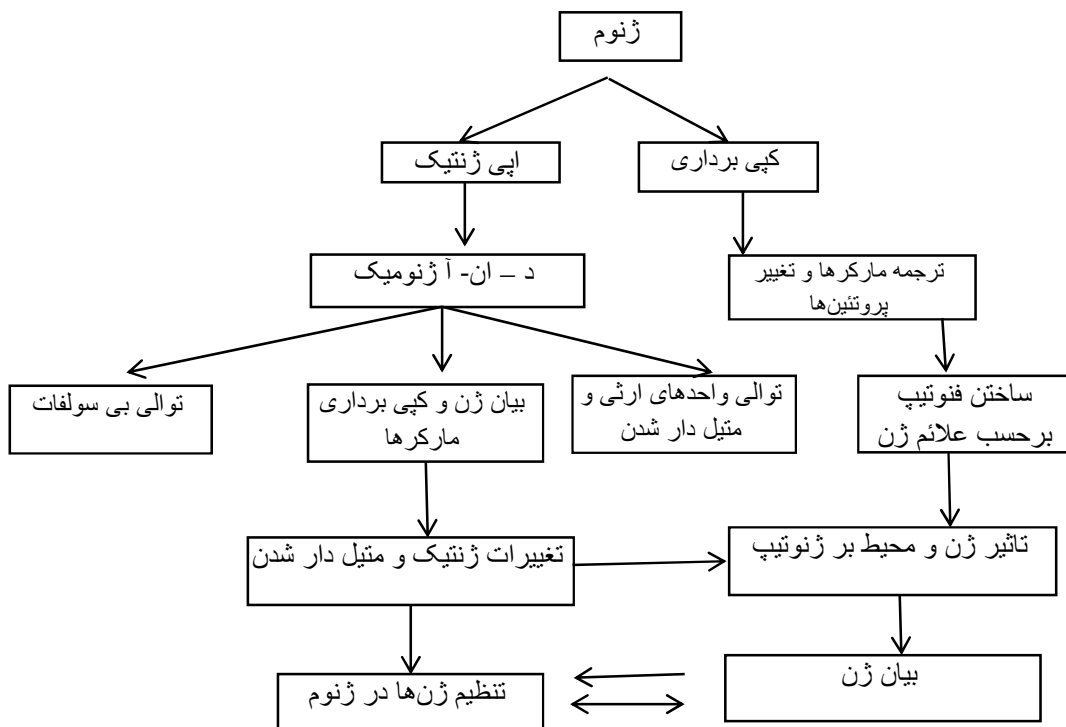
^۳ Histone
^۴ Metilation
^۵ ontogeny
^۶ Code Marker

دی نوکلئوتیدها هنگام کد گذاری و کپی برداری به هیستون هشت^۸ تایی تبدیل شده و رابطه ژن ها با رشد جنین را به وجود می آورند. با کم شدن میزبان های گیاهی در محیط و درک استرس و شرایط محیطی نوع کپی برداری و کد ژن ها تغییر پیدا می کنند و موجب تغییر رفتار ملخ می شود. کپی برداری متفاوت کد ژن ها می تواند موجب بروز فاز مهاجر شود (شکل ۲).

از مکانیزم های اپی ژنتیک می توان به متیل دار شدن سیتوزین^۹ روی DNA، تغییرات در پروتئین هیستون، جایگیری نوکلئوزوم و تنظیم آر ان ای بدون کد اشاره نمود. در حشره شناسی به چنین مکانیزم هایی به ندرت توجه شده است زیرا سطوح متیل دار شدن در حشرات و سایر بی مهرگان پایین و غیر قابل ردیابی می باشد (Ernst et al., 2015). با کشف کار سیستم "دی ان ای" متیله شده در زنبور عسل اروپایی (Wang, 2006)، و امکانات آزمایشگاهی بررسی مطالعات اپی ژنوم و اپی ژنتیک دوباره توجه به نقش اپی ژنتیک در حشرات معطوف گردید (Beeler, 2014). از طرف دیگر تنوع سیستم های اپی ژنتیکی در حشرات سبب گردیده تا از این موجودات به عنوان مدلی جالب برای درک متیل دار شدن "دی ان ای" استفاده شود. همانطور که اشاره شد نر یا ماده بودن وابسته به دما در خزندگان و ماهی ها، شاخ بلند و کوتاه داشتن سوسک سرگین و دو شکلی بودن ملخ مهاجر و انفرادی و بسیاری مثال های دیگر در اثر اپی ژنتیک به وجود می آیند. فعالیت های هورمونی، بیان ژن، تناوب پیرایش در RNA و متیل دار شدن DNA از تغییراتی هستند که نشان داده شده اند در به وجود آمدن دوشکلی ملخ ها موثرند (Gilbert & Epel, 2009; Garland & Kelly, 2006). هر چند چرخه علامت دهی و شبکه های تنظیمی جهت انتقال علائم محیطی برای این تغییر فنوتیپی کاملاً شناخته شده نیستند (Robinson et al., 2008).



شکل ۲- تأثیر شرایط استرس زای محیط بر ژنوم و اپی ژنوم (اقتباس از: Norouzitab et al., 2018)



شکل ۳- تغییرات مولکولی ژنوم و جنین که موجب ارثی شدن اپی ژنتیک فاز ملخ صحرايي تا سه نسل می شود. اقتباس از Ekbolom & Galindo, 2011.

اپی ژنتیک و تولید انرژی پرواز در ملخ ها

برای تامین انرژی پروازهای مهاجرتی به سوخت و ساز چربی و کربوهیدرات نیاز است که تحریک اولیه آن علاوه بر استرس های محیطی، می تواند شروع پرواز بالغین نیز باشد. فعالیت پرواز از طریق ارتباط عصبی، سلول های عصبی- ترشحی غده فوق قلبی^{۱۱} که غده ای است درون ریز منتقل می شود. بخشی از این غده حاوی سلول های ترشحی آدیپوکیتیک^{۱۱} است که در اثر این تحریکات، هورمون های پپتیدی به همین اسم (AKHs) ترشح می کنند (شکل ۴). هورمون های پپتیدی با سیستم علامت دهی به "چربی بدن"^{۱۲} می رسند و باعث به حرکت در آمدن چربی و گلیکوژن در "چربی بدن" می شوند.

