نامه انجمن حشره‌شناسی ایران ۲۶۲-۲۴۹ ,(۳)۴۱ ,۱۴۰۰
JOURNAL OF ENTOMOLOGICAL SOCIETY OF IRAN
2021, 41(3), 249-262
DOI:10.22117/JESI.2021.355832.1427

مقـالۀ علـمی پژوهـشی

شاخص‌های تغذیه‌ای و فعالیت آنزیم‌های گوارشی پروتئاز و آمیلاز *Trogoderma granarium* (Coleoptera: Dermestidae) روی بذر غلات مختلف

محمد صفرنیا نفوتی، بهرام ناصری*، هوشنگ رفیعی‌دستجردی و سید علی‌اصغر فتحی

گروه گیاه‌پزشکی، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه محقق اردبیلی، اردبیل، ایران.
*مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: bnaseri@uma.ac.ir

چکیده

لمبۀ گندم *Trogoderma granarium* (Everts), 1898 یکی از آفات انباری خسارت‌زا روی بذر غلات مختلف در ایران می‌باشد. در این پژوهش، تأثیر بذر چهار گونه از غلات شامل گندم (ارقام N-91-9 و آفتاب)، جو (ارقام دشت و اُکسین)، ذرت (ارقام AR و ۷۰۴) و برنج (ارقام هاشمی و فجر) روی شاخص‌های تغذیه‌ای و فعالیت آنزیم‌های گوارشی پروتئاز و آمیلاز لاروهای سن پنجم لمبۀ گندم در دمای ۱±۳۳ درجه سلسیوس، رطوبت نسبی ۵±۶۵ درصد و دوره‌ی نوری ۱۴ ساعت روشنایی و ۱۰ ساعت تاریکی بررسی شد. نتایج نشان داد که لاروهای پرورش یافته روی گندم N-91-9 بیشترین و روی ذرت ۷۰۴ و برنج فجر کمترین وزن غذای خورده شده را در مقایسه با سایر رقم‌ها داشتند. همچنین بیشترین مقدار نرخ رشد نسبی حشره روی گندم N-91-9 و جو دشت به دست آمد. بیشترین فعالیت پروتئولیتیک کل در لاروهایی بود که از گندم آفتاب، جو دشت و برنج هاشمی و کمترین فعالیت آنزیمی در لاروهایی بود که از برنج رقم فجر تغذیه کرده بودند. فعالیت آمیلولیتیک گوارشی در لاروهای پرورش یافته روی جو دشت، گندم N-91-9، برنج هاشمی و ذرت AR به طور معنی‌داری بیشتر از لاروهای تغذیه کرده از سایر غلات مورد آزمایش بود. نتایج حاصل از بررسی حاضر نشان داد که جو دشت و هر دو رقم گندم مورد آزمایش، از مطلوبیت نسبی بیشتری برای تغذیه‌ی لاروهای لمبۀ گندم برخوردار بودند.

واژه‌های کلیدی: لمبۀ گندم، شاخص‌های تغذیه‌ای، آنزیم‌های گوارشی، غلات.

Nutritional indices and digestive proteolytic and amylolytic activities of *Trogoderma granarium* (Coleoptera: Dermestidae) on seed of different cereals

Mohammad Safarnia Nafouti, Bahram Naseri*, Hooshang Rafiee Dastjerdi & Seyed Ali Asghar Fathi

Department of Plant Protection, Faculty of Agriculture and Natural Resources, University of Mohaghegh Ardabili, Adrabil, Iran.
*Corresponding author, E-mail: bnaseri@uma.ac.ir

Abstract

The khapra beetle, *Trogoderma granarium* (Everts), 1898 is one of the damaging pests of different stored cereal grains in Iran. In this work, effect of four cereal grain species including wheat (N-91-9 and Aftab varieties), barley (Dasht and Oxin varieties), maize (AR and 704 varieties), and rice (Hashemi and Fajr varities) was studied on nutritional indices and digestive proteolytic and amylolytic activities of fifth instar larvae of *T. granarium* at 33±1°C, relative humidity of 65±5% and a photoperiod of 14:10 (L: D) h. The results showed that the highest food consumption by larvae was observed on wheat N-91-9 and the lowest value was seen on maize 704 and rice Fajr. The relative growth rate was the highest on wheat N-91-9 and barley Dasht. The highest proteolytic activity was in larvae fed on wheat Aftab, barley Dasht and rice Hashemi, and the lowest activity was in those fed on rice Fajr. The amylolytic activity of larvae fed on varieties Dasht, N-91-9, Hashemi and AR was significantly higher than those fed with other tested cereals. The results of this study indicated that barley Dasht and both wheat

دریافت: ۱۴۰۰/۰۶/۱۴، پذیرش: ۱۴۰۰/۰۸/۰۸.

