



Correlation of cereal phenolic content with Imidacloprid susceptibility and detoxification enzyme activities of *Diuraphis noxia*

Hamideh Tabasian¹, Shila Goldasteh^{2✉}, Gholamhossien Moravvej³,
Elham Sanatgar⁴, Mohammad Ghadamyari⁵

1. Department of Entomology, *College of Agriculture*, Islamic Azad University, Arak Branch, Arak, Iran. E-mail: htabasian56@gmail.com

2. Corresponding Author, Department of Entomology, *College of Agriculture*, Islamic Azad University, Arak Branch, Arak, Iran. E-mail: s-goldasteh@iau-arak.ac.ir

3. Department of Plant protection, Faculty of Agriculture, Ferdowsi University of Mashhad, Mashhad, Iran. E-mail: moravej@um.ac.ir

4. Department of Entomology, *College of Agriculture*, Islamic Azad University, Arak Branch, Arak, Iran. E-mail: em-sanatgar@iau-arak.ac.ir

5. Department of Plant Protection, Faculty of Agricultural Sciences, University of Guilan, Rasht, Iran. E-mail: ghadamyari@guilan.ac.ir

Article Info

Article type:

Research Article

Article history:

Received: 27 May 2023

Revised: 17 August 2023

Accepted: 23 August 2023

Published online: 18 September 2023

Keywords:

Greenhouse bioassays,

cytochrome P450,

Russian wheat aphid,

carboxylesterases,

glutathione S transferases.

ABSTRACT

Russian wheat aphid, *Diuraphis noxia* is one of the economic and polyphagous pests of cereals that are exposed to various chemicals such as phenols. In this research, to investigate the possible effect of host phenolic content on the effectiveness of chemical control, Imidacloprid susceptibility was detected for aphids reared on wheat (Shiroodi and Gascogne) and triticale (Sanabad and Juanillo 92) cultivars, under greenhouse bioassay. The LC50 values of Imidacloprid against the mentioned populations were 2.41, 3.56, 4.89, and 5.73 mg a.i. L⁻¹, respectively. Therefore, the highest Imidacloprid susceptibility belonged to the Shiroodi population. Based on biochemical studies, the activity of alpha and beta esterases, glutathione S transferases, and cytochrome P450 for the Gascogne population was 1.32, 1.16, 1.16, and 1.5 times that of the Shiroodi population, respectively. These ratios were 1.82, 1.96, 1.4, and 2 for the Sanabad population and 2.09, 2.48, 1.51, and 2.25 for the Juanillo 92 population, respectively. Moreover, the phenol content of the mentioned cultivars was 2.19, 2.71, 3.48, and 3.87 mg per gram of leaf, respectively. The data analysis showed a positive and significant correlation between the cereals' phenolic content with the research subjects. Considering the biochemical relationships between *D. noxia* and its host plants, the value of plant phenolics can be suggested as a suitable index for the prediction of aphid response to Imidacloprid.

Cite this article: Tabasian, H., Goldasteh, Sh., Moravvej, Gh., Sanatgar, E., & Ghadamyari, M. (2023). Correlation of cereal phenolic content with Imidacloprid susceptibility and detoxification enzyme activities of *Diuraphis noxia*. *Iranian Journal of Plant Protection Science*, 54 (1), 133-150. DOI: <http://doi.org/10.22059/IJPPS.2023.359026.1007030>



© The Author(s).

Publisher: The University of Tehran Press.

DOI: <http://doi.org/10.22059/IJPPS.2023.359026.1007030>

Extended Abstract

Introduction

Russian wheat aphid (RWA), *Diuraphis noxia* (Hemiptera, Aphididae), is one of the economic pests of small grain cereals with wide distribution. Currently, the use of chemical compounds is one of the most common and effective methods of RWA management in many countries, including Iran. However, characteristics of insects, plants, and their environment can alter the effectiveness of chemical control. For example, the quantity and quality of plant chemical compounds can change their sensitivity to pesticides through the induction or inhibition of pest detoxification enzymes. This study was conducted to compare the susceptibility of host-

associated populations of RWA to Imidacloprid insecticide and to determine the effect of pre-adaptation of host phenolic content on the activity of carboxylesterase (CarEs) enzymes, glutathione S-transferases (GSH) and cytochrome P450 (CYPs) of RWA.

Materials and Methods

RWA was obtained from an infected barely field in Torbat-e Jam, Khorasan Razavi province, Iran, and was identified based on the identification key of Blackman and Eastop (2000). The aphids reared on wheat (*Triticum aestivum*, varieties Shiroodi and Gascogne) and triticale (*Triticosecale wittmack*, varieties Sanabad and Juanillo92) seedlings in a greenhouse, based on the method of Veisi *et al.* (2012) with slight modifications. The insecticide susceptibility was measured using a greenhouse bioassay according to the procedures described by Bayoun *et al.* (1995) with slight modifications. Then, the activity level of RWA detoxification enzymes was determined. The activity of CarEs was measured according to the method of Van Asperen (1962), using two substrates of α - and β -naphthyl acetate. GST activity was determined using reduced GSH and 1-chloro-2,4-dinitrobenzene (CDNB) as substrates based on the method described by Habig *et al.* (1974) with slight modifications used by Ghadamyari & Jalali Sendi (2009). For the detection of CYPs activity, the iron-containing protein concentration of aphids was measured according to the method of Brogdon *et al.* (1997) and the data of absorption changes were compared with the standard curve of pure cytochrome C (Hosseini naveh & Ghadamyari, 2013). In addition, the phenolic content of host plants was assayed according to the method of Seevers & Daly (1970).

Bioassay data were evaluated by Polo-Plus software (LeOra Software, 2003). A comparison of the relative toxicity of Imidacloprid against the investigated populations was done according to the method of Robertson & Preisler (1992). One-way analysis of variance followed by Tuckey's test with a 95% confidence interval to detect differences between the mean enzyme activities of experimental populations. The average phenolic content of cereal leaves was also compared in the same way. Finally, the correlations between the total phenolic content of host plants and calculated variables of RWA were determined. All analyses were carried out using SPSS 16.0 software (SPSS, 2007).

Results and Discussion

According to bioassay results, the susceptibility of Shiroodi population to Imidacloprid was 1.48, 2.03, and 2.38 fold higher than that of Gascogne, Sanabad, and Juanillo 92 populations, respectively. Such differences may be due to the induction of detoxification enzymes for the adaptation of RWA with cereal phytochemicals. Metabolic assays confirmed that the activity of α - and β -esterases, GST, and CYPs for the Gascogne population was 1.32, 1.16, 1.16, and 1.5 times higher than that of the Shiroodi population, respectively. These ratios were 1.82, 1.96, 1.4, and 2 for the Sanabad population and 2.09, 2.48, 1.51 and 2.25 for the Juanillo 92 population, respectively. On the other hand, the phenolic content of the mentioned varieties was 2.19, 2.71, 3.48, and 3.87 mg per gram of leaf, respectively. The data analysis showed a positive and significant correlation between the cereal's phenolic content with the research subjects (the r-value about susceptibility to Imidacloprid was 0.999 and about the mentioned enzymes were 0.798, 0.807, 0.817, and 0.687, respectively). According to these findings, the susceptibility of host-associated populations of RWA to Imidacloprid is affected by feeding on the host plants. The effectiveness of this insecticide against RWA decreases with increasing the activity of aphid's detoxification enzymes and the induction of these enzymes is directly affected by the phenolic content of wheat and triticale leaves.

Conclusion

The present study showed that host-associated populations of RWA have different susceptibility to Imidacloprid. Increasing the activity of RWA detoxification enzymes for adaptation to plant phenolic content, leads to a decrease in the insect's sensitivity to Imidacloprid. Therefore, the phenolic content of cereal leaves can be introduced as an index to predict the efficacy of Imidacloprid insecticide against RWA. Determining the relationship between other cereal phytochemicals and the effectiveness of Imidacloprid is recommended for the successful management of this aphid.



ارتباط محتوای فنولی غلات با حساسیت به ایمیداکلوپراید و سطح فعالیت آنزیم‌های سم زدایی *Diuraphis noxia*

حمیده طبسیان^۱ | شیلا گلدسته^۲ | غلام حسین مروج^۳ | الهام صنعتگر^۴ | محمد قدمیاری^۵

۱. گروه حشره‌شناسی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه آزاد اسلامی، واحد اراک، اراک، ایران. رایانامه: htabasian56@gmail.com

۲. نویسنده مسئول، گروه حشره‌شناسی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه آزاد اسلامی، واحد اراک، اراک، ایران. رایانامه: s-goldasteh@iau-arak.ac.ir

۳. گروه گیاهپزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه فردوسی مشهد، مشهد، ایران. رایانامه: moravej@um.ac.ir

۴. گروه حشره‌شناسی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه آزاد اسلامی، واحد اراک، اراک، ایران. رایانامه: em-sanatgar@iau-arak.ac.ir

۵. گروه گیاهپزشکی، دانشکده علوم کشاورزی، دانشگاه گیلان، رشت، ایران. رایانامه: ghadamyari@guilan.ac.ir

اطلاعات مقاله	چکیده
<p>نوع مقاله:</p> <p>مقاله پژوهشی</p> <p>تاریخ دریافت: ۱۴۰۲/۰۳/۰۶</p> <p>تاریخ بازنگری: ۱۴۰۲/۰۵/۲۶</p> <p>تاریخ پذیرش: ۱۴۰۲/۰۶/۰۱</p> <p>تاریخ انتشار: ۱۴۰۲/۰۶/۲۷</p> <p>کلیدواژه‌ها:</p> <p>زیست‌سنجی گلخانه‌ای، سیتوکروم P450، شته روسی، گندم، کریوکسیل استرازها، گلوکاتینون اس-ترانسفرازها.</p>	<p>شته روسی گندم، <i>Diuraphis noxia</i> یکی از آفات اقتصادی و چندخوار غلات است که در معرض ترکیبات شیمیایی متنوعی از جمله فنول‌ها قرار می‌گیرد. در این تحقیق برای بررسی تاثیر احتمالی محتوای فنولی میزبان بر کارایی کنترل شیمیایی، حساسیت به ایمیداکلوپراید در شته‌های پرورش یافته روی ارقام گندم (شیرودی و گاسکوژن) و تریتیکاله (سناباد و جوانیلو ۹۲) به روش زیست‌سنجی گلخانه‌ای مورد بررسی قرار گرفت. مقادیر LC50 ایمیداکلوپراید علیه جمعیت‌های مذکور به ترتیب ۲/۴۱، ۳/۵۶، ۴/۸۹ و ۵/۷۳ میلی‌گرم ماده موثره بر لیتر بدست آمد. لذا بیشترین حساسیت به ایمیداکلوپراید به جمعیت شیرودی تعلق گرفت. بر اساس مطالعات بیوشیمیایی، فعالیت آلفا و بتا استرازها، گلوکاتینون اس ترانسفرازها و سیتوکروم P450 برای جمعیت گاسکوژن به ترتیب ۱/۳۲، ۱/۱۶، ۱/۱۶ و ۱/۵ برابر جمعیت شیرودی بود. این نسبت برای جمعیت سناباد به ترتیب ۱/۸۲ و ۱/۹۶، ۱/۴ و ۲ برای جمعیت جوانیلو ۹۲ به ترتیب ۲/۰۹، ۲/۴۸، ۱/۵۱ و ۲/۲۵ بدست آمد. فزون‌براین، محتوای فنولی ارقام مذکور به ترتیب ۲/۱۹، ۳/۷۱، ۲/۴۸ و ۳/۸۷ میلی‌گرم به ازای هر گرم برگ برآورد شد. تجزیه و تحلیل داده‌ها، همبستگی مثبت و معنی‌داری بین محتوای فنولی گیاهان با موارد مورد پژوهش را نشان داد. با توجه به روابط بیوشیمیایی بین <i>D. noxia</i> و گیاهان میزبان آن می‌توان مقدار ترکیبات فنولی غلات را به عنوان شاخصی مناسب برای پیش‌بینی پاسخ این شته به ایمیداکلوپراید معرفی کرد.</p>