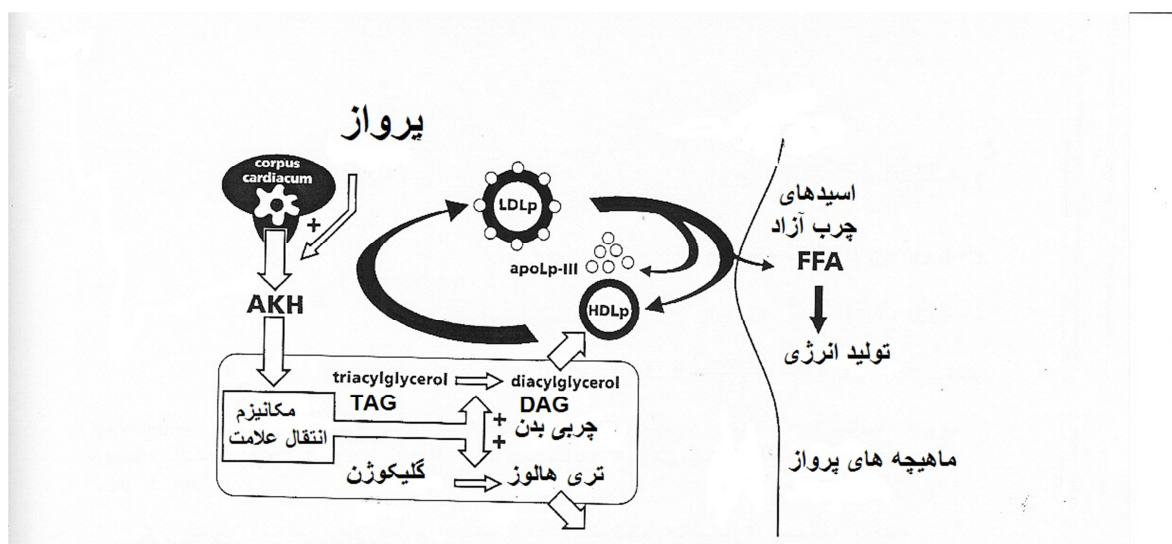
رها شدن هورمون های AKH از غده فوق قلبی(CC) عوامل تنظیم کننده پیچیده ای را در گیر می کنند تا روی مقدار AKH سلول ها تاثیر بگذارند. اتصال این پپتیدهای عصبی به دریافت کننده های نامشخصی در غشاء سلول های "چربی بدن" موجب تنظیم و تعدیل فرآیندهای متابولیکی متوالی مثل تغییر گلیکوژن به تری هالوز^{۱۳} و تغییر تری اسیل گلیسرول^{۱۴} (TAG) به دی اسیل گلیسرول^{۱۵} (DAG) و انتقال آن به ماهیچه های پرواز می شود. برای اتصال این

^{۱۱} Corpora Cardiac=(CC)
^{۱۱} Adipokynetic
^{۱۲} Fat Body
^{۱۳} Trehalose
^{۱۴} Triacylglycerol
^{۱۵} Diacylglycerol

لیپوفورین‌ها به ماهیچه‌ها نیاز به یک هورمون محرک در خون است که بتواند بطور متناوب چربی را از جای غنی از چربی به قسمت‌های فقیر از چربی برساند که این کار توسط آپولیپورین III^{۱۶} که به شکل چربی آزاد و یا متصل وجود دارد صورت می‌گیرد (شکل ۴). بدون شک با کشف روش‌ها و ابزار جدید می‌توان در آینده رازهای بیشتری از مدل دریافت انرژی در فاز مهاجری را کشف نمود (Van Der Horst *et al.*, 1999).

تغییرات دیگر اپی‌ژنتیکی در ملخ‌ها

اولین گزارش اپی‌ژنتیک در ملخ آسیایی (*Locusta migratoria*) در ۱۹۵۱ توسط ویات داده شد (Wyatt, 1951). طبق این گزارش ۹۶٪ سیتوزین‌های ^{۱۷} "دی ان ای" در این ملخ متیل دار شده بودند. ۶۰ سال بعد از آن تاریخ بوئر جان همکاران مشاهده نمودند که در بافت‌های مختلف ملخ دریایی (*Schistocerca gregaria*) نیز به میزان ۱/۹-۱/۳ در صد از مجموع سیتوزین‌های "دی ان ای" متیل دار گردیده اند و ۹۰٪ متیله شدن در سیتوزین‌هایی که متعاقب آن‌ها گوانین توسط باند فسفات به هم اتصال داده شده اند (CpG) ایجاد می‌شود. همچنین مشاهده گردید بدن ملخ‌ها حاوی آنزیم‌هایی است که از وقوع اپی‌ژنتیک به وجود می‌آیند و سطوح بیان آن‌ها با انبوهی جمعیت ملخ ارتباط دارد (Boerjan *et al.*, 2011). ثبت خصوصیات اکتسابی در "دی ان ای" به ترتیب زیر می‌باشد



شکل ۴ برای شروع پرواز گلیکوژن در بخش مخزن گلیکوژن "چربی بدن" به تری‌هالوز و برای پروازهای طولانی در بخش ذخیره چربی تری‌اسیل‌گلیسرول (TAG) به دی‌اسیل‌گلیسرول (DAG) تبدیل می‌شوند. این دو ماده ساخته شده همراه با جریان خون به ماهیچه‌های پرواز می‌رسند (Van Der Horst *et al.*, 1999). با ادامه پرواز مقدار دی‌اسیل‌گلیسرول در خون نسبت به تری‌هالوز بیشتر می‌شود.