دبیر تخصصی : سعید محرمی‌پور

varieties tested were relatively more favorable than other examined cereals for feeding of *T. granarium* larvae.
Key words: khapra beetle, nutritional indices, digestive enzymes, cereals.
Received: 5 September 2021, *Accepted:* 30 October 2021.

مقدمه

لمبهٔ گندم *Trogoderma granarium* (Everts), 1898 (Coleoptera: Dermestidae)، آفتی با دامنهٔ میزبانی وسیع می‌باشد (Hill & Waller, 1988) که به طور عمده به محصولات دانه‌ای انبارشده به ویژه غلات مختلف خسارت می‌زند. از میزبان‌های آفت می‌توان به گندم، جو، ذرت، برنج، سورگوم (Lindgren *et al.*, 1955)، نخود و لوبیا (Hadaway, 1956) و گردو و بادام زمینی (Pasek, 1998) اشاره کرد. لاروهای لمبهٔ گندم با تغذیه از دانه‌های انبارشده و آمیخته کردن آنها با مدفوع، پوسته‌ها و موهای جدا شده از بدن لارو، خسارت اقتصادی شدیدی به این محصولات وارد می‌کنند (Jood & Kapoor, 1993).

با توجه به خسارت اقتصادی ناشی از تغذیهٔ این حشره و همچنین آسیب‌های ناشی از کاربرد بی‌رویهٔ حشره‌کش‌های شیمیایی بر انسان و محیط زیست، استفاده از سایر روش‌های کنترل آفت ضروری است. یکی از روش‌های کم‌خطر و سازگار با محیط زیست، استفاده از ارقام گیاهی مقاوم در برنامه‌های مدیریت تلفیقی آفات است (Dent, 2000). حشرات نسبت به رژیم‌های غذایی نامناسب به شیوه‌های مختلف واکنش نشان می‌دهند. به طور مثال می‌توانند مقدار یا نوع غذای خورده شده را تغییر دهند و یا میزان کارایی تبدیل مواد غذایی به زیست‌تودهٔ بدنی را تنظیم کنند (Nation, 2001). نوع و میزان عناصر غذایی گیاه، ترکیبات شیمیایی ثانوی گیاه و توانایی هضم و جذب غذای خورده شده توسط حشره از جمله عواملی هستند که مطلوبیت گیاه میزبان را برای تغذیه، نشوونما و ایجاد جمعیت نسل بعد توسط حشرهٔ آفت تحت تأثیر قرار می‌دهند (Scriber & Slansky, 1981). آگاهی از فیزیولوژی هضم و جذب غذا با بررسی شاخص‌های تغذیه‌ای و عملکرد آنزیم‌های گوارشی یک حشره، می‌تواند در تعیین میزان مطلوبیت میزبان‌های گیاهی مختلف برای تغذیه‌ی حشره مفید باشد (Gatehouse, 1999; Martin & Pulin, 2004). در بین آنزیم‌های گوارشی حشرات گیاهخوار، آمیلازها در گوارش کربوهیدرات‌ها و پروتئازها در گوارش مواد پروتئینی خورده شده توسط حشره حائز اهمیت هستند (Chapman, 1998). ایجاد اختلال در متابولیسم آنزیم‌های گوارشی حشرات آفت توسط مهارکننده‌های پروتئینی طبیعی موجود در ارقام مقاوم، یکی از راهبردهای مؤثر در برنامه‌های مدیریت تلفیقی آفات (IPM) می‌باشد (Jongsma & Bolter, 1997). بنابراین، با شناسایی میزبان‌ها و ارقام واجد مقاومت نسبی بالاتر می‌توان از آنها در برنامه‌های مدیریتی آفات به‌عنوان منابعی از مقاومت به *T. granarium* استفاده کرد. با توجه به اهمیت شاخص‌های تغذیه‌ای در تعیین میزان مقاومت میزبان‌های گیاهی مختلف نسبت به آفات، بررسی فعالیت آنزیم‌های گوارشی آفت در کنار مطالعه شاخص‌های تغذیه‌ای در طراحی رهیافت‌های مؤثر در IPM مفید می‌باشد.