استناد: طبسیان، حمیده؛ گلدسته، شیلا؛ مروج، غلام حسین؛ صنعتگر، الهام؛ و قدمیاری، محمد (۱۴۰۲). ارتباط محتوای فنولی غلات با حساسیت به ایمیداکلوپراید و سطح فعالیت آنزیم‌های سم‌زدا در شته روسی گندم، *Diuraphis noxia*. نشریه دانش گیاهپزشکی ایران، ۵۴ (۱)، ۱۵۰-۱۳۳. DOI: <http://doi.org/10.22059/IJPPS.2023.359026.1007030>



© نویسندگان.

DOI: <http://doi.org/10.22059/IJPPS.2023.359026.1007030>

ناشر: مؤسسه انتشارات دانشگاه تهران.

مقدمه

روابط اکولوژیکی گیاهان و حشرات شامل مجموعه‌ای پیچیده از کنش و واکنش‌ها است که می‌تواند به سود یا ضرر هر گروه بیانجامد. گیاهان به کمک مکانیسم‌های مختلف از جمله تولید متابولیت‌های ثانویه به دفاع در برابر حشرات گیاه‌خوار پرداخته و نه تنها در رفتار، بلکه در عملکردهای بیوشیمیایی، فیزیولوژیکی و متابولیسم آفات نیز مداخله می‌کنند (Divekar *et al.*, 2019; Hafeez *et al.*, 2017; Duisembecov *et al.*, 2022; *et al.*). فراوان‌ترین متابولیت‌های ثانویه در زمره‌ی ترکیب‌های فنولی قرار دارند. این ترکیب‌ها که گروهی متنوع از مواد شیمیایی مشتمل بر یک یا چند حلقه بنزن و گروه هیدروکسیل هستند، در مسیرهای شیمیایی شیکیمات - فنیل پروپانوئید - فلاونوئید تولید می‌شوند و به روش‌های مختلفی بر آفات تاثیر می‌گذارند (Harborne, 1999; Pratyusha, 2022). اگرچه برخی از ترکیب‌های فنولی همچون فلاونوئیدهای اختصاصی به میزبان‌یابی حشرات گیاه‌خوار کمک می‌کنند (Lattanzio *et al.*, 1996)، اما عمده این ترکیب‌ها برای رشد و نمو گیاهان و محافظت از آن‌ها بویژه در شرایط تنش زاء، تولید شده و نقش مهمی در فعالیتهای مختلف فیزیولوژیکی و مکانیکی گیاه بر عهده دارند. به عنوان نمونه، وجود برخی ترکیب‌های فنولی مانند تانن‌ها به عنوان بازدارنده تغذیه و یا دورکننده به دفاع گیاهان در مقابل حشرات گیاه‌خوار کمک می‌کنند (Constabel *et al.*, 2000; Jones & Klocke, 1987; Lattanzio *et al.*, 2010; Wojcicka, 2010). از سوی دیگر، وجود آسیب‌های ناشی از تغذیه حشرات نیز با القای آنزیم‌های پلی فنول اکسیداز گیاهان زمینه اکسیداسیون ترکیب‌های فنولی به پلی‌مرها را فراهم می‌کنند. این فرایندها از طریق کاهش سطح مواد غذایی، میزان دلچسبی و هضم پذیری غذا به افزایش مقاومت گیاهان نسبت به آفات می‌انجامد (Constabel *et al.*, 2000; Haruta *et al.*, 2001).

حشرات نیز از روش‌های گوناگونی برای حفظ حیات و شایستگی‌های خود در مقابل ترکیب‌های فنولی زیان آور بهره می‌گیرند. مبارزه با بیوسنتز ترکیب‌های فنولی از طریق ایجاد گال‌های القایی بر روی گیاهان (Nyman & Julkunen-Tiitto, 2000)، استفاده از پرده دور غذایی ضخیم برای حفظ بافت پوششی روده (Bernays & Chapman, 2000)، تولید سورفکتانت‌های ویژه در معده برای ممانعت از تشکیل کمپلکس فنول‌ها با پروتئین‌ها (Bernays & Chapman, 2000)، تولید برخی آنتی‌اکسیدان‌ها برای حذف تاثیر منفی این ترکیب‌ها (Barbehenn *et al.*, 2003) و همچنین کاهش سمیت این مواد و مشتقات آن‌ها توسط آنزیم‌های پلی فنول اکسیداز و پراکسیداز بزاقی در زمان تغذیه (Urbanska *et al.*, 1998) از جمله موارد قابل ذکر می‌باشند.

علاوه بر این، سم زدایی متابولیکی که اغلب شامل افزایش بیان آنزیم‌های کربوکسیل استراز، سیتوکروم P450 و گلوکوتایون اس ترانسفرازها است، از کارآمدترین روش‌های مبارزه با ترکیب‌های ثانویه گیاهی بوده که ممکن است توانمندی حشرات گیاه‌خوار را برای سم‌زدایی آفت‌کش‌ها بهبود بخشد (Chen *et al.*, 2015; Dermauw *et al.*, 2013; Schuler, 2011; Wittstock *et al.*, 2004).

کربوکسیل استرازها به عنوان آنزیم‌های سم‌زدای عمومی دارای پیش ماده‌های متنوعی بوده و حضور آن‌ها تقریباً در همه موجودات زنده مورد تایید قرار گرفته است. این آنزیم‌ها با استفاده از آب، استرهای داخلی یا خارجی را هیدرولیز کرده و الکل و اسید تولید می‌کنند (Hatfield *et al.*, 2016). در دنیای حشرات، کربوکسیل استرازها بر اساس ویژگی پیش ماده هدف در گروه‌هایی از جمله آلفا استرازها و بتا استرازها قرار گرفته و در تولیدمثل، تنظیم سطح هورمون جوانی، رشد، عصب‌زایی، سم‌زدایی بسیاری از مواد خارجی و همچنین توسعه مقاومت به آفت‌کش‌ها نقش دارند (Oakeshott *et al.*, 2005; Ranson *et al.*, 2002; Yu *et al.*, 2009).

گلوکوتایون اس ترانسفرازها دسته‌ای بزرگ و متنوع از ایزوآنزیم‌ها هستند که نقش موثری در سم‌زدایی مواد مختلف فیزیولوژیکی و انواع ترکیبات خارجی از جمله آفت‌کش‌ها بر عهده دارند. گزارش‌های مختلفی از تاثیر این آنزیم‌ها در مقاومت آفات در برابر همه گروه‌های اصلی حشره‌کش‌ها وجود دارد (Ranson & Hemingway, 2005; Sheehan *et al.*, 2001).

گلوکوتایون اس ترانسفرازها عمل سم زدایی را بواسطه تجزیه مواد خارجی یا ترکیب آن‌ها با گلوکوتایون و تولید محصول‌های متابولیکی غیرسمی، محلول در آب و قابل دفع انجام می‌دهند (Enayati et al., 2005; Xu et al., 2015). خانواده سیتوکروم P450، گروهی بزرگ و همه کاره از هموپروتئین‌ها هستند که در همه موجودات زنده حضور دارند (Guo et al., 2012; Nelson et al., 2013). این آنزیم‌ها در حشرات گیاه‌خوار، در فرآیندهای مختلفی از جمله سنتز و تنظیم هورمون‌ها، رشد و نمو و نیز متابولیسم ترکیب‌های بیگانه نقش دارند (Nelson et al., 2013; Zhou et al., 2010). آنزیم‌های سیتوکروم P450 طی عمل اکسیداسیون، آفت‌کش‌های چربی دوست را به متابولیت‌های آب‌دوست و قابل دفع تبدیل می‌کنند (Zhao et al., 2022). اگر چه در بسیاری از موارد، سم‌زدایی این آنزیم‌ها به افزایش مقاومت حشرات نسبت به حشره‌کش‌ها می‌انجامد (Guo et al., 2012; Nelson et al., 2013)، فسفره آلی توسط این آنزیم‌ها گزارش شده است (Jokanović, 2001; Zhang et al., 2023).

شته روسی گندم، *Diuraphis noxia* (Kurdjumov, 1913) (Hemiptera: Aphididae)، آفتی مکنده با توانایی تهاجمی شدید، سازگاری تکاملی بسیار بالا با شرایط متغیر محیطی و زادآوری فراوان است و تهدیدی جدی برای تولید جهانی گندم به شمار می‌رود (Jankielsohn, 2021). این آفت علاوه بر گندم از بسیاری از دیگر غلات دانه ریز همچون تریتیکاله و علف‌های هرز گرامینه تغذیه می‌کند (Nicholas et al., 2015; Pucherelli et al., 2012; Webster, 1990). از این رو در معرض طیف گسترده‌ای از مواد شیمیایی گیاهی مانند ترکیب‌های فنولی قرار می‌گیرد. بر اساس گزارش‌های موجود، کنترل شیمیایی شته روسی گندم بویژه با استفاده از آفت‌کش‌های سیستمیک مانند ایمیداکلوپراید یکی از رایج‌ترین و موفق‌ترین روش‌های مدیریت این آفت به شمار می‌رود (Joshi & Sharma, 2009; Kefelegn et al., 2020) و تاکنون هیچ گزارشی مبنی بر مقاومت این حشره نسبت به آفت‌کش‌ها ارایه نشده است. دشوار بودن پرورش شته روسی گندم در شرایط بسته و بویژه زیست‌سنجی آفت‌کش‌ها علیه این آفت موجب محدودیت اطلاعات در این زمینه شده است. از این رو در تحقیق اخیر به بررسی حساسیت به حشره‌کش ایمیداکلوپراید و تعیین فعالیت کربوکسیل استرازها، گلوکوتایون اس ترانسفرازها و P450 شته روسی گندم پرورش یافته روی ارقامی از گندم و تریتیکاله پرداخته شد و همبستگی این پارامترها با سطح محتوای فنولی گیاهان میزبان تعیین گردید. نتایج این تحقیق ممکن است به معرفی محتوای ترکیب‌های فنولی گیاهی به عنوان عاملی برای تعیین کارایی کنترل شیمیایی موفق شته روسی گندم بیانجامد.