۱- تغییرات مولکولی در شبکه آندوپلاسم سلولی (ER) (Malhorta and Kaufman, 2011)

۲- ساختن پروتئین هشت تایی هیستون^{۱۸}

۳- تاثیر مارکرها در کپی برداری ژن و برقراری رابطه با جنین (شکل ۵ و ۶)

^{۱۶} ApoLP III
^{۱۷} Cytosine
^{۱۸} Histone Octamere

با رفع استرس، تفاوت های فازی ملخ پس از درک شرایط محیط و اکولوژیک برطرف می شود. ساکت کردن ژن ها پس از درک شرایط محیطی با خاصیت انعطاف پذیری یا برگشت پذیری انجام می شود (Burggren, 2017). بررسی های انجام شده از توالی بیان ژن با استفاده از مارکرها نشان داده اند که بین استرس فیزیولوژیک ملخ صحرائی و تغییر متابولیسم در ترجمه توالی نسخه برداری روابط مولکولی وجود دارد. برای تایید تحقیقات مربوط به اثر اپی ژنتیک بر فاز ملخ لازم است کلیه کروموزوم هایی که در کروماتین آنها عوامل محیطی تغییر مولکولی داده اند مورد مطالعه قرار گیرند. کلیات مربوط به راههای مختلف اثر اپی ژنتیک بر فنوتیپ و چند شکلی در مقالات (Lo *et al.*, 2018; Burggren 2017; Cullen *et al.*, 2017; Qin *et al.*, 2017; Burggren and Crews 2014; Carey, 2013; Laiolo *et al.*, 2013; Deaton and Bird, 2011; Loof *et al.*, 2006).

ژنوم ملخ دریایی در مقایسه با سایر حشرات تقریباً بیشترین تغییرات اپی ژنتیکی را دارا می باشد ولی از خیلی از حشرات راسته راست بالان مثل ملخ آسیایی و آبدزدک تغییرات اپی ژنتیکی کمتری می کند. با این که مشخص شده کنترل اپی ژنتیکی در تبدیل فازها دخالت دارد، ولی به غیر از مشاهده ارتباطی بین تغییرات اپی ژنتیکی و ایجاد فاز، تاکنون شواهد مشخص و دقیقی بدست نیامده است (Ernst *et al.*, 2015). با وجود این که برخی از فرایندهای متیل دار شدن ملخ دریایی مشخص شده ولی اختلاف آن ها در دو فاز مورد مطالعه قرار نگرفته است. مطالعات در مورد تغییرات متیلی تا کنون بر اساس تمام بدن یا مغز کامل صورت گرفته در حالیکه ممکن است بعضی اختلافات اپی ژنتیکی مربوط به بخشی از اعضاء درگیر، برای مثال نواحی بخصوصی از مغز یا حتی بعضی از سلول ها باشد. تحقیقات آینده باید با هدف آشکار نمودن مکانیزم های کنترل اپی ژنتیک در تغییر فاز تمرکز یابد. با توجه به اختراع تکنیک های جالب و جدید در دستکاری معین ژن و پروتیین و تجزیه یک عدد سلول، زمان مناسبی است تا مکانیزم های مولکولی انتقال فاز و دوشکلی ملخ ها بیشتر مورد مطالعه قرار گیرند (Ernst *et al.*, 2011).

متابولیت ها و تغییر فاز

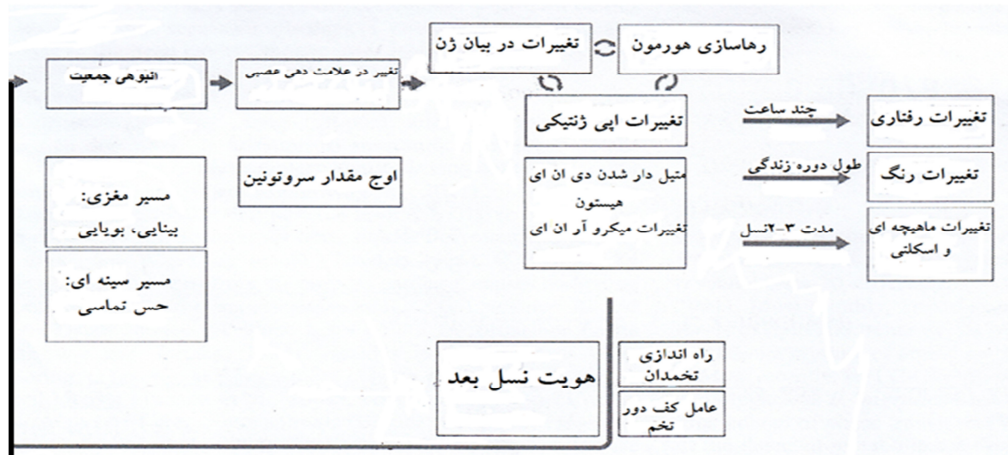
تجزیه متابولیتی همولنف ملخ نشان داده که متابولیت ها از نظر مقدار و تعداد در همولنف افراد در فازهای انفرادی و مهاجری متفاوتند. جمعا ۳۱۹ متابولیت که بسیاری از آن ها در سوخت و ساز چربی ها شرکت دارند در دو فاز مهاجری و انفرادی ملخ ها شناخته شده اند (Wu *et al.*, 2012). مشاهده شده که ۴۵/۵ درصد متابولیت های شناخته شده در فاز مهاجری یعنی در رابطه با تراکم جمعیت تغییر می کنند. کارنیتین و مشتقات اسیل یا استیل آن از متابولیت هایی هستند که مقادیر آن در دو فاز متفاوت و حتی در دوره انتقال فازی با زمان تغییر می کنند. کارنیتین از طریق هدایت متابولیسم چربی و تاثیر روی سیستم عصبی، به عنوان مواد واسط برای انتقال فازی شناخته شده است. این متابولیت تغییرات رفتاری و متابولیکی در دوره انتقال فاز ایجاد می کند و دیده شده که تزریق متابولیت کارنیتین به بدن ملخ انفرادی خصوصیات رنگ ملخ مهاجری ظاهر شده است. به همین جهت تجزیه متابولیکی همولنف راهکار امیدوارکننده ای است تا مولکول های علامت دهنده اصلی تنظیم کننده فازها را روشن نماید (Wu *et al.*, 2011).