دربارهٔ شاخص‌های تغذیه‌ای و فعالیت آنزیم‌های گوارشی لمبهٔ گندم روی گونه‌های مختلف غلات، پژوهش‌های اندکی صورت گرفته است و اغلب بررسی‌های انجام یافته مربوط به تأثیر ارقام یک گونه از غلات روی زیست‌شناسی، میزان تغذیه و فیزیولوژی گوارشی لمبهٔ گندم می‌باشد. این مسأله به ویژه زمانی که غلات مختلف به‌طور مشترک در یک انبار نگهداری شوند اهمیت بیشتری پیدا می‌کند. پژوهش انجام یافته توسط Rao *et al.* (2004) دربارهٔ تأثیر ۲۸ رقم مختلف گندم روی میزان تغذیه و خسارت لمبهٔ گندم نشان داد که ارقام کالیانسونا، UAS2023،WTN50،SH240 از مقاومت نسبی بالاتری در برابر تغذیهٔ حشره برخوردار هستند. نتایج حاصل از بررسی آنزیم‌های گوارشی پروتئاز در روده‌ی میانی لمبهٔ گندم توسط Hosseininaveh *et al.* (2007)

نشان داد که تریپسین و کیموتریپسین، آنزیم‌های پروتئازی غالب در رودهٔ میانی این حشره می‌باشند. پارامترهای زیستی و فیزیولوژی گوارشی لمبهٔ گندم روی پنج میزبان گیاهی (گندم، جو، برنج، چاودار و گردو) توسط Borzoui *et al.* (2015) بررسی و یافته‌های ایشان نشان داد که لاروهای رشد یافته روی گردو کمترین بازدهی تبدیل غذای خورده شده به زیست‌تودهٔ بدنی را دارا بودند. کمترین فعالیت آنزیم‌های آمیلولیتیک و پروتئولیتیک روی گردو و بیشترین فعالیت این آنزیم‌ها روی گندم و جو مشاهده شد و نتیجه گرفتند که گردو میزبان نامناسبی برای رشد این آفت می‌باشد. در پژوهشی دیگر، واکنش تغذیه‌ای و فعالیت آنزیم‌های گوارشی لمبهٔ گندم روی ارقام مختلف جو توسط Seifi *et al.* (2016) مطالعه شد. طبق گزارش این پژوهشگران، لاروهایی که روی رقم بهمن پرورش یافته بودند کمترین بازدهی تبدیل غذای خورده شده به زیست‌تودهٔ بدنی را داشتند. به علاوه، بیشترین فعالیت آمیلاز و پروتئاز کل، روی رقم بهمن و کمترین آن‌ها روی رقم نصرت ثبت شد. بر اساس گزارش Golizadeh & Abedi (2016)، رقم گندم کوهدشت در مقایسه با سایر ارقام گندم مورد بررسی، رقم مناسبی برای تغذیهٔ *T. granarium* نبود. همچنین Golizadeh & Abedi (2017) با مطالعه تأثیر ده رقم جو روی زیست‌شناسی و شاخص‌های تغذیه‌ای لمبهٔ گندم، گزارش کردند که ارقام Makuyi و Lisuei از حساسیت بالایی نسبت به تغذیه و افزایش جمعیت لمبهٔ گندم برخوردار می‌باشند. پژوهش انجام یافته توسط Majd-Marani *et al.* (2018) دربارهٔ فیزیولوژی گوارشی لمبهٔ گندم روی هیبریدهای مختلف ذرت نشان داد که هیبرید BC 678 میزبان نامناسبی برای تغذیهٔ لاروهای این حشره بود.