روش‌شناسی پژوهش

پرورش حشرات

کلنی شته روسی گندم از مزرعه جو رقم بهمن در روستای حیانوی شهرستان تربت جام و به مختصات جغرافیایی $35^{\circ}12'16''/468$ شمالی و $64^{\circ}09'16''/54$ شرقی با ارتفاع $928/5$ متر از سطح دریا جمع‌آوری و براساس کلید شناسایی (Blackman & Eastop (2000) شناسایی شد. تشکیل کلنی مطابق روش (۲۰۱۲) Veisi et al. با اندکی تغییرات انجام شد. بدین منظور، یک شته بالغ بی‌بال بر روی گیاهچه‌های جوان جو مستقر و در شرایط گلخانه‌ای (دمای 23 ± 5 درجه سانتیگراد، رطوبت نسبی 60 ± 10 درصد و دوره نوری ۱۶ ساعت روشنایی / ۸ ساعت تاریکی) پرورش داده شد. سپس شته‌ها بر روی گندم، *Triticum aestivum*، رقم شیروودی و گاسکوژن و نیز تریتیکاله، *Triticosecale wittmack*، رقم سناباد و جوانیلو ۹۲ انتقال یافته و بطور مجزا در قفس‌های چوبی ($50 \times 50 \times 50$ سانتی‌متر) پوشیده شده با حریر سفید و نایلون شفاف پرورش یافتند. کلنی‌های حاصله پس از گذشت ۱۸ ماه جهت انجام بررسی‌های آزمایشگاهی مورد استفاده قرار گرفتند.

آزمون زیست سنجی

در این تحقیق از حشره کش ایمیداکلوپرید (SC35%) تولید شرکت سادات مهان و آب مقطر، به عنوان حلال، استفاده شد. آزمون زیست‌سنجی حشره‌کش روی شته‌های بالغ بی‌بال به روش زیست‌سنجی گلخانه‌ای مطابق روش توصیف شده توسط Bayoun *et al.* (1995) با اندکی تغییرات انجام گرفت. برای تعیین محدوده غلظت‌های مؤثر حشره‌کش که موجب تلفاتی بین ۱۰ تا ۹۰ درصد در هر جمعیت از شته‌ها می‌شود، آزمون مقدماتی انجام گرفت. سپس غلظت‌های بینابینی بر اساس لگاریتم غلظت در نرم‌افزار Excell 2013 بدست آمد (Liengme, 2015). پنج غلظت انتخاب شده برای جمعیت شیرودی به ترتیب ۰/۵۶، ۰/۹۸، ۱/۷، ۳، ۵/۳ و ۹/۲، جمعیت گاسکوژن به ترتیب ۱/۱، ۱/۸، ۲/۸، ۴/۴، ۷ و ۱۱/۲، جمعیت سناباد به ترتیب ۱/۷، ۲/۶، ۴، ۶/۲، ۹/۶ و ۱۴/۸ و جمعیت جوانیلو ۹۲ به ترتیب ۱/۹، ۳، ۴/۶، ۷/۱، ۱۰/۹ و ۱۶/۸ میلی‌گرم ماده مؤثره بر لیتر بود.

در تیمار شاهد فقط از آب مقطر استفاده شد. برای همه تیمارها، ۱۰ تکرار در نظر گرفته شد. ابتدا اندام‌های هوایی گیاهچه‌های چهارده روزه به مدت ۳۰ ثانیه در محلول سمی غوطه‌ور و سپس به یک سیستم هیدروپونیک ساده درون لیوان‌های تلقی شفاف، در شرایط گلخانه‌ای مورد آزمایش، منتقل شد. بعد از گذشت یک روز، ده عدد شته ماده تازه بالغ و بی‌بال به روی هر گیاهچه شاداب، انتقال یافت و پس از گذشت ۲۴ ساعت، حشرات مرده یا بسیار کم تحرک شمارش و ثبت گردید. در صورت مشاهده خطاهایی هم‌چون گم شدن حشرات و پژمردگی گیاهچه، جایگزینی برای تکرار مربوطه در نظر گرفته شد. تجزیه و تحلیل داده‌های بدست آمده و محاسبه غلظت کشنده ۵۰ درصد (LC50) ایمیداکلوپرید در سطح احتمال ۹۵ درصد با نرم‌افزار Polo Plus (ver. 2.0) انجام پذیرفت (LeOra Software, 2003). سپس مقایسه سمیت نسبی ایمیداکلوپرید علیه جمعیت‌های مورد بررسی بر اساس روش (Robertson & Preisler ۱۹۹۲) انجام شد.

آماده سازی آنزیمی حشرات

ده عدد شته ماده بالغ و بی‌بال یک روزه در ۴۰۰ میکرولیتر آب مقطر توسط یک هموژنایزر دستی بر روی ظرف حاوی یخ، به خوبی خرد و بافت همگنی حاصل گردید. سپس این مخلوط به مدت ۱۵ دقیقه در ۱۰۰۰۰ دور با دمای ۴ درجه سلسیوس، سانتریفوژ شد (Centrifuge 5415 R). محلول رونشین به عنوان محتوای آنزیمی برای هر جمعیت از شته تهیه گردید.

سنجش فعالیت کربوکسیل استرازاها

فعالیت کربوکسیل استرازاها با کمک زیر نهشت‌های آلفا و بتا نفتیل استات مطابق روش (Van Asperen 1962) و بر اساس تغییرات انجام شده توسط Ghadamyari & Jalali Sendi (2009) مورد ارزیابی قرار گرفت. محلول بافر فسفات ۰/۰۲ مولار با پی اچ ۷ حاوی ۰/۰۵ درصد Triton X-100، محلول‌های زیر نهشت متشکل از ۴ میلی‌گرم از هر زیر نهشت در ۱ میلی‌گرم استون و محلول معرف شامل ۳۰ میلی‌گرم نمک Fast Blue RR در ۳ میلی‌لیتر آب مقطر تهیه گردید. برای آغاز واکنش، ۳۵ میکرولیتر بافر فسفات، ۱۵ میکرولیتر محلول رونشین آنزیمی و سپس ۱۰۰ میکرولیتر زیر نهشت به درون هر چاهک میکروپلیت تزریق و برای ۱۰ دقیقه در حمام آبی با دمای ۳۰ درجه سلسیوس قرار داده شد. سپس ۵۰ میکرولیتر محلول معرف به هر چاهک اضافه و به مدت ۳۰ دقیقه در تاریکی نگهداری شد. فعالیت آنزیمی با استفاده از دستگاه الایزا ریدر (Biotek®, EL₈₀₈)، در طول موج ۴۵۰ نانومتر خوانده شد. آزمایش‌ها در چهار تکرار انجام و در تیمار شاهد بجای آنزیم از معادل همان حجم بافر فسفات استفاده شد.

سنجش فعالیت گلوکاتایون اس ترانسفرازها

فعالیت گلوکاتایون اس ترانسفرازها بر اساس روش (Habig *et al.* (1974) و تغییرات جزئی بکاررفته توسط (2009) Ghadamyari & Jalali Sendi مورد ارزیابی قرار گرفت

برای انجام آزمایش، دو محلول ۱۰ میلی مولار گلوکاتایون کاهش یافته متشکل از ۰/۰۰۸۱ گرم GSH در ۲/۵ میلی لیتر بافر فسفات ۰/۱ مولار با pH ۶/۵ و ۶۳ میلی مولار محلول ۱-کلرو-۲و۴-دی نیتروبنزن (CDNB) شامل ۰/۱۲۸ گرم از ماده مذکور در ۱۰ میلی لیتر اتانول تهیه شد. سپس ۲/۵ میلی لیتر از محلول اول و ۱۲۵ میکرولیتر از محلول دوم با هم مخلوط گردید و ۲۰۰ میکرولیتر از محلول نهایی به همراه ۱۰ میکرولیتر از رونشین آنزیمی به درون هر چاهک میکروپلیت ریخته شد. میزان جذب نوری در طول موج ۳۴۰ نانومتر با استفاده از دستگاه الایزا ریدر طی پنج دقیقه ثبت شد. این آزمایشها در سه تکرار، انجام و در تیمار شاهد بجای آنزیم، از ۱۰ میکرولیتر بافر همگن سازی استفاده گردید.

سنجش فعالیت سیتوکروم P450

اندازه گیری میزان کل پروتئین حاوی آهن در جمعیت های مختلف شته روسی گندم بر اساس روش (Brogdon (1977) *et al.* انجام شد و تغییرات جذب بدست آمده با منحنی استاندارد سیتوکروم C خالص مقایسه شد (Hosseini naveh & Ghadamyari, 2013). بدین منظور ابتدا محلول 3, 3', 5, 5' tetramethyl benzidine (TMBZ) با حل کردن ۰/۰۱ گرم TMBZ در ۵ میلی لیتر متانول و ۱۵ میلی لیتر بافر استات سدیم ۰/۲۵ مولار با pH ۵ تهیه گردید. سپس مقدار ۲۰۰ میکرولیتر از این محلول به همراه ۲۰ میکرولیتر رونشین آنزیمی، ۸۰ میکرولیتر بافر فسفات پتاسیم ۰/۶۲۵ مولار با pH ۷/۲، و ۲۵ میکرولیتر از هیدروژن پراکسیداز ۳ درصد به درون هر میکروپلیت ریخته شد. جهت انجام واکنش های لازم، پلیت در تاریکی و شرایط دمای اتاق برای مدت ۲ ساعت نگهداری گردید. سپس تغییرات جذب نور در طول موج ۴۵۰ نانومتر با استفاده از دستگاه الایزا ریدر قرائت و ثبت شد. این آزمایش شامل سه تکرار بود و در تیمار شاهد بجای آنزیم از بافر همگن سازی استفاده شد. تغییرات جذب به دست آمده به کمک نرم افزار Excell 2013 (Liengme, 2015) با یک منحنی استاندارد سیتوکروم C خالص مقایسه و به عنوان واحدهای همسان با سیتوکروم P450 در میلی گرم پروتئین در نظر گرفته شد.