متابولیت پری کوسن^{۱۹} که منشاء گیاهی دارد نیز بر روی غده کورپورا آلتا^{۲۰} تاثیر گذاشته و از ترشح هورمون جوانی جلوگیری می کند. با مناسب شدن پوشش گیاهی در زیستگاه های انفرادی این ماده بیشتر در اختیار ملخ قرار می گیرد. در نتیجه ملخ ها زودتر به بلوغ جنسی می رسند و تخم ریزی بیشتری انجام می دهند. با تخم ریزی بیشتر انبوهی پوره ها زیادتیر شده و باعث استرس بیشتر می شود و فاز مهاجری را به وجود می آورد (Amsalem *et al.* 2014; Hodjat,

^{۱۹} Pericocene
^{۲۰} Corpora allata

2006(شکل ۱). عوامل استرس زا مثل تکرار تماس بدن ملخ‌های انفرادی باهم که ناشی از تراکم جمعیت آن هاست می‌توانند تغییر رنگ را ایجاد کرده و ملخ‌ها رنگ سبز تیره به خود بگیرند. وقتی شرایط زندگی در کانون‌های دائمی مناسب نیست هورمون جوانی به اندازه کافی ترشح می‌شود و در نتیجه غده پیش قفس سینه هورمون اکدیزون جهت پوست اندازی ترشح می‌کند که در نتیجه بالغین دیرتر ظاهر می‌شوند و تولید مثل کمتری هم خواهند داشت (Hodjat, 2006).

علاوه بر سراتونین هورمون کورازینون^{۲۱} موجب تغییر رنگ تدریجی ملخ‌های انفرادی از سبز به تیره رنگ می‌شود (Tanaka, 2006). ضمناً آمین‌های بیوژن^{۲۲} که در سیستم هورمونی ملخ‌های انفرادی همانند آدرنالین در انسان عمل می‌کنند در تبدیل فاز بسیار مؤثر هستند. بیوژنیک آمین‌ها در سلول‌های بدن حشره تولید می‌شوند و از راه غشاء سلول^{۲۳} بر سیستم اعصاب اثر نموده باعث تغییر فاز انفرادی به مهاجری می‌شوند (Peric-Mataruga et al, 2006). گرچه غلظت چند متابولیت شیمیایی_عصبی در دوفاز انفرادی و مهاجری متفاوت هستند ولی غلظت سروتونین در دوره انتقال طی چند ساعت افزایش می‌یابد (شکل ۲) (Rogers, et al., 2004). سروتونین در تنظیم فاز اهمیت دارد و تزریق آن در ملخ دریایی و آسیایی هم توانسته است فاز مهاجری را به وجود آورد (Ma, et al., 2011; Anstey et al., 2009). هرچند بعضی از محققین تاثیر سروتونین را روی تیرگی پوره‌های تازه تفریخ شده (Tanaka & Nishide, 2013) یا رفتار جذب و دفع پوره‌ها به هم (Maeno, et al., 2011) مشاهده نکرده‌اند. طی آزمایشات



شکل ۵- مدل فرضی اپی ژنتیکی در ملخ: انبوهی باعث تغییرات در علامت دهی عصبی و هورمونی، بیان ژن و اپی ژنتیک شده و در نتیجه تغییرات عمده‌ای در رفتار، فیزیولوژی و مورفولوژی ملخ در مقیاس‌های زمانی مختلف به وجود می‌آید. علاوه بر این تغییرات هورمونی، بیان ژن و اپی ژنتیک بر روی یکدیگر تاثیر می‌گذارند. علائم اپی ژنتیکی تغییرات در دوره پوست اندازی و تشکیل تخم را دائمی می‌کند. تخم‌ها در داخل تخمدان و کیسه تخم یا مایع کف آلود اطراف آن تحت تاثیر قرار می‌گیرند. وقتی نتاج هم با انبوهی مواجه می‌شوند، تغییرات اپی ژنتیکی باعث تغییرات مورفولوژیکی و فنوتیپی طولانی مدت فاز مهاجری می‌شود (Ernst et al., 2015).

^{۲۱} Corazonin^{۲۲} Biogen Amines^{۲۳} G- membrane^{۲۴} Endoplasmic reticulum = ER

گو و همکاران، کار سروتونین دوطرفه است و در تبدیل فازها به یکدیگر دخالت دارد (Guo *et al.*, 2013a). علاوه بر سروتونین، دوپامین متابولیت دیگری است که از نظر رفتاری و رسوب رنگدانه در تبدیل فازها به هم موثر می باشد (Ma, *et al.*, 2011).

کورازونین^{۲۴} همراه با هورمون جوانی در ایجاد رنگ ملخها در هر دو فاز موثر است. کورازونین از غده فوق قلبی (کورپورا کاردیاکا) ترشح می شود و باعث تیرگی رنگ پوست (Vandersmissen *et al.*, 2006) و ایجاد قوس برجسته پشتی بیشتری در پیش قفس سینه می شود (Tanaka, 2006). هورمون جوانی رنگ سبز را در ملخهای انفرادی ایجاد می کند ولی وقتی با کورازونین باشد رنگ تیره به وجود می آورد. تغییر نسبت های ابعاد بدن برای مهاجری شدن و کاهش تعداد اندامک های حسی روی شاخکها در ملخهایی که پرورش انبوه شده بودند نیز به کورازونین نسبت داده می شود (Maeno & Tanaka, 2004).