با عنایت به دامنهٔ میزبانی وسیع لمبهٔ گندم روی غلات مختلف (Hill & Waller, 1988)، تحقیق حاضر با هدف بررسی وضعیت تغذیه‌ای و میزان هضم و جذب مواد غذایی با تعیین شاخص‌های تغذیه‌ای و فعالیت برخی آنزیم‌های گوارشی مهم لارو لمبهٔ گندم (پروتئاز و آمیلاز) روی بذر چهار گونه از غلات پرمصرف در ایران (گندم، جو، ذرت و برنج) انجام شد. با تلفیق اطلاعات به دست آمده از این تحقیق و یافته‌های حاصل از تحقیقات دیگر، امکان طراحی برنامه‌های علمی دقیق و جامع در مدیریت این آفت فراهم خواهد شد. به عنوان مثال، در مکان‌هایی که غلات مختلف در کنار یکدیگر انبار می‌شوند، به منظور پیشگیری از طغیان آفت و انتقال آن به سایر غلات انبارشده، بایستی اقدامات مراقبتی بیشتری برای جلوگیری از آلودگی میزبان‌های حساس به آفت اتخاذ شود.

مواد و روش‌ها

تهیه بذرهای غلات

بذرهای غلات مختلف شامل ذرت (ارقام 704 و AR)، جو (ارقام دشت و اکسین) و گندم (ارقام N-91-9 و آفتاب) از مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی مغان (استان اردبیل) و دو رقم برنج هاشمی و فجر از مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان گیلان تهیه شدند. این ارقام جزء غلات متداول کشت شده در مناطق مختلف ایران می‌باشند. بذور مورد استفاده ابتدا با آب شسته شده و در مجاورت هوا خشک شدند. به منظور تسهیل تغذیه‌ی لاروهای سن اول لمبهٔ گندم، بذور غلات مورد آزمایش با استفاده از دستگاه آسیاب‌کن خرد شدند.

پرورش آزمایشگاهی لمبهٔ گندم

به منظور پرورش *T. granarium* در آزمایشگاه، تخم‌های آفت از کلنی آزمایشگاهی واقع در آزمایشگاه گروه گیاه پزشکی دانشگاه محقق اردبیلی تهیه و سپس روی غلات مورد آزمایش در ظروف پتری پلاستیکی (قطر ۹ و ارتفاع ۲ سانتی متر) به طور گروهی به مدت یک نسل پرورش داده شدند. این ظروف در اتاقک پرورش با

دمای ۱±۳۳ درجه سلسیوس، رطوبت نسبی ۵±۶۵ درصد و دورهٔ نوری ۱۴ ساعت روشنایی و ۱۰ ساعت تاریکی نگهداری شدند. حشرات کامل نیز برای تخم‌گیری، به ظروف پتری ۶ سانتی‌متری انتقال داده شدند. از لاروهای حاصل از حشرات نسل دوم برای انجام آزمایش‌ها استفاده شد.

شاخص‌های تغذیه‌ای لارو لمبهٔ گندم روی غلات مختلف

به منظور اندازه‌گیری شاخص‌های تغذیه‌ای لارو *T. granarium*، تعداد ۸۰ عدد لارو سن یک (حداکثر ۲۴ ساعته) حاصل از تخم‌های حشرات پرورش یافته روی ارقام مربوطه، در هشت گروه (تکرار) ۱۰ عددی به ازای هر رقم، داخل ظروف پتری ۶ سانتی متری (هرکدام محتوی ۲ گرم بذر رقم مربوطه) پرورش داده شدند. شاخص‌های تغذیه‌ای از زمان ظهور لاروهای سن پنجم ثبت شد. بدین منظور وزن لاروها قبل از تغذیه، وزن لاروها بعد از تغذیه، وزن غذای داده شده و وزن غذای باقی مانده در انتهای آزمایش (پس از ۷ روز تغذیه) تعیین شدند. به منظور تعیین وزن خشک بذور و لاروها، ۲۰ نمونه از هرکدام همزمان با انجام آزمایش اصلی انتخاب و بعد از توزین اولیه، در دمای ۶۰ درجه سلسیوس به مدت ۴۸ ساعت کاملاً خشک شده و وزن خشک آن‌ها به دست آمد. این آزمایش در قالب طرح کاملاً تصادفی انجام شد. شاخص‌های تغذیه‌ای روی غلات مختلف با استفاده از فرمول‌های ارائه شده توسط Waldbauer (1968) به شرح زیر محاسبه شدند:

بازدهی تبدیل غذای خورده شده Efficiency of conversion of ingested food (ECI)

$$ECI = P/E$$

نرخ مصرف نسبی Relative consumption rate (RCR)

$$RCR = E/W_0$$

نرخ رشد نسبی Relative growth rate (RGR)

$$RGR = ECI \times RCR$$

نرخ رشد Growth rate (GR)

$$GR = P/T$$

E= وزن غذای خورده شده (میلی‌گرم)

P= افزایش وزن لاروها طی ۷ روز

W_0= وزن اولیه لاروها (میلی‌گرم)

T= مدت زمان تغذیه (روز)

تهیه‌ی عصارهٔ آنزیمی از رودهٔ میانی لارو

پس از تغذیهٔ لاروهای *T. granarium* از غلات مختلف، به ازای هر رقم تعداد ۸۰ عدد لارو سن پنجم انتخاب و پس از تشریح، روده میانی آن‌ها در حجم معینی از آب مقطر در میکروتیوب‌های ۱/۵ میلی‌لیتری جمع آوری شد. سپس روده میانی با استفاده از یک هموژنایزر شیشه‌ای دستی روی یخ همگن شده و مخلوط‌های همگن حاصل به مدت ۱۵ دقیقه، در دستگاه سانتریفیوژ یخچال‌دار با سرعت g ×۱۵۰۰۰ و دمای ۴ درجه سلسیوس سانتریفیوژ شدند. رونشین‌های حاصل به میکروتیوب‌های جدید منتقل و در دمای ۲۰- درجه سلسیوس به منظور سنجش فعالیت پروتئولیتیک و آمیلولیتیک گوارشی نگهداری شدند (Hosseininaveh *et al.*, 2007).

سنجش فعالیت پروتئاز کل روی غلات مختلف

برای سنجش فعالیت پروتئولیتیک کل عصاره‌ی رودهٔ میانی لارو *T. granarium*، سوبسترای آزوکازئین بر مبنای روش Elpidina *et al.* (2001) با کمی تغییر مورد استفاده قرار گرفت. مخلوط واکنش شامل ۵۰ میکرولیتر محلول آزوکازئین ۱/۵ درصد در بافر glycine-NaOH (اسیدیته ۱۰) و ۱۵ میکرولیتر عصاره آنزیمی بود که به مدت ۵۰ دقیقه در دمای ۳۷ درجه سلسیوس نگهداری شد. واکنش آنزیم با اضافه کردن ۱۰۰ میکرولیتر تری

کلرواستیک اسید ۳۰ درصد متوقف شد. آزوکازئین هیدرولیز نشدهٔ موجود در واکنش، با قراردادن در دمای ٤ درجهٔ سلسیوس به مدت نیم ساعت به طور کامل رسوب داده شد و سپس با سرعت (g ×) ۱۵۰۰۰ به مدت ۱۰ دقیقه سانتریفیوژ شد. حجمی مساوی از سدیم هیدروکسید دو نرمال به رونشین اضافه و جذب آن در طول موج ٤٤۰ نانومتر با استفاده از دستگاه الایزاریدر (Anthos 2020 Microplate Reader) تعیین شد. در بلانک، عصارهٔ آنزیمی بعد از اضافه کردن تری کلرواستیک اسید به مخلوط واکنش افزوده شد. تغییر در جذب نوری به ازای هر میلی‌گرم پروتئین نمونه در هر دقیقه به عنوان واحد فعالیت ویژهٔ آنزیم در نظر گرفته شد. هریک از آزمایش‌های مربوط به تیمار و بلانک در سه تکرار انجام شد.

سنجش فعالیت آلفا-آمیلاز روی غلات مختلف

برای سنجش فعالیت آلفا-آمیلاز، هر واحد آزمایش شامل ٦۵ میکرولیتر بافر Tris-Hcl (اسیدیته ۸)، ۱۰ میکرولیتر عصارهٔ آنزیمی رودهٔ میانی حاصل از لاروهای پرورش یافته روی غلات مختلف و ۲۵ میکرولیتر نشاسته ۱ درصد (به عنوان سوبسترا) بود. بعد از ۳۰ دقیقه واکنش در دمای ۳۷ درجه سلسیوس، به آن ۱۰۰ میکرولیتر معرف رنگی DNSA (۳ و ۵ دی نیتروسالسیلیک اسید) اضافه و به مدت ۱۰ دقیقه در حمام آبی با دمای ۸۵ تا ۹۵ درجه سلسیوس جوشانده شد. بعد از ۵ دقیقه سانتریفیوژ در (g×)۱۵۰۰۰ در دمای ٤ درجهٔ سلسیوس، جذب هرکدام در طول موج ۵٤۰ نانومتر با استفاده از الایزاریدر تعیین شد. در بلانک، عصارهٔ آنزیمی بعد از جوشاندن در حمام آبی، به مخلوط واکنش افزوده شد. هریک از آزمایش‌های مربوط به تیمار و بلانک در سه تکرار انجام شد (Bernfeld, 1955).