تجزیه و تحلیل فعالیت آنزیم های سم زدا

برای مقایسه فعالیت آنزیم های سم زدایی جمعیت های مختلف شته روسی گندم، آنالیز واریانس یک طرفه داده ها با کمک آزمون Tukey HSD در سطح احتمال ۹۵ درصد انجام و مورد تجزیه و تحلیل قرار گرفت. برای انجام این محاسبات از نرم افزار SPSS (VER. 16.0) استفاده شد (SPSS, 2007).

سنجش محتوای فنولی

سنجش محتوای فنولی غلات مورد بررسی، مطابق روش (Seevers & Daly (1970) انجام گرفت. برای عصاره گیری از برگ ها، ابتدا ۱ گرم از برگ های سالم گیاهان دو هفته ای به قطعات حدود ۲ سانتی متر تهیه و با ۱۰ میلی لیتر متانول ۸۰ درصد با استفاده از هاون چینی هموژنایز شد. سپس عصاره صاف شده به مدت ۵ دقیقه با ۱۰۰۰ دور در دقیقه سانتریفیوژ (Hettich ®) و محلول رونشین برای بررسی های بعدی جمع آوری گردید.

جهت تعیین سطح فنول برگ ها، ابتدا ۰/۵ میلی لیتر از محلول بدست آمده با ۷ میلی لیتر آب مقطر استریل و ۰/۵ میلی لیتر از معرف فولین در یک لوله آزمایش ریخته و کاملاً مخلوط شد. بعد از ۸ دقیقه، یک میلی لیتر محلول کربنات سدیم اشباع به لوله اضافه و حجم مخلوط با آب مقطر به ۱۰ میلی لیتر رسانده شد. پس از گذشت یک ساعت با استفاده از دستگاه

الایزا ریدر، مقدار جذب رنگ در طول موج ۶۳۰ نانومتر قرائت و ثبت گردید. این آزمایش در چهار تکرار انجام و در تیمارهای شاهد فقط از آب مقطر و معرف استفاده گردید. سپس از اسید کافئیک برای رسم منحنی استاندارد استفاده شد. مقدار ۱۰۰ میلی گرم اسید کافئیک با ۵۰ میلی لیتر متانول ۸۰ درصد مخلوط و محلول حاصل ذخیره شد. برای تهیه محلولهای استاندارد، مقادیر ۰، ۲/۵، ۵، ۱۰، ۱۵، ۲۰، ۳۰ و ۴۰ میلی لیتر از محلول ذخیره به درون بشرهای جداگانه ریخته و با آب مقطر به حجم ۵۰ میلی لیتر رسانده شد. در مرحله بعد ۰/۵ میلی لیتر از هر محلول به درون هر چاهک میکروپلیت تزریق و جذب نوری با استفاده از دستگاه الایزا ریدر در طول موج ۴۵۰ نانومتر اندازه گیری شد.

ارتباط بین مقدار اسید کافئیک به عنوان استاندارد و جذب رنگ با استفاده از نرم افزار Excel 2013 (Liengme, 2015)، تعیین شد و معادله رگرسیون $Y = a + bx$ بدست آمد. در این فرمول، Y مقدار جذب خوانده شده در عصاره، X مقدار فنل بر حسب میکروگرم و a و b ضرایب فرمول می باشند. از حاصل ضرب مقدار عددی X در عدد ۳۲، مقدار فنل کل بر حسب میکروگرم در یک گرم برگ بدست آمد و سپس به میلی گرم تبدیل شد.

برای مقایسه محتوای فنولی غلات با یکدیگر، آنالیز واریانس یک طرفه داده ها با کمک آزمون Tukey HSD در سطح احتمال ۹۵ درصد مورد تجزیه و تحلیل قرار گرفت. در نهایت، ضریب همبستگی پیرسون بین میزان فنول موجود در برگ هر رقم با پارامترهای فیزیولوژیکی محاسبه شده و نیز میزان LC50 حشره کش ایمیداکلوپرید تعیین شد. کلیه محاسبات در محیط نرم افزار SPSS (VER. 16.0) انجام گردید (SPSS, 2007).

یافته های پژوهش

حساسیت به ایمیداکلوپرید در جمعیت های مختلف

با توجه به جدول ۱، بیشترین مقدار LC50 به جمعیت جوانیلو ۹۲ و کمترین مقدار به جمعیت شیروودی تعلق داشت. نسبت سمیت برای سه جمعیت اخیر به جمعیت شیروودی به ترتیب ۱/۴۸، ۲/۰۳ و ۲/۳۸ برآورد گردید. از آنجا که عدد یک در محدوده سمیت نسبی LC50 هر دو جمعیت مورد مقایسه قرار نداشت، همه مقایسه ها در سطح احتمال ۹۵ درصد از اختلاف معنی داری برخوردار بود.

جدول ۱. تجزیه پروبیت سمیت ایمیداکلوپرید در جمعیت های وابسته به میزبان شته روسی گندم

جمعیت	^a LC50 (95% CI)	شیب خط $SE \pm$	X^2 (df) ^b	هتروژنتی	سمیت نسبی ^c (در سطح احتمال ۹۵ درصد)	سناباد
شیروودی	۲/۴۱ (۲/۱۳ - ۲/۷۱)	۰/۱۷ ± ۲/۳۳	۲/۶۲ (۴)	۰/۶۵		
گاسکوژن	۳/۵۶ (۳/۲۱ - ۳/۹۵)	۰/۱۹ ± ۲/۷۲	۳/۷۱ (۴)	۰/۹۳	۱/۴۸ (۱/۲۶ - ۱/۷۴) *	
سناباد	۴/۸۹ (۴/۴۷ - ۵/۳۴)	۰/۲۳ ± ۳/۴۰	۳/۸۴ (۴)	۰/۹۶	۲/۰۳ (۱/۷۵ - ۲/۳۶) *	۱/۳۷ (۱/۱۹ - ۱/۵۸) *
جوانیلو ۹۲	۵/۷۳ (۵/۲۴ - ۶/۲۴)	۰/۲۴ ± ۳/۴۷	۲/۷۶ (۴)	۰/۶۹	۲/۳۸ (۲/۰۵ - ۲/۷۶) *	۱/۶۱ (۱/۳۹ - ۱/۸۴) *

a. غلظت کشنده ۵۰ درصد جمعیت آزمایشی و حدود بالا و پایین آن در سطح احتمال ۹۵ درصد بر حسب میلی گرم حشره کش در لیتر محلول سمی

b. مجموع مربعات (درجه آزادی)

c. سمیت نسبی (LC50) یک جمعیت بر LC50 جمعیت دیگر) به همراه حدود بالا و پایین آن در سطح احتمال ۹۵ درصد

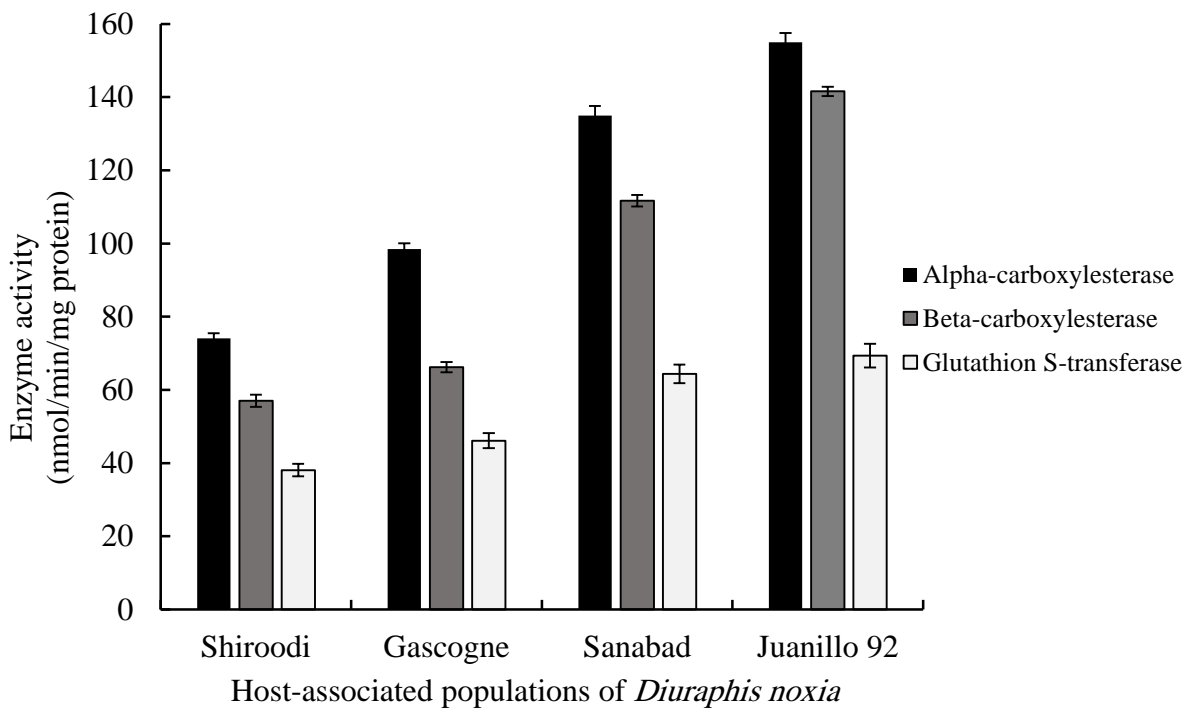
* معنی دار در سطح ۵ درصد

فعالیت آنزیم‌های سم‌زدایی

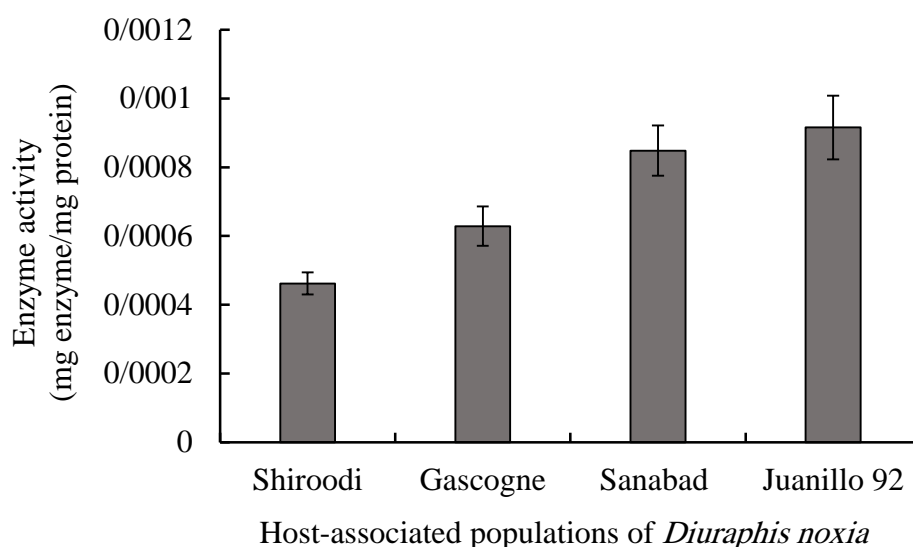
نتایج نشان داد که فعالیت استرازی شته‌های پرورش یافته روی رقم‌های آزمایشی با استفاده از زیر نهشت‌های آلفا نفتیل استات ($F_{(3, 12)} = 294.01, P \leq 0.05$) و بتا نفتیل استات ($F_{(3, 12)} = 705.11, P \leq 0.05$) از اختلاف آماری معنی‌داری در سطح ۹۵ درصد برخوردار هستند. بیشترین میزان فعالیت کربوکسیل استرازی به جمعیت جوانیلو ۹۲ و کمترین مقدار به جمعیت شیروودی تعلق داشت (شکل ۱).