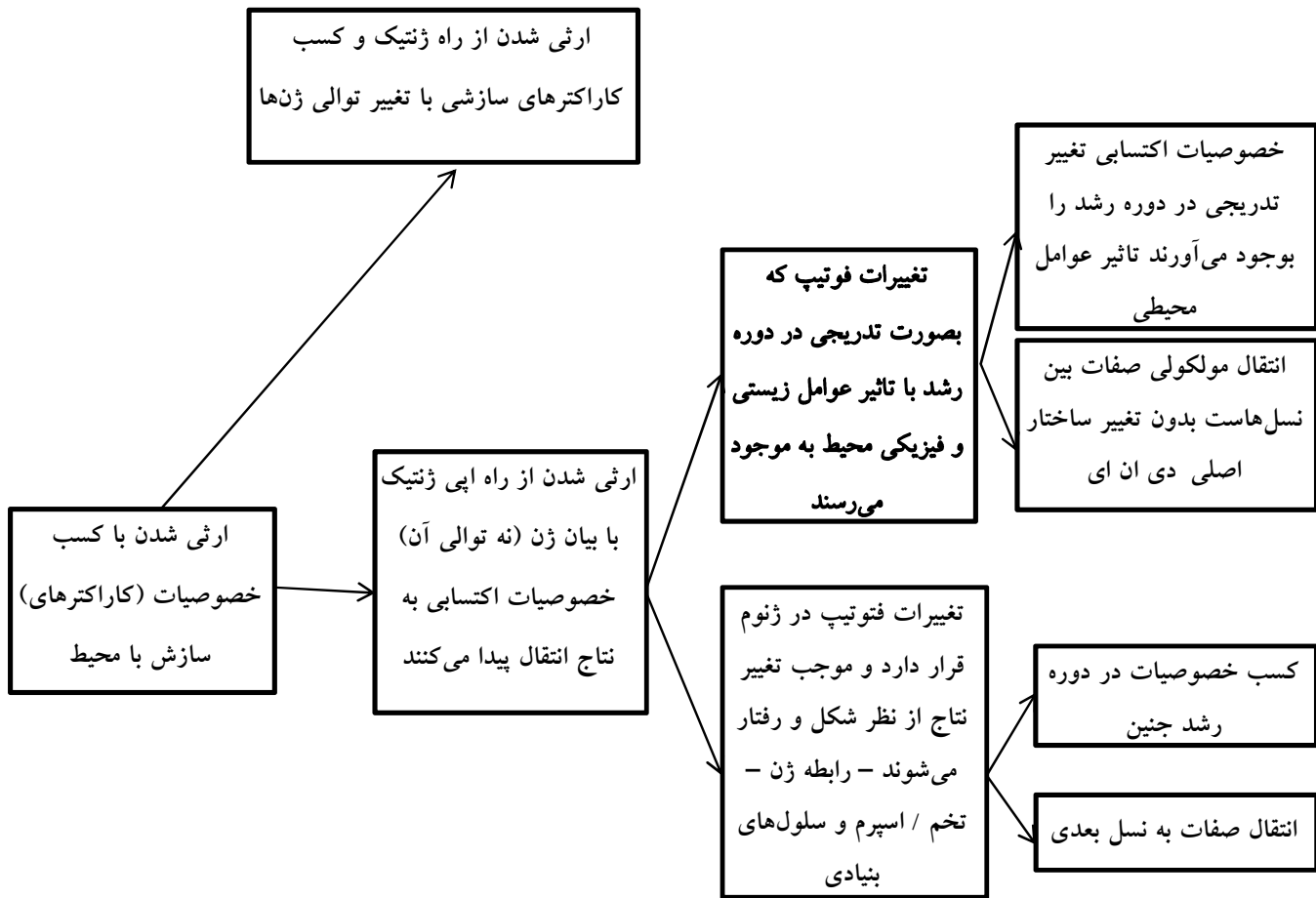
استرس های محیط زیست ملخ انفرادی معمولاً با ترشح هورمون ها خنثی می شوند. مثلاً آزادی راکتین^{۲۵} باعث پایداری کاراکتر انفرادی در ملخهای صحرائی می شود. در شرایط مناسب محیط زیست ملخهای انفرادی به دلیل پایین بودن متابولیسم با تجمع رادیکال آزاد کمتری مواجه هستند و علائم فاز مهاجری در آنها به ظهور نمی رسد. برعکس اضافه شدن جمعیت موجب ترشح ملانین^{۲۶}، سرکوپین^{۲۷} اموکروم^{۲۸} و سایر پیگمان های تیره شده و باعث تبدیل فرم انفرادی به مهاجری می شوند. (Hodjat, 2006).

شبکه آندوپلاسم^{۲۹} سلولها با درک استرس محیط از راه روزنه غشاء جی^{۳۰} ترشحات خود را به همولنف می رساند (Hodjat, 2006) گرچه هنوز دقیقاً تغییرات مولکولی شبکه اندوپلاسم سلول در ملخ صحرائی مشخص نشده است ولی این ترشحات در مگس سرکه تحولات طول عمر و تغییر میزبان را به وجود می آورند.

جنبه های تکاملی فاز در ملخ صحرائی

تبدیل فاز انفرادی به مهاجری همراه با تفاوت های زیادی در شکل و رفتار ملخ در دو فاز است که ممکن است منجر به شروع گونه زایی^{۳۱} شود. بررسی های زیادی برای یافتن راز پیدایش گونه های جدید انجام گرفته است. هرگاه فاز شروع گونه زایی باشد، تبدیل فرم های بی زیان حشرات به آفات خطرناک مورد توجه کارشناسان این رشته می باشد. ملخ های صحرائی، مصری، آسیایی و مراکشی در ایران می توانند با جمعیت های زیاد طغیان کرده و خسارت زیادی ببار آورند. خانواده ملخ صحرائی^{۳۲} حاوی ۳۴۱ جنس و ۱۰۲۷ گونه است. روابط اجدادی و تکاملی ملخها بدون بررسی های اپی ژنتیک قبلاً شرح داده شده است (Song, 2005, 2018). گونه ملخ صحرائی آمریکایی (*Schistocerca americana*) که از اجداد ملخ صحرائی در آسیا می باشد بدون اینکه مهاجرت کند در

^{۲۴} Corazonine
^{۲۵} Azadirachtin
^{۲۶} Melatonin
^{۲۷} Cerepin
^{۲۸} Ommochrome
^{۲۹} Endoplasmic Reticulum
^{۳۰} G membrane
^{۳۱} Speciation
^{۳۲} Acrididae



شکل (۶) رابطه شرایط اکولوژیک و انتقال صفات از راه اپی ژنتیک و ترشح هورمون‌های عصبی که عث تغییرات شکلی ملخ‌ها می‌شوند (اقتباس از متن: Ernst et al., 2015)