سنجش غلظت پروتئین و نشاسته در بذور غلات مختلف

به منظور سنجش غلظت پروتئین در غلات مختلف، ۲۰۰ میلی‌گرم از بذور آرد شدهٔ هر رقم با ۱۰ میلی‌لیتر آب مقطر همگن شدند. سپس ۱۰۰ میکرولیتر از مواد همگن شده به ۳ میلی‌لیتر از معرف برادفورد اضافه و جذب آن‌ها در طول موج ۵۹۵ نانومتر تعیین شد (Bradford, 1976). جهت سنجش غلظت نشاسته در ارقام مورد آزمایش، ۲۰۰ میلی‌گرم از بذور آرد شدهٔ هر رقم با ۳۵ میلی‌لیتر آب مقطر همگن و تا رسیدن به نقطهٔ جوش در حمام آبی قرار داده شد. سپس ۱۰۰ میکرولیتر از مواد همگن شده به ۲/۵ میلی‌لیتر از معرف یدین (۰/۰۲ درصد ید و ۰/۲ درصد یدید پتاسیم) اضافه و جذب آن‌ها در طول موج ۵۸۰ نانومتر تعیین شد (Bernfeld, 1955).

اندازه‌گیری رطوبت و سختی بذور غلات مختلف

جهت اندازه‌گیری رطوبت بذور، مقدار ۲۰ گرم از بذور آرد شده هر رقم (در سه تکرار)، در آون به مدت دو ساعت در دمای ۱۰۰ درجه سلسیوس قرار داده شد. سپس وزن نهایی بذور بعد از خشک شدن محاسبه و درصد رطوبت موجود در بذور به دست آمد. سختی بذر رقم‌های مورد آزمایش، با استفاده از شاخص سختی استاندارد اندازه‌گیری شد. بدین منظور، ۵۰ گرم از بذور هر رقم (در سه تکرار) با استفاده از دستگاه آسیاب‌کن، به مدت ۳۰ ثانیه پودر شده و به مدت یک دقیقه با الک ۵۰ مش غربال شدند. مقدار بذور باقی‌مانده در الک تقسیم بر مقدار کل بذور آسیاب‌شده، به عنوان شاخص سختی بذر در نظر گرفته شد (AACC, 2000).

تجزیهٔ آماری داده‌ها

جهت اطمینان از توزیع نرمال داده‌ها، از آزمون Kolmogorov-Smirnov در نرم‌افزار آماری Minitab 16.0 استفاده شد. داده‌های حاصل از اثر غلات مختلف روی شاخص‌های تغذیه‌ای و فعالیت آنزیم‌های گوارشی آفت و همچنین نتایج مربوط به میزان نشاسته، پروتئین، رطوبت و سختی بذور غلات مختلف با استفاده از روش تجزیه واریانس یک‌طرفه (One-way ANOVA) و با نرم‌افزار آماری Minitab 16.0 تجزیه شدند. اختلاف‌های آماری

بین میانگین‌ها با استفاده از آزمون Tukey در سطح احتمال ۵ درصد مورد بررسی قرار گرفت. علاوه بر این، دندروگرام غلات مورد آزمایش، بر اساس شاخص‌های تغذیه‌ای و میزان فعالیت آنزیم‌های گوارشی لاروهای لمبهٔ گندم تغذیه شده روی این میزبان‌ها توسط روش Ward با استفاده از نرم‌افزار SPSS 16.0 ترسیم شد.