بررسی فعالیت گلوکوتایون اس ترانسفرازها با استفاده از زیر نهشت CDNB نشان داد که بین جمعیت شیروودی با سناباد و جوانیلو ۹۲ و نیز جمعیت گاسکوژن با جوانیلو ۹۲ اختلاف آماری معنی‌داری در سطح ۹۵ درصد وجود دارد ($F_{(3, 12)} = 17.59, P \leq 0.05$). نتایج فعالیت آلفا و بتا استرازاها و گلوکوتایون اس-ترانسفرازها به ترتیب برای جمعیت شیروودی، ۵۷/۰۵ و ۵۶/۹۹، گاسکوژن، ۹۸/۴۵ و ۶۶/۲۲ و ۶۶/۲۹، سناباد، ۱۳۵، ۱۱۱/۶۷ و ۷۹/۹۳ و هم‌چنین جوانیلو ۹۲، ۱۵۵/۰۲، ۱۴۱/۵۷ و ۸۵/۸۰ نانومول/دقیقه/میلی‌گرم پروتئین به دست آمد (شکل ۱).

فعالیت آنزیم‌های سیتوکروم P450 در جمعیت‌های مذکور به ترتیب ۰/۰۰۰۴، ۰/۰۰۰۶، ۰/۰۰۰۸ و ۰/۰۰۰۹ میلی‌گرم آنزیم/میلی‌گرم پروتئین حاصل شد (شکل ۲). بر اساس نتایج، بین جمعیت شیروودی با سناباد و جوانیلو ۹۲ و نیز جمعیت گاسکوژن با جوانیلو ۹۲ اختلاف آماری معنی‌داری در سطح ۹۵ درصد وجود دارد ($F_{(3, 16)} = 9.34, P \leq 0.05$).



شکل ۱. مقایسه فعالیت آنزیم‌های آلفا و بتا کربوکسیل استراز و گلوکوتایون اس ترانسفراز (میانگین \pm خطای استاندارد) در جمعیت‌های وابسته به میزبان *Diuraphis noxia*

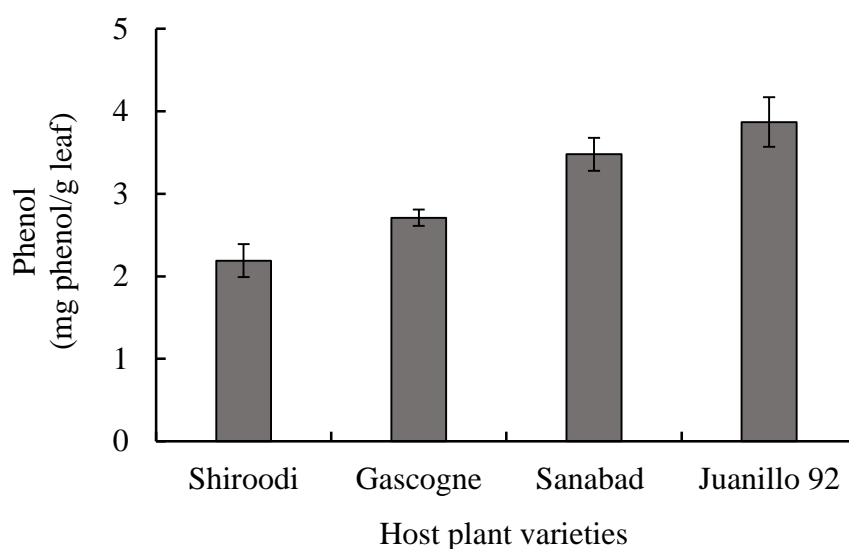


شکل ۲. مقایسه فعالیت آنزیم‌های سیتوکروم P450 (میانگین \pm خطای استاندارد) در جمعیت‌های وابسته به میزبان *Diuraphis noxia*

محتوای فنولی برگ غلات

مقدار فنول موجود در هر گرم برگ رقم‌های شیروودی، گاسکوژن، سناباد و جوانیلو ۹۲، به ترتیب ۲/۱۹، ۲/۷۱، ۳/۴۸ و ۳/۸۷ میلی‌گرم به دست آمد. این نتایج از اختلاف آماری معنی‌داری در سطح ۹۵ درصد ($F_{(3, 12)} = 8.56, P \leq 0.05$) برخوردار بود (شکل ۳).

بر اساس آنالیز داده‌ها، همبستگی مثبت و معنی‌داری (r : ضریب پیرسون است و سطح معنی‌داری $P < 0.05$ می‌باشد) بین میزان فنول موجود در برگ رقم‌های مختلف غلات با LC50 حشره‌کش ایمیداکلوپرید ($r = 0.999, P = 0.01$) فعالیت کربوکسیل استرازها (α -NA: $r = 0.798, P = 0.00$; β -NA: $r = 0.807, P = 0.00$)، گلوکاتیبون اس ترانسفرازها ($r = 0.817, P = 0.001$) و سیتوکروم P450 ($r = 0.687, P = 0.003$) جمعیت‌های مختلف وجود دارد.



شکل ۳. مقایسه محتوای ترکیب‌های فنولی (میانگین \pm خطای استاندارد) برگی رقم‌هایی از گندم (شیروودی و گاسکوژن) و تریتیکاله (سناباد و جوانیلو ۹۲)

بحث

شته روسی گندم یکی از مهاجم‌ترین آفات گندم است (Rakhshani *et al.*, 2008; Zareh *et al.*, 1995) که توسط آفت کش‌های شیمیایی کنترل می‌شود (Kirkland *et al.*, 2018; Macharia *et al.*, 2004; Noorbakhsh, 2020). بر اساس بررسی‌های انجام شده، تنوع در منابع غذایی ممکن است پاسخ حشره به آفت‌کش‌ها را تغییر دهد (Komazaki & Toda, 2014; Liang *et al.*, 2007; Tabacian *et al.*, 2011). در پژوهش اخیر برای اولین بار اثر ایمیداکلوپرید به روش زیست‌سنجی گلخانه‌ای بر روی جمعیت‌های وابسته به میزبان شته روسی گندم بررسی شد. این حشره‌کش که بطور گسترده‌ای برای کنترل شته‌ها و سایر آفات مکنده استفاده می‌شود (Kollmeyer *et al.*, 1999; Kundoo *et al.*, 2018)، مانند دیگر نئونیکوتینوئیدها در ناحیه پس سیناپس با گیرنده‌های نیکوتین استیل کولین پیوند برقرار کرده و با بستن این گیرنده‌ها، مانع انتقال پیام عصبی شده و اثرات نامطلوبی بر سیستم عصبی، تغذیه و حرکت ایجاد کرده که به مرگ حشرات می‌انجامد (Boiteau & Osborn, 1997; Matsuda *et al.*, 2001).

بر اساس نتایج زیست‌سنجی، میزان LC50 حشره‌کش ایمیداکلوپرید علیه حشرات بالغ شته روسی گندم پرورش یافته روی ارقام شیروودی، گاسکوژن، سناباد و جوانیلو ۹۲ به ترتیب ۲/۴۱، ۳/۵۶، ۴/۸۹ و ۵/۷۳ میلی‌گرم ماده موثره بر لیتر می‌باشد. از آنجا که این یافته نتایج تحقیقات مشابه بر روی دیگر آفات را تایید نمود (Sarbaz *et al.*, 2012; Tabasian *et al.*, 2010)، می‌توان تغذیه حشرات گیاه‌خوار از جنس‌ها و حتی رقم‌های گوناگون گیاهی را دلیلی بر تفاوت پاسخ آن‌ها نسبت به حشره‌کش ایمیداکلوپرید عنوان نمود.

در واقع، تغییرات متابولیکی آفات برای سازگاری با منابع غذایی ممکن است منشا چنین تفاوت‌هایی باشد (Brattsten, 2011; Xie *et al.*, 1988). بررسی‌های آنزیمی اخیر نشان داد که نسبت فعالیت آلفا و بتا استرازها، گلوکاتانیون اس ترانسفرازها و منواکسیژنازهای P450 برای جمعیت جوانیلو ۹۲، ۲/۰۹، ۲/۴۸، ۱/۵۱ و ۲/۲۵ برابر جمعیت شیروودی است. این نسبت‌ها برای جمعیت سناباد به ترتیب ۱/۸۲ و ۱/۹۶، ۱/۴ و ۲ برابر و برای جمعیت گاسکوژن، ۱/۳۲، ۱/۱۶، ۱/۱۶ و ۱/۵ برابر جمعیت شیروودی برآورد گردید. با توجه به نتایج، ارتباط معکوسی بین دو شاخص حساسیت به ایمیداکلوپرید و فعالیت آنزیم‌های سم‌زدایی در جمعیت‌های وابسته به میزبان شته روسی گندم وجود دارد. لذا جمعیت جوانیلو ۹۲ با بالاترین سطح فعالیت آنزیمی، از کم‌ترین حساسیت به حشره‌کش ایمیداکلوپرید و جمعیت شیروودی با کمترین سطح فعالیت آنزیمی از بالاترین حساسیت به آفت‌کش برخوردار است.