تراکم زیاد فازی وارد می‌شود. جنس *Schistocerca* حاوی ۱۳ گونه و جنس *Anacridium* حاوی پنج گونه می‌باشد. درخت تکاملی سلسله اجدادی آن‌ها مقاربت زیادی از نظر کاراکترهای مختلف با هم دارند. نزدیکی اجدادی گونه‌ها در اپی ژنتیک بدون تغییر محل آلل‌ها صورت می‌گیرد، زیرا در اپی ژنتیک تغییر مشخصات گونه بدلیل تاثیرات محیطی می‌باشد. شرایط محیطی بر "دی ان ای" و "آران ای" مارک‌هایی از گروه‌های حاوی متیل و استیل بر کروماتین ژن اثر می‌گذارند (Smith & Ritchie, 2013). اپی ژنوم فقط در صورت تداوم اثرات محیطی ویژگی خود را به نسل بعد منتقل می‌کند. به نظر می‌رسد به این ترتیب اپی ژنوم روند سازش با محیط تکامل گونه را به وجود می‌آورد. به عبارت دیگر اکنون دانشمندان زیست‌شناسی نئو داروینی^{۳۳} عقیده دارند تکامل گونه مستقیم نبوده بلکه تاثیر موتاسیون و تغییر آلل‌ها تدریجاً گونه جدید را به وجود می‌آورند. لذا اپی ژنتیک می‌تواند باعث تثبیت وراثت اثرات محیطی به‌طور غیر مستقیم شده و گونه سازش یافته با محیط را به وجود آورد (Smith & Ritchie, 2013). تاثیر غیر مستقیم محیط زیست بر ملخ صحرایی مشخص شده و به تفصیل چگونگی آن شرح داده شده است (Ernst et al., 2015).

پیش بینی و کنترل طغیان ملخ صحرائی

طغیان های دوره ای ملخ صحرائی با ازدیاد جمعیت و پروازهای ملخ های بالغ فاز مهاجر شروع می شود و تخمین زده می شود به سطحی معادل با ۱۶ تا ۳۰ میلیون کیلومتر مربع از مزارع خسارت می زند... سازمان های جهانی مبارزه با ملخ (FAO) از چهل سال قبل تاکنون با ماهواره های دوربین قوی^{۳۴} مناطق انتشار فاز مهاجر را زیر نظر دارند. گزارش ها و پیش بینی های طغیان دوره ای ملخ صحرائی با نقشه های پراکنش آن در جهان ثبت شده است (Gomez *et al.*, 2018). پیش بینی دقیق تغییر فاز ملخ در کانون های آلوده و میزان طغیان ملخ در جهان دشوار است. لازمست ازدیاد جمعیت ملخ در کانون های انفرادی را زیر نظر داشت. نتایج دقیق این تحقیقات در فصل هفتم کتاب از مولکول تا مدیریت آفات، و تاثیر چند شکلی فازی بر طغیان ملخ صحرائی توسط بیش از بیست کارشناس انتشار یافته است (Cullen *et al.*, 2017).

ملخ های صحرائی فاز انفرادی به تعداد کمتر از ۶ عدد در هکتار فقط در خرد زیستگاه های^{۳۵} مساعد اکولوژیک یافت می شوند (Maeno *et al.*, 2013, 2016). تغییرات آب و هوایی تاثیر زیادی بر وجود یا از بین رفتن خرد زیستگاه های آنها دارد. در شرایط مساعد بارندگی زمستانی و رویش علف های گرامینه تعداد ملخ ها در کانونهای انفرادی زیاد می شوند و تدریجا خصوصیات فاز مهاجری را پیدا می کنند. (Rogers *et al.*, 2003) مقالات فوق العاده زیادی عوامل محرک تغییر فاز در آزمایشگاه را شرح می دهند. هنوز اطلاعات کامل و دقیقی از چگونگی تغییر فاز ملخ در کانونهای انفرادی به دست نیامده است (Rogers, *et al.*, 2014).

مدلهای ریاضی تا حدودی میتوانند با بکارگیری اطلاعات حاصله از تغییر فاز در ملخ و در آزمایشگاه و طغیان آنها در شرایط طبیعی و یا صحرائی را پیش بینی کنند (Despland *et al.*, 2000). هرچند مدلهای مبارزه با آفات کشاورزی در آزمایشگاه با فرضیات زیادی پایه گذاری می شوند که نمی توانند بطور دقیق طغیان آفات در مزارع را پیش بینی نمایند (Hodjat, 1974).