نتایج

شاخص‌های تغذیه‌ای لارو لمبه گندم روی بذرهای غلات

شاخص‌های تغذیه‌ای لاروهای سن پنجم *T. granarium* روی بذرهای غلات مورد استفاده اختلاف معنی‌داری را نشان دادند (جدول ۱). لاروهای پرورش یافته روی گندم N-91-9 بیشترین وزن غذای خورده شده و روی رقم ذرت ۷۰٤ و برنج فجر کمترین وزن غذای خورده شده را در مقایسه با سایر میزبان‌ها داشتند ($F=11.18$; $df=7,57$; $P<0.05$). همچنین لاروهای تغذیه شده با گندم N-91-9 و جو دشت بیشترین افزایش وزن و لاروهای تغذیه شده با جو اکسین، ذرت ۷۰٤ و برنج فجر کمترین افزایش وزن را در مقایسه با سایر میزبان‌ها داشتند ($F=16.15$; $df=7,57$; $P<0.05$).

نتایج حاصل از شاخص‌های تغذیه‌ای لاروهای سن پنجم نشان داد که بازدهی تبدیل غذای خورده شده (ECI) روی ارقام مختلف تفاوت معنی‌داری نداشت ($F=0.93$; $df=7,57$; $P>0.05$). با این حال، بیشترین مقدار نرخ مصرف نسبی (RCR) روی گندم N-91-9 و جو دشت و کمترین آن روی ذرت ۷۰٤ و برنج فجر مشاهده شد ($F=5.53$; $df=7,57$; $P<0.05$). بالاترین نرخ رشد نسبی (RGR) ($F=10.24$; $df=7,57$; $P<0.05$) و نرخ رشد (GR) ($F=16.15$; $df=7,57$; $P<0.05$) حشره روی گندم N-91-9 و جو دشت بود. لاروهای تغذیه کننده از جو اکسین، ذرت ۷۰٤ و برنج فجر کمترین GR را داشتند (جدول ۱).

فعالیت ویژهٔ پروتئازی لارو لمبهٔ گندم روی بذرهای غلات

نتایج حاصل از فعالیت پروتئولیتیک کل عصارهٔ آنزیمی حاصل از رودهٔ میانی لاروهای سن پنجم *T. granarium* پرورش یافته روی بذرهای غلات مورد آزمایش در جدول ۲ ارائه شده است. تفاوت معنی‌داری در فعالیت پروتئولیتیک لاروهای سن پنجم روی رقم‌های غلات مختلف مشاهده شد ($F=86.94$, $df=7,16$, $P<0.05$). بیشترین فعالیت پروتئولیتیک کل در لاروهای تغذیه شده با گندم آفتاب، جو دشت و برنج هاشمی و کمترین فعالیت آنزیمی در لاروهای پرورش یافته روی برنج رقم فجر بود.

فعالیت ویژهٔ آلفا-آمیلاز لارو لمبهٔ گندم روی بذرهای غلات

داده‌های به دست آمده از فعالیت ویژهٔ آمیلازی لاروهای سن پنجم *T. granarium* پرورش یافته روی بذرهای غلات در جدول ۲ ارائه شده است. فعالیت آمیلولیتیک لاروهای پرورش یافته روی رقم‌های غلات مختلف تفاوت معنی‌داری داشت ($F=26.32$, $df=7,16$, $P<0.05$). بیشترین فعالیت آمیلولیتیک در لاروهایی بود که از جو دشت، گندم N-91-9، برنج هاشمی و ذرت AR تغذیه کرده بودند. در مقابل، کمترین فعالیت آمیلولیتیک در لاروهای تغذیه کرده از جو اکسین، برنج فجر، گندم آفتاب و ذرت ۷۰٤ مشاهده شد.

جدول ۱- میانگین (± خطای معیار) شاخص‌های تغذیه‌ای لاروهای سن پنجم *Trogoderma granarium* روی بذر غلات مختلف

Table 1. Mean (± SE) nutritional indices of *Trogoderma granarium* fifth instars on seed of different cereals