این یافته‌ها با نتایج بررسی‌های گذشته همسو بود. بر اساس گزارش‌های صورت گرفته، نسبت حساسیت افراد بالغ *Aphis gossypii* Glover به حشره‌کش‌های ایمیداکلوپرید و اکسی‌دیمتون متیل برای جمعیت پرورش یافته بر روی پنبه نسبت به خربزه به ترتیب ۱/۶ و ۳/۴ بدست آمد که این نتایج به ترتیب با برتری ۳/۶۹ و ۱/۳۵ برابری فعالیت آلفا و بتا استرازها در جمعیت پنبه نسبت به خربزه همراه بود (Tabacian *et al.*, 2011; Tabasian *et al.*, 2010). در پژوهشی دیگر، نتایج بررسی‌های (Ghadamyari & Jalali Sendi, 2009) بر روی دو نژاد کنه *Tetranychus urticae* Koch نشان داد که کنه‌های پرورش یافته روی لوبیا، ۲۰/۴۷ برابر جمعیت پرورش یافته روی نیلوفر صحرایی به حشره‌کش اکسی‌دیمتون متیل مقاومت نشان داده و فعالیت آلفا و بتا استرازها در جمعیت لوبیا، به ترتیب ۲/۵ و ۲/۱۴ برابر بیشتر از جمعیت نیلوفر صحرایی تعیین شد. همچنین بر اساس تحقیقات انجام شده، حساسیت به حشره‌کش‌های سایپرمتترین و پروفنوفوس در لاروهای *Spodoptera litura* Fabricius پرورش یافته بر روی گیاه کرچک به ترتیب ۵/۵ و ۱/۷۲ برابر جمعیت پرورش یافته بر روی گل کلم ارزیابی گردید و علت این امر به برتری نسبی فعالیت آنزیم‌های کربوکسیل استرازی (۲/۹۹)، گلوکاتانیون اس ترانسفرازی (۱/۴۴) و P450 (۲/۳۵) لاروهای جمعیت گل کلم نسبت به جمعیت کرچک عنوان شد (Karuppaiah *et al.*, 2016).

یکی از مهم‌ترین دلایل تفاوت آنزیم‌های سم‌زدایی در جمعیت‌های وابسته به میزبان آفات، تفاوت در سطوح آلوکمیکال‌های گیاهی می‌باشد. در این راستا پرورش شته سبز گندم، *Sitobion avenae* Fabricius، بر روی نوعی یولاف در کنار دو رقم

گندم Huayun و Chagual به ترتیب با سطوح صفر، بسیار کم و بسیار زیاد دیمبوآ (نوعی متابولیت ثانویه غلات از گروه هیدروکسامیک اسیدها) موجب القای معنی دار فعالیت آنزیم‌های سم‌زدای مذکور در ارقام گندم نسبت به یولاف شد. اگر چه میزان دیمبوآ در رقم Huayun بسیار کمتر از Chagual بود، اما به علت اثرات ضد تغذیه‌ای این ترکیب در غلظت‌های بالا، میزان فعالیت آنزیم‌های کربوکسیل استرازی و گلوکاتایون اس ترانسفرازی در جمعیت مرتبط با رقم Huayun بیشتر از Chagual گزارش شد (Loayza-Muro *et al.*, 2000).

مطالعه اخیر نشان دهنده ارتباط مستقیم بین افزایش سطح ترکیب‌های فنولی گیاهان با افزایش فعالیت آنزیم‌های سم‌زدایی و تاثیر آن بر کاهش سمیت آفت‌کش ایمیداکلوپرید علیه شته روسی گندم است. بر اساس مستندات موجود، تغییرات کمی و کیفی ترکیب‌های فنولی گیاهی، بیولوژی انواع شته‌های غلات از جمله شته روسی گندم را تحت تاثیر قرار می‌دهد (Leszczynski *et al.*, 1989; Tabasian *et al.*, 2018; Todd *et al.*, 1971; Wojcicka, 2010). از سوی دیگر، بیولوژی ویژه آفات می‌تواند شناس مقاومت آن‌ها را نسبت به حشره‌کش‌ها افزایش دهد (Hardy *et al.*, 2018).

طبق پژوهش‌های انجام شده، تغذیه *Lymantria dispar* Linnaeus از فنولیک گلیکوزیدها عاملی برای تغییرات ژنتیکی و در نتیجه القای فعالیت کربوکسیل استرازاها در این حشره می‌باشد (Lindroth & Weisbrod, 1991). همچنین تغذیه *Micromelalopha troglodyta* Graeser از تانیک اسیدها موجب القای گلوکاتایون اس ترانسفرازاها در چربی بدن و معده حشره می‌گردد (Cheng *et al.*, 2015). Zhang *et al.* (2021) نیز تغذیه افراد بالغ *Bemisia tabaci* Gennadius از فلاونوئیدها را دلیلی برای بیان بیشتر ژن‌های سیتوکروم P450 دانسته که با کاهش حساسیت این آفت به حشره‌کش‌های تیمتوکسام و فلوپیرادیفورون همراه است.

علاوه بر این، مستنداتی نیز مبنی بر تاثیر بازدارندگی ترکیب‌های فنولی بر فعالیت آنزیم‌های سم‌زدایی حشرات ارایه شده است. Wang *et al.* (2016) استفاده از فلاونوئیدها را به عنوان عامل بازدارنده استرازی در نژاد مقاوم *Leptinotarsa decemlineata* Say به حشره‌کش‌های آزینفوس متیل و پیرتروم معرفی نمودند. Yu & Abo-Elghar (2000) نیز نقش فلاونوئیدها و تانیک اسیدها را در بازدارندگی فعالیت گلوکاتایون اس ترانسفرازاها در لارو *Spodoptera frugiperda* تایید نمودند. تفاوت در نتایج فوق ممکن است به دلیل تفاوت در گیاه میزبان، ترکیب خاص مواد دفاعی گیاهی، مدت زمانی که حشره در معرض این ترکیب‌ها قرار می‌گیرد و تغییر میزبان باشد (Cai *et al.*, 2009; Dermauw *et al.*, 2013; Loayza-Muro *et al.*, 2000; Xie *et al.*, 2011). Muro *et al.*, 2000; Xie *et al.*, 2011. علاوه بر تفاوت در ترکیب‌های گیاهی، تفاوت در گونه و بیوتیپ حشره مورد بررسی، همچنین نوع آنزیم‌های سم‌زدا (Castaneda *et al.*, 2010; Leszczynski *et al.*, 1994; Xu *et al.*, 2014) و تغییر در ویژگی‌های آفت‌کش‌ها (Nicol *et al.*, 1993; Zhang *et al.*, 2017) نیز می‌تواند حساسیت گونه‌های مختلف آفات را نسبت به آفت‌کش‌ها تغییر دهد.

نتیجه‌گیری و پیشنهادها

این پژوهش موید این مطلب است که مکانیسم‌های موثر در تعامل بین گیاهان و حشرات گیاه‌خوار ممکن است بواسطه تغییر در فعالیت آنزیم‌های سم‌زدایی، بر پاسخ آفات نسبت به آفت‌کش‌ها تاثیر بگذارند. بر اساس نتایج، وجود همبستگی مثبت بین میزان ترکیب‌های فنولی غلات با القای آنزیم‌های کربوکسیل استرازی، گلوکاتایون اس ترانسفرازی و سیتوکروم P450 در شته روسی گندم توانست میزان حساسیت این آفت نسبت به حشره‌کش ایمیداکلوپرید را کاهش دهد. از این رو می‌توان گفت که برای افزایش کارایی کنترل شیمیایی در مهار جمعیت یک آفت لازم است نگرش ویژه‌ای به سطح آلوکیمیکال‌های منبع غذایی و ارتباط آن با پاسخ‌های متابولیکی آفات داشت. این رویه به انتخاب روش‌های صحیح مدیریت آفات، تعیین دز دقیق و موثر حشره‌کش‌ها، پیشگیری از بروز مقاومت تقاطعی نسبت به این ترکیبات و حفظ محیط زیست کمک خواهد نمود.

تشکر و قدر دانی

این تحقیق بخشی از پایان نامه دکترای نویسنده اول می باشد. بدین وسیله از حمایت گروه حشره شناسی دانشکده کشاورزی دانشگاه آزاد اسلامی اراک و دانشگاه فردوسی مشهد قدردانی می شود.

منابع

حسینی نوه، وحید و قدمیاری، محمد (۱۳۹۲). مبانی و مفاهیم روش های آزمایشگاهی در بیوشیمی، فیزیولوژی و سم شناسی حشرات. تهران: مؤسسه انتشارات دانشگاه تهران.
نوریخس، سعیده (۱۳۹۸). فهرست آفات، بیماریها و علفهای هرز مهم محصولات عمده کشاورزی، آفت کش ها و روشهای توصیه شده جهت کنترل آنها. تهران: معاونت کنترل آفات، سازمان حفظ نباتات.

REFERENCES

- Barbehenn, R. V., Walker, A. C., & Uddin, F. (2003). Antioxidants in the midgut fluids of a tannin-tolerant and a tannin-sensitive caterpillar: effects of seasonal changes in tree leaves. *Journal of Chemical Ecology*, 29 (5), 1099-1116. <https://doi.org/10.1023/a:1023873321494>.
- Bayoun, I. M., Plapp Jr, F. W., Gilstrap, F. E., & Michels Jr, G.J. (1995). Toxicity of selected insecticides to *Diuraphis noxia* (Homoptera: Aphididae) and its natural enemies. *Journal of Economic Entomology*, 88 (5), 1177-1185. <https://doi.org/10.1093/jee/88.5.1177>.
- Bernays, E. A., & Chapman, R. F. (2000). Plant secondary compounds and grasshoppers: beyond plant defenses. *Journal of Chemical Ecology*, 26 (8), 1773-1794. <https://doi.org/10.1023/A:1005578804865>.
- Blackman, R. L., & Eastop, V. F. (Eds.). (2000). *Aphids on the world's crops: an identification and information guide* (2nd ed.). Chichester: John Wiley and Sons Ltd.
- Boiteau, G., & Osborn, W. P. (1997). Behavioural effects of imidacloprid, a new nicotinyln insecticide, on the potato aphid, *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas)(Homoptera, Aphididae). *The Canadian Entomologist*, 129 (2), 241-249. <https://doi.org/10.4039/Ent129241-2>.
- Brattsten, L. (1988). Enzymic adaptations in leaf-feeding insects to host-plant allelochemicals. *Journal of Chemical Ecology*, 14 (10), 1919-1939. <https://doi.org/10.1007/BF01013486>.
- Brogdon, W. G., McAllister, J., & Vulule, J. (1997). Heme peroxidase activity measured in single mosquitoes identifies individuals expressing an elevated oxidase for insecticide resistance. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 13 (3), 233-237.
- Cai, Q.-N., Han, Y., Cao, Y.-Z., Hu, Y., Zhao, X., & Bi, J.-L. (2009). Detoxification of gramine by the cereal aphid *Sitobion avenae*. *Journal of Chemical Ecology*, 35 (3), 320-325. <https://doi.org/10.1007/s10886-009-9603-y>.
- Castaneda, L., Figueroa, C., & Nespolo, R. (2010). Do insect pests perform better on highly defended plants? Costs and benefits of induced detoxification defences in the aphid *Sitobion avenae*. *Journal of Evolutionary Biology*, 23 (11), 2474-2483. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02112.x>.
- Chen, C., Kang, Z., Shi, X., & Gao, X. (2015). Metabolic adaptation mechanisms of insects to plant secondary metabolites and their implications for insecticide resistance of insects. *Acta Entomologica Sinica*, 58 (10), 1126-1139.
- Cheng, H., Tang, F., Li, W., & Xu, M. (2015). Tannic Acid Induction of a Glutathione S-transferase in *Micromelalopha troglodyta* (Lepidoptera: Notodontidae) Larvae. *Journal of Entomological Science*, 50 (4), 350-362. <https://doi.org/10.18474/JES14-36.1>.
- Constabel, C. P., Yip, L., Patton, J. J., & Christopher, M. E. (2000). Polyphenol oxidase from hybrid poplar. Cloning and expression in response to wounding and herbivory. *Plant Physiology*, 124 (1), 285-296. <https://doi.org/10.1104/pp.124.1.285>.