References

- Anonymous**, FAO – Desert Locust Technical Series. www.fao.org
- Anstey M.L., Rogers S.M., Ott S.R., Burrows M, Simson S.J. 2009.** Serotonin desert locust. Science 323 mediates Behavioral gregarization underlying swarm formation in
- Beeler, S. M., Wong, G. T., Zheng, J. M., Bush, E. C., Remnant, E. J., Oldroyd, B. P., Drewell, R. A. (20014)** Whole genome DNA methylation profile of the jewel wasp (*Nasonia vitripennis*) G3, Bethesda 4, 383-388.
- Berdan E.L., Finck J., Johnson P.R., Waurick I., Mazzoni C. J. and Mayer F. 2017.** Transcriptome profiling of ontogeny in the acridid grasshopper *Chorthippus biguttulus*. PLoS One 12 (5): e0177367.
- Boerjan, B., Sas, F., Ernst, U. R., Tobback, J., Lemiere, F., Vandegheuchte, M. B., Janssen, C. R., Badisco, L., Marchal, E., Verlinden, H. (2011)** Locust phase polyphenism: Does epigenetics precede endocrine regulation? Gen. Comp. Endocrinology, 173, 120-128.
- Borics G., Varbiro G. and Padiska J. 2013.** Distribution and stress: different meanings in ecological dynamics? Hydrobiologia- Springer. Six pages.
- Burggren W.W. 2017.** Epigenetics in insects: Mechanisms, phenotypes and evolutionary Implications. Advances in Insect Physiology, 53: Elsevier Ltd. 22 Pages.
- Burrows, M., Rogers, S. M., Ott, S.R. (2011)** Epigenetics Remodelling of Brain, body and behavior during Phase change in locusts. Neural System Circuits, 1, 11.
- Burggren W.W. and Crews D. 2014.** Epigenetics in comparative biology: Why we should pay attention. Integrative and Comparative Biology. 54: 7-20.
- Carey N. 2013.** The epigenetic revolution. Columbia University Press. 339 Pages.
- Cullen D.A., Cease A.J., Latchinsky A.V., Ayala A., Berry K., Buhi J., Keyser R.D., Foquet R., Hadrich J. C., Matheson T., Ott S.R., Poot-Peech M. A., Robinson B. E., Smith J.M., Sonh H., Sword G. A., Broeck J. V., Verdonck R., Verlinden H., Rogers S. M., 2017.** From molecules to management: Mechanism and consequences of locust phase Polymorphism. Chapter seven, 69-261. Elsevier Ltd.
- Deaton A. M. and Bird A. 2011.** CpG islands and the regulation of transcription. Genes and Development. 25: 1010-1022.
- Despland E., Collett M., Simpsen S. J. 2000.** Small-scale processes in desert locust swarm formation: How vegetation patterns influence gregarization. Oikos 88(3):652- 662.
- Donati G., Imbriano C and Montovani 2006.** Dynamic recruitment of transcription factors and epigenetic changes on the ER response gene promoters. Nucleic Acids Research. 10: 3116-3127.
- Eklblom R. and Galindo J. 2011.** Application of next generation sequencing in molecular ecology of non-model organisms. Heredity 101:1-15.
- Ernst U.R., Matthias B., Hiel V., Depuydt G., Boerjan B., De Loof and Schoofs L. 2015.** Epigenetics and locust life phase transitions. The journal of Experimental Biology, 218:88-99.
- Garland, T. Jr., Kelly, S. A. (2006)** Phenotypic plasticity and experimental evolution. Journal of Experimental Biology. 209, 2344-2361.
- Gilbert, S. F., and Epel, D. (2009)** Ecological Development Biology: Integrating Epigenetics, Medicine and Evolution. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Glastad K.M., Hunt B.G. and Goodisman A.D. 2019.** Epigenetics in Insects: Generation of phenotypic diversity. Annual Review of Entomology, 64:185-203.
- Gomez D., Salvador P., Sanz J., Casanova C., Taratiel D., Casanova J. L., 2018.** Machine learning approach to locate desert locust breeding areas based on ESA CCI soil moisture. Journal of Applied Remote Sensing, 12 (3): 31 Pages.
- Guo, X., Ma, Z., Kang, L. (2013a)** Serotonin enhances solitariness in phase transition of the migratory locust. Front. Behav. Neurosci. 7, 129.
- Hodjat S. H. (2006)** Ecological stress and locust outbreak, an outlook at locust phase. Scientific Journal of Agriculture, 29(3): 61-74.

- Hodjat S. H. (2016)** Effects of crowding and stress on locusts, aphids, armyworms and specifically the hemipteran *Dysdercus fasciatus* Sign (Hemoptera: Pyrrhocoridae). *Journal of Crop Protection*. 5(3): 313-329.
- Hodjat S. H. and Saboori A. (2020)** Variation, plasticity and possible epigenetic influences in species belonging to the tribe Gomphocerini Fieber, 1853 (Orthoptera; Gomphocerinae): A review. In Press. *Journal of Crop Protection*.
- Hodjat S. H. (1974)** Use of population models in pest control. Shahid Chamran University. College of Agriculture. Publication 69/17. In Persian.
- Laiolo P., Illera J.C., and Obeso R. 2013.** Local climate determines intra- and interspecific variation in sexual size dimorphism in mountain grasshopper communities. *Journal of Evolutionary Biology*. 26(10): 201-223.
- Lo N., Simpson S. J. and Sword A. 2018.** Epigenetics and developmental plasticity in orthopteroïd insects. *Current Opinion in Insect Science*, 25: 25-34.
- Loof AD, Claeys I., Simonet G., Verleyen P., Vandersmissen T., Sas F., and Huybrechts J. 2006.** Molecular markers of phase transmission in locusts. *Insect Science*. 13: 3-12.
- Maeno K.O., Piou C., Babah M. A. O., and S. Nakamura. 2013.** Eggs and hatching variation in desert locust phase related characteristics and starvation tolerance *Frontiers in Physiology* 345: PMID 24363645.
- Maeno K.O., Ely S.O., Nakamura S., Abdellaoui K., Cisse S., Jaavar M.E.H., Mohamed S.A.O., Atheimine M., and Babah M.A.O. 2016.** Daily microhabitat shifting of solitary-phase desert locust adults: implications for meaningful population monitoring. Springerplus: 3: 107. PMID 26877905. 17 pages.
- Maeno, K. and Tanaka, S. (2004) Hormonal control of phase-related changes in the number of antennal sensilla in the desert locust, *Schistocerca gregaria*: possible involvement of {His7}-corizane. *Journal of Insect Physiology*, 50, 855-865.
- Maeno, K. and Tanaka, S., Harano, K. (2011)** Tactile stimuli perceived by the antennae cause the isolated female to produce gregarious offspring in the desert locust, *Schistocerca gregaria*. *Journal of Insect Physiology*, 57, 74-82.
- Malhorta J.D. and Kaufman R.J. 2011.** ER stress and its functional link to Mitochondria: Role in Cell Survival and Death. *Cold Spring Harbor Perspective in Biology*: 3(9)16 Pages.
- Navarro, M. L., Vinas, J., Ribas, L., Diaz, N., Gutierrez, A, Di Croce, L., Piferrer, F. (2011).** DNA methylation of the gonadal aromatase (cyp19a) promoter is involved in temperature-dependent sex ratio shifts in the European sea bass. *PLoS Genet*. 7, e 1002447.
- Norouzitalab R., Baruch, K., Vanrompay D. and Bossier P. 2018.** Can epigenetic translate Environmental cues into phenotypes? *Science of the total environment*. 647:1281-1293.
- Odum E.P. 1985.** Trends expected in stressed ecosystems. *BioScience* 35 (7);419-423.
- Ott S.R. and Rogers S. M. 2010** Gregarious desert locusts have substantially larger brains with alerted proportions compared with the solitary phase. *Proceeding of Biological Science*, 277. 3087-3096
- Peric-Mataruga V., Nenadovic V. and Ivanovic J. 2006.** Neurohormones in insect stress. *Arch. Biology Science, Belgrade*, 58 (1): 1-12
- Pigliucci, M.(2001)** Phenotypic Plasticity: Beyond Nature, Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Qin X. Jingchuan MA., Huang X., Kallenbach RL, Lock TR, Panna ALI MD, Zhang Z. 2017.** Population dynamics and transcriptomic responses of *Chorthippus albonemus* (Orthoptera: Acrididae) to herbivore grazing intensity. *Front in Ecology and Evolution*, doi.org/10.3389/fevo.2017.00136.
- Robinson, G. E., Fernald, R. D., Clayton, D. F., (2008)** Genes and social behavior. *Science*, 322, 896-900.
- Rogers S. M., Cullen D. A., Anstey M. L., burrows m., Despland E., Dodgson T., Matheson T, Ott S. R., Stettin K., Sword G. A., and Simpson S. J. 2014.** Rapid behavioural Gregarization in the desert locust, *Schistocerca gregaria* entails synchronous