- Dermauw, W., Wybouw, N., Rombauts, S., Menten, B., Vontas, J., Grbic, M., Clark, R.M., Feyereisen, R & Van Leeuwen, T. (2013). A link between host plant adaptation and pesticide resistance in the polyphagous spider mite *Tetranychus urticae*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 110 (2), E113-E122. <https://doi.org/10.1073/pnas.1213214110>.
- Divekar, P. A., Narayana, S., Divekar, B. A., Kumar, R., Gadratagi, B. G., Ray, A., Singh, A.K., Rani, V., Singh, V., Singh, A.K., Kumar, A., Singh, R.P., Meena, R.S & Tusar Kanti Beher, T.K. (2022). Plant secondary metabolites as defense tools against herbivores for sustainable crop protection. *International Journal of Molecular Sciences*, 23 (5), 2690. <https://doi.org/10.3390/ijms23052690>.
- Duisembecov, B., Dubovskiy, I., & Glupov, V. (2017). Effect of plant secondary metabolites on susceptibility of insects to entomopathogenic microorganisms. *Contemporary Problems of Ecology*, 10, 286-292. <https://doi.org/10.1134/S1995425517030052>.
- Enayati, A. A., Ranson, H., & Hemingway, J. (2005). Insect glutathione transferases and insecticide resistance. *Insect molecular biology*, 14 (1), 3-8. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2583.2004.00529.x>.
- Ghadamyari, M., & Jalali Sendi, J. (2009). Resistance mechanisms to oxydemeton-methyl in *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae). *Munis Entomology and Zoology*, 4 (1), 103-113. (In Persian)
- Guo, Y., Zhang, J., Yu, R., Zhu, K. Y., Guo, Y., & Ma, E. (2012). Identification of two new cytochrome P450 genes and RNA interference to evaluate their roles in detoxification of commonly used insecticides in *Locusta migratoria*. *Chemosphere*, 87 (7), 709-717. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2011.12.061>.
- Habig, W. H., Pabst, M. J., & Jakoby, W. B. (1974). Glutathione S-transferases the first enzymatic step in mercapturic acid formation. *Journal of Biological Chemistry*, 249 (22), 7130-7139. [https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(19\)42083-8](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(19)42083-8).
- Hafeez, M., Liu, S., Jan, S., Ali, B., Shahid, M., Fernández-Grandon, G. M., Nawaz, M., Ahmad, A & Wang, M. (2019). Gossypol-induced fitness gain and increased resistance to deltamethrin in beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner). *Pest Management Science*, 75 (3), 683-693. <https://doi.org/10.1002/ps.5165>.
- Harborne, J. B. (1999). The comparative biochemistry of phytoalexin induction in plants. *Biochemical Systematics and Ecology*, 27 (4), 335-367. [https://doi.org/10.1016/S0305-1978\(98\)00095-7](https://doi.org/10.1016/S0305-1978(98)00095-7).
- Hardy, N. B., Peterson, D. A., Ross, L., & Rosenheim, J. A. (2018). Does a plant-eating insect's diet govern the evolution of insecticide resistance? Comparative tests of the pre-adaptation hypothesis. *Evolutionary applications*, 11 (5), 739-747. <https://doi.org/10.1111/eva.12579>.
- Haruta, M., Pedersen, J. A., & Constabel, C. P. (2001). Polyphenol oxidase and herbivore defense in trembling aspen (*Populus tremuloides*): cDNA cloning, expression, and potential substrates. *Physiologia plantarum*, 112 (4), 552-558. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2001.1120413.x>.
- Hatfield, M. J., Umans, R. A., Hyatt, J. L., Edwards, C. C., Wierdl, M., Tsurkan, L., Taylor, M.R & Potter, P. M. (2016). Carboxylesterases: General detoxifying enzymes. *Chemico-biological interactions*, 259, 327-331. <https://doi.org/10.1016/j.cbi.2016.02.011>.
- Hosseini naveh, V., & Ghadamyari, M. (2013). *Principle and concepts of experimental methods in insect biochemistry, physiology and toxicology*. Tehran: University of Tehran Press. (In Persian)
- Jankielsohn, A. (2021). Russian Wheat Aphid Distribution in Wheat Production Areas: Consequences of Management Practices. In *Current Trends in Wheat Research*. edited by Ansari, M.R. IntechOpen. 103-114.
- Jokanović, M. (2001). Biotransformation of organophosphorus compounds. *Toxicology*, 166 (3), 139-160. [https://doi.org/10.1016/S0300-483X\(01\)00463-2](https://doi.org/10.1016/S0300-483X(01)00463-2).

- Jones, K. C., & Klocke, J. A. (1987). Aphid feeding deterrence of ellagitannins, their phenolic hydrolysis products and related phenolic derivatives. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 44 (3), 229-234. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1987.tb00549.x>.
- Joshi, N., & Sharma, V. (2009). Efficacy of imidacloprid (Confidor 200 SL) against aphids infesting wheat crop. *Journal of Central European Agriculture*, 10 (3), 217-221. <https://hrcak.srce.hr/52321>.
- Karuppaiah, V., Srivastava, C., & Subramanian, S. (2016). Effect of host plants on insecticide susceptibility and detoxification enzymes activity in *Spodoptera litura* Fabricius (Noctuidae: Lepidoptera). *Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences*, 86, 715-721. <https://doi.org/10.1007/s40011-015-0515-z>.
- Kefelegn, H., Tsegaye, T., & Damte, T. (2020). Seed rates and insecticides effects on Russian wheat aphid *Diuraphis noxia* (Hemiptera: Aphididae) occurrence in irrigated durum wheat (*Triticum durum*) in the central highland of Ethiopia. *International Journal of Tropical Insect Science*, 40, 141-149. <https://doi.org/10.1007/s42690-019-00063-0>.
- Kirkland, L. S., Pirtle, E. I., & Umina, P. A. (2018). Responses of the Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia*) and bird cherry oat aphid (*Rhopalosiphum padi*) to insecticide seed treatments in wheat. *Crop and Pasture Science*, 69 (10), 966-973. <https://doi.org/https://doi.org/10.1071/CP18266>.
- Kollmeyer, W. D., Flattum, R. F., Foster, J. P., Powell, J. E., Schroeder, M. E., & Soloway, S. B. (1999). Discovery of the nitromethylene heterocycle insecticides. In *Nicotinoid insecticides and the nicotinic acetylcholine receptor*. edited by Yamamoto, I. & Casida, J. E. Heidelberg: Springer-Verlag, 71-89.
- Komazaki, S., & Toda, S. (2014). Differences in host preference, life cycle pattern, and insecticide susceptibility among *Aphis gossypii* clones and genetic relationships inferred from internal transcribed spacer 2 sequences of rDNA. *Annals of the Entomological Society of America*, 101 (3), 565-572. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2008\)101\[565:DIHPLC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2008)101[565:DIHPLC]2.0.CO;2).
- Kundoo, A. A., Dar, S. A., Mushtaq, M., Bashir, Z., Dar, M. S., Gul, S., & Gulzar, S. (2018). Role of neonicotinoids in insect pest management: A review. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 6 (1), 333-339.
- Lattanzio, V., Arpaia, S., Cardinali, A., Di Venere, D., & Linsalata, V. (2000). Role of endogenous flavonoids in resistance mechanism of Vigna to aphids. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 48 (11), 5316-5320. <https://doi.org/10.1021/jf000229y>.
- Lattanzio, V., Cardinali, A., Linsalata, V., Perrino, P., & Ng, N. (1996). A chemosystematic study of the flavonoids of Vigna. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 43 (6), 493-504.
- LeOra Software, V. (2003). *Polo-plus: a user's guide to probit or logit analysis, version 2.0*. LeOra Software Company Petaluma.
- Leszczynski, B., Matok, M., & Dixon, A. (1994). Detoxification of cereal plant allelochemicals by aphids: Activity and molecular weights of glutathioneS-transferase in three species of cereal aphids. *Journal of Chemical Ecology*, 20 (2), 387-394.
- Leszczynski, B., Wright, L. C., & Bakowski, T. (1989). Effect of secondary plant substances on winter wheat resistance to grain aphid. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 52 (2), 135-139.
- Liang, P., Cui, J. Z., Yang, X. Q., & Gao, X. W. (2007). Effects of host plants on insecticide susceptibility and carboxylesterase activity in *Bemisia tabaci* biotype B and greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum*. *Pest Management Science*, 63 (4), 365-371.
- Liengme, B. (2015). *A Guide to Microsoft Excel 2013 for Scientists and Engineers*. Academic Press.
- Lindroth, R. L., & Weisbrod, A. V. (1991). Genetic variation in response of the gypsy moth to aspen phenolic glycosides. *Biochemical Systematics and Ecology*, 19 (2), 97-103.
- Loayza-Muro, R., Figueroa, C. C., & Niemeyer, H. M. (2000). Effect of two wheat cultivars differing in hydroxamic acid concentration on detoxification metabolism in the aphid *Sitobion avenae*. *Journal of Chemical Ecology*, 26 (12), 2725-2736.

- Macharia, M., Njuguna, M., & Koros, I. (2004, November). Control of the Russian wheat aphid, *Diuraphis noxia* (Kurdjumov) in wheat using systemic insecticides in Kenya. Paper presented at the Proceedings of the 12th Regional Wheat Workshop for Eastern, Central and Southern Africa, Nakuru, Kenya.
- Matsuda, K., Buckingham, S. D., Kleier, D., Rauh, J. J., Grauso, M., & Sattelle, D. B. (2001). Neonicotinoids: insecticides acting on insect nicotinic acetylcholine receptors. *Trends in Pharmacological Sciences*, 22 (11), 573-580. [https://doi.org/10.1016/s0165-6147\(00\)01820-4](https://doi.org/10.1016/s0165-6147(00)01820-4).
- Nelson, D. R., Goldstone, J. V., & Stegeman, J. J. (2013). The cytochrome P450 genesis locus: the origin and evolution of animal cytochrome P450s. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368 (1612), 20120474. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0474>.
- Nicholas, A. H., Puterka, G., Gopurenko, D., & Reviewer Brumley, C. (2015). *National Diagnostic Protocol Diuraphis noxia Russian wheat aphid*. Viewed on 03/15/2022 from <https://www.plantbiosecuritydiagnostics.net.au/app/uploads/2018/06/NDP-28-RWA-V1-2020.pdf>
- Nicol, J., Wratten, S., Eaton, N., & Copaja, S. (1993). Effects of DIMBOA levels in wheat on the susceptibility of the grain aphid (*Sitobion avenue*) to deltamethrin. *Annals of Applied Biology*, 122 (3), 427-433.
- Noorbakhsh, S., Sahraian, H., Soroush, M., Rezaei, V., & Fotoohi, A.R. (2012). *List of important plant pests, diseases, weeds and recommended pesticide*. Plant Protection organization, Ministry of Jihad-e Agriculture. (In persian)
- Nyman, T., & Julkunen-Tiitto, R. (2000). Manipulation of the phenolic chemistry of willows by gall-inducing sawflies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97 (24), 13184-13187.
- Oakeshott, J., Claudianos, C., Campbell, P., Newcomb, R & Russell, R. (2005). Biochemical genetics and genomics of insect esterases. In *comprehensive Molecular Insect Science*. edited by Gilbert, L.I. *et al.* Pergamon: Elsevier Ltd, 309–361.
- Pratyusha, S. (2022). Phenolic compounds in the plant development and defense: an overview. *Plant Stress Physiology-Perspectives in Agriculture*. <https://doi.org/10.5772/intechopen.102873>.
- Pucherelli, S. F., Peairs, F. B., Merrill, S. C., & Randolph, T. L. (2012). Russian wheat aphid (Hemiptera: Aphididae) reproduction and development on five noncultivated grass hosts. *Arthropod-Plant Interactions*, 6 (1), 67-73. <https://doi.org/10.1007/s11829-011-9152-5>.
- Rakhshani, E., Tomanovic, Z., Starý, P., Talebi, A.-A., Kavallieratos, N. G., Zamani, A.-A., & Stamenkovic, S. (2008). Distribution and diversity of wheat aphid parasitoids (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) in Iran. *European Journal of Entomology*, 105 (5), 863-870. <https://doi.org/10.14411/eje.2008.114>.
- Ranson, H., Claudianos, C., Ortelli, F., Abgrall, C., Hemingway, J., Sharakhova, M. V., & Feyereisen, R. (2002). Evolution of supergene families associated with insecticide resistance. *Science*, 298 (5591), 179-181. <https://doi.org/10.1126/science.1076781>.
- Ranson, H., & Hemingway, J. (2005). Mosquito glutathione transferases. *Methods in Enzymology*, 401, 226-241. [https://doi.org/10.1016/S0076-6879\(05\)01014-1](https://doi.org/10.1016/S0076-6879(05)01014-1).
- Robertson, J., & Preisler, H. (1992). *Pesticide bioassays with arthropods*. Boca Ratn, CRC Press.
- Sarbaz, S., Moravej, G. H., Heydarzade, A., & Sirjani, M. (2012, August). *The influence of host-plant resistance on the efficacy of imidaclopraid against development stages of Bemisia tabaci Gennadius (Homoptera: Aleyrodidae)*. Paper presented at the 20 th Iranian plant protection Congress, Shiraz, Iran.
- Schuler, M. A. (2011). P450s in plant–insect interactions. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Proteins and Proteomics*, 1814 (1), 36-45. <https://doi.org/10.1016/j.bbapap.2010.09.012>.
- SeEVERS, P., & DALY, J. (1970). Studies on Wheat stem rust resistance controlled at the Sr6 locus. I. The role of phenolic compounds. *Phytopathology*, 60 (9), 1322-1328. <https://doi.org/10.1094/Phyto-60-1322>.

- Sheehan, D., Meade, G., Foley, V. M., & Dowd, C. A. (2001). Structure, function and evolution of glutathione transferases: implications for classification of non-mammalian members of an ancient enzyme superfamily. *Biochemical journal*, 360 (1), 1-16. <https://doi.org/10.1042/bj3600001>.
- SPSS. (2007). *SPSS Base 16.0 User's Guide* (16.01 ed.). SPSS Inc.
- Tabacian, H., Ravan, S., & Bandani, A. R. (2011). Susceptibilities of two populations of *Aphis gossiper* Glover to selected insecticides. *African Journal of Biotechnology*, 10 (4), 670-674.
- Tabasian, H., Goldasteh, S., Moravvej, G. h., Sanatgar, E., & Ghadamyari, M. (2018). Relationship between the biological parameters of *Diuraphis noxia* (Hemiptera: Aphididae) and the host phenolic content *Journal of Entomological Research*, 10 (3), 163-175
- Tabasian, H., Ravan, S., Bandani, A. R., & Siahsar, B. A. (2010). The effect of esterase activity in resistance of *Aphis gossypii* to selective insecticides. *Journal of Food, Agriculture and Environment*, 8 (3 & 4), 1108-1112.
- Todd, G. W., Getahun, A., & Cress, D. C. (1971). Resistance in barley to the greenbug, *Schizaphis graminum*. 1. Toxicity of phenolic and flavonoid compounds and related substances. *Annals of the Entomological Society of America*, 64 (3), 718-722. <https://doi.org/10.1093/aesa/64.3.718>.
- Urbanska, A., Tjallingii, W. F., Dixon, A. F., & Leszczynski, B. (1998). Phenol oxidising enzymes in the grain aphid's saliva. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 86 (2), 197-203. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1998.00281.x>.
- Van Asperen, K. (1962). A study of housefly esterases by means of a sensitive colorimetric method. *Journal of Insect Physiology*, 8 (4), 401-416. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(62\)90074-4](https://doi.org/10.1016/0022-1910(62)90074-4).
- Veisi, R., Safavi, S. A., & Karimpour, Y. (2012). Duration of life stages and fecundity of *Diuraphis noxia* (Hemiptera: Aphididae) on six wheat cultivars. *Journal of Crop Protection*, 1 (3), 181-187.
- Wang, Z., Zhao, Z., Cheng, X., Liu, S., Wei, Q., & Scott, I. M. (2016). Conifer flavonoid compounds inhibit detoxification enzymes and synergize insecticides. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 127, 1-7. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2015.09.003>.
- Webster, J. (1990). Resistance in triticale to the Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae). *Journal of Economic Entomology*, 83 (3), 1091-1095. <https://doi.org/10.1093/jee/83.3.1091>.
- Wittstock, U., Agerbirk, N., Stauber, E. J., Olsen, C. E., Hippler, M., Mitchell-Olds, T., Gershenson, J & Vogel, H. (2004). Successful herbivore attack due to metabolic diversion of a plant chemical defense. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101 (14), 4859-4864. <https://doi.org/10.1073/pnas.0308007101>.
- Wojcicka, A. (2010). Cereal phenolic compounds as biopesticides of cereal aphids. *Polish Journal of Environmental Studies*, 19 (6), 1337-1343.
- Xie, W., Wang, S., Wu, Q., Feng, Y., Pan, H., Jiao, X., & Teng, H. (2011). Induction effects of host plants on insecticide susceptibility and detoxification enzymes of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Pest Management Science*, 67 (1), 87-93. <https://doi.org/10.1002/ps.2037>.
- Xu, Q., Chai, F., An, X., & Han, S. (2014). Comparison of detoxification enzymes of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) biotypes B and Q after various host shifts. *Florida Entomologist*, 97 (2), 715-723.
- Xu, Z. B., Zou, X. P., Zhang, N., Feng, Q. L., & Zheng, S. C. (2015). Detoxification of insecticides, allechemicals and heavy metals by glutathione S-transferase SIGSTE1 in the gut of *Spodoptera litura*. *Insect Science*, 22 (4), 503-511. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12142>.
- Yu, Q.-Y., Lu, C., Li, W.-L., Xiang, Z.-H., & Zhang, Z. (2009). Annotation and expression of carboxylesterases in the silkworm, *Bombyx mori*. *BMC genomics*, 10 (1), 553. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-10-553>.

- Yu, S., & Abo-Elghar, G. (2000). Allelochemicals as inhibitors of glutathione S-transferases in the fall armyworm. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 68 (3), 173-183. <https://doi.org/10.1006/pest.2000.2514>.
- Zareh, N., Gonzlesz, D., & Ahmadi, A. (1995, September). A search for the Russian wheat aphid, *Diuraphis noxia* (Modvilko)(Homoptera: Aphididae), and its natural enemies in Iran. Paper presented at the Proceedings of the 12th Iranian Plant Protection Congress, Karadj, Iran Islamic Republic.
- Zhang, L., Lu, H., Guo, K., Yao, S., & Cui, F. (2017). Insecticide resistance status and detoxification enzymes of wheat aphids *Sitobion avenae* and *Rhopalosiphum padi*. *Science China Life Sciences*, 60 (8), 927-930. <http://engine.scichina.com/doi/10.1007/s11427-017-9105-x>.
- Zhang, Q., Yang, F., Tong, H., Hu, Y., Zhang, X., Tian, T., Zhang, Y & Su, Q. (2021). Plant flavonoids enhance the tolerance to thiamethoxam and flupyradifurone in whitefly *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 171, 104744. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2020.104744>.
- Zhang, Y., Yang, B., Yang, Z., Kai, L., & Liu, Z. (2023). Alternative splicing and expression reduction of P450 genes mediating the oxidation of chlorpyrifos revealed a novel resistance mechanism in *Nilaparvata lugens*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 71 (9), 4036-4042. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.2c08957>.
- Zhao, P., Xue, H., Zhu, X., Wang, L., Zhang, K., Li, D., Ji, J., Niu, L., Gao, X., Luo, J & Cui, J. (2022). Silencing of cytochrome P450 gene CYP321A1 effects tannin detoxification and metabolism in *Spodoptera litura*. *International Journal of Biological Macromolecules*, 194, 895-902. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2021.11.144>.
- Zhou, X., Ma, C., Li, M., Sheng, C., Liu, H., & Qiu, X. (2010). CYP9A12 and CYP9A17 in the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera*: sequence similarity, expression profile and xenobiotic response. *Pest Management Science: formerly Pesticide Science*, 66 (1), 65-73. <https://doi.org/10.1002/ps.1832>.