- changes in both activity and attraction to conspecifics. *Journal of Insect Physiology*, 65 (100):9-26.
- Rogers S. M., E., Matheson T., Despland E., Dodgson T., Burrows M., and Simpson S.J. 2004.** Mechanosensory- induced behavioural gregarization in the desert locust *Schistocerca gregaria*. *The Journal of Experimental Biology* 206: 3991-4002.
- Sas, F., Begum, M., Vandersmissen, T., Geens, M., Clayes, I., Van Soest, S., Huybreshts, R., De Loof, A. (2007)** Development of real time PCR assay for measurement of yellow protein mRNA transcription in the desert locust *Schistocerca gregaria*: a basis for isolation of a peptidergic regulatory factor. *Peptides* 28. 38-43.
- Simoes PMV, Ott SR, Niven JE. 2020.** Environmental adaptations, phenotypic plasticity, and associative learning in insects. The desert locust as case study. *Integrative and comparative biology*. 56: 914-924
- Simpson, S. J., Sword, G. A., Lo, N.(2011)** Polyphenism in insects. *Current Biology*, 21. 730-749.
- Simpson, S. J. and Miller, G. A.(2007) Maternal effects on phase characteristics in the desert locust, *Schistocerca gregaria*: a review of current understanding. *Journal of Insect physiology*. 53, 869-876
- Tanaka S. 2006.** Corazonin and locust phase polymorphism. *Applied Entomology and Zoology*.41: 179-
- Van Der Horst D.J., Van Marrewijk W.J.A., Vullings H.G.B., and Diederik J.H.B. 1999.**Metabolic neurohormones: signal transduction and physiological responses of Adipokinetic hormones in insects. *European Journal of Entomology* 96: 299-308.
- 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.
- Vandersmission, T., Hoste, B., Baggerman, G., Huybrecht, J., De Loof, A., Chaltin, P., Proost, P., Breuer, M. (2006)**Degradation profile of {His 7}corazonin in the hemolymph of the desert locust *Schistocerca gregaria*. *Peptide*, 27, 539-548.
- Verlinden, H., Badisco, L., Marchal, E., Van Wielendaele, P., Vaquden Broeck, J. (2009)** Endocrinology of reproduction and phase transition in locusts. *Gen.Comp Endocrinol*. 162.79-92.
- Wang, Y., Jorda, M., Jones, P. L., Maleszka, R., Ling, X., Robertson, H. M., Mizzen, C. A., Peinado, M. A., Robinson, G.E. (2006) Functional, CpG methylation system in social insect. *Science*314, 645-647.
- Wu R., Wu Z., Wang X., Yang P., Yu D., Zhao C., Xu G., and Kang L. 2012.** Metabolic analysis reveals that carnitines are key regulatory metabolites in phase transition of locusts. *PNAS* 2012, 109 (9): 3259-3263.
- Whitman, D. W. and Ananthakrishnan, T. N.(2009)** Phenotypic Plasticity of Insects: Mechanisms and Consequences, Science Publisher, Enfield, NH.
- Wu, R., Wu, Z., Wang, X., Yang, P., Yu, D., Zhao, C., Xu, G., Kang, L. (2012)**Metabolomic analysis reveals that carnitines are key regulatory metabolites in phase transition of the locust. *Proceedings of Natural Academic Science. USA*. 109, 3259-3263.
- Wyatt, G. R. (1951) The purine and pyrimidine composition of deoxypentose nucleic acids. *Biochemistry Journal*. 48, 584-590.

Phase change in desert locust *Schistocerca gregaria* (Forskål, 1775) (Orthoptera; Cyrtacanthacridinae) : An update research

S. H. Hodjat¹, E. Soleimannejadian²

1- Museum of Professor Afshar. Plant Protection Department. University of Tehran. KARAJ-TEHRAN
2- Plant Protection dept., College of Agriculture and Natural Resources, Islamic Azad University of Isfahan
(Khorasgan), Isfahan, Iran

Abstract

Phase change in desert locust from solitary to gregarious is caused by environmental stress through epigenetics. This character will be appeared reversibly at maximum duration of three generations. Population increase, shortage of plant hosts, and habitat destruction in solitary habitats are stressful factors. Changes in epigenetic factors cause molecular changes in endoplasmic reticulum and DNA methylation of cells. Perception of environmental stress is accompanied by hormonal change and epigenetic effects on insects and producing gregarious phase. This process is reversible and can change the initial gregarious phase formation into solitary again in ideal habitats. Among the 319 metabolites, only carnitine and its Acyl derivatives are responsible for phenotypic polymorphism during phase change. Regarding the effect of stress factors in the permanent habitats of the solitary phase, it is best to concentrate our research on these habitats and causes of locust outbreak during their change from solitary to gregarious phase. It is hoped that this article acquaint Iranian researchers with newly published work on the phase change of desert locust.

Key Words: Epigenetic - Desert Locust – Phase – Stress

* Corresponding Author, E-mail: seyedhossein.hodjat@yahoo.com
Received: 24 Dec. 2020– Accepted: 1 May 2020