Host (variety)	Food consumption (mg/10 larvae)	Larval weight gain (mg/10 larvae)	ECI (%)	RGR (mg/mg/day)	RGR (mg/mg/day)	GR (mg/day)
Wheat (N-91-9)	163.33 ± 8.81 a	14.33 ± 0.88 a	8.87 ± 0.99 a	0.83 ± 0.06 a	0.07 ± 0.007 a	2.04 ± 0.12 a
Wheat (Aftab)	126.66 ± 23.33 abc	11.00 ± 1.52 ab	9.18 ± 1.71 a	0.61 ± 0.12 ab	0.05 ± 0.009 ab	1.57 ± 0.21 ab
Rice (Hashemi)	83.33 ± 13.33 cd	5.66 ± 0.66 bc	7.22 ± 1.57 a	0.49 ± 0.08 ab	0.03 ± 0.002 b	0.80 ± 0.09 bc
Rice (Fajr)	46.67 ± 8.81 d	3.33 ± 0.33 c	8.11 ± 2.62 a	0.31 ± 0.05 b	0.02 ± 0.003 b	0.47 ± 0.05 c
Barley (Oxin)	73.34 ± 6.66 cd	4.67 ± 0.33 c	6.52 ± 0.97 a	0.47 ± 0.05 ab	0.03 ± 0.001 b	0.66 ± 0.05 c
Barley (Dasht)	153.33 ± 12.01 ab	14.66 ± 2.34 a	9.43 ± 0.89 a	0.75 ± 0.05 a	0.07 ± 0.010 a	2.09 ± 0.33 a
Maize (704)	53.34 ± 3.33 d	4.34 ± 0.34 c	8.22 ± 0.96 a	0.35 ± 0.01 b	0.03 ± 0.002 b	0.61 ± 0.04 c
Maize (AR)	96.66 ± 17.63 bcd	5.33 ± 1.20 bc	5.44 ± 0.68 a	0.52 ± 0.11 ab	0.02 ± 0.007 b	0.76 ± 0.17 bc

حروف غیرمشابه در هر ستون نشان‌دهندهٔ وجود اختلاف معنی‌دار بین میانگین‌ها می‌باشند (توکی، $P<0.05$).

The means with different letters in each column are significantly different (Tukey test, $P<0.05$). ECI = Efficiency of conversion of ingested food, RCR = Relative consumption rate, RGR = Relative growth rate, GR = Growth rate.

جدول ۲- میانگین (± خطای معیار) فعالیت پروتئولیتیک و آمیلولیتیک گوارشی حاصل از عصاره رودهٔ میانی لاروهای سن پنجم *Trogoderma granarium* روی بذر غلات مختلف.

Table 2. Mean (± SE) digestive proteolytic and amylolytic activities from midgut extracts of *Trogoderma granarium* fifth instar larvae on seed of different cereals.

Host (variety)	Proteolytic activity (U/mg)	Amylolytic activity (U/mg)
Wheat (N-91-9)	0.113 ± 0.010 b	0.62 ± 0.01 a
Wheat (Aftab)	0.179 ± 0.004 a	0.43 ± 0.03 b
Rice (Hashemi)	0.172 ± 0.003 a	0.61 ± 0.01 a
Rice (Fajr)	0.036 ± 0.006 d	0.34 ± 0.01 b
Barley (Oxin)	0.064 ± 0.004 cd	0.34 ± 0.01 b
Barley (Dasht)	0.181 ± 0.006 a	0.66 ± 0.01 a
Maize (704)	0.071 ± 0.006 c	0.43 ± 0.03 b
Maize (AR)	0.110 ± 0.006 b	0.59 ± 0.06 a

حروف غیرمشابه در هر ستون نشان‌دهندهٔ وجود اختلاف معنی‌دار بین میانگین‌ها می‌باشند (توکی، $P<0.05$).

The means with different letters in each column are significantly different (Tukey test, $P<0.05$)

غلظت پروتئین و نشاسته بذور غلات مختلف

در میان رقم‌های مورد آزمایش، کمترین غلظت پروتئین در ذرت ۷۰٤ و بیشترین آن در رقم‌های جو اکسین و دشت مشاهده شد (F=389.23, df=7,16, P<0.01). همچنین، بیشترین غلظت نشاسته در رقم AR ذرت و کمترین غلظت نشاسته در رقم دشت جو به دست آمد (F=270.78, df=7,16 P<0.05)(جدول ۳).

میزان رطوبت و سختی بذور غلات مختلف

در میان بذور غلات مورد آزمایش، بیشترین درصد رطوبت در برنج هاشمی و کمترین آن در جو اکسین، ذرت ۷۰٤، گندم آفتاب و ذرت AR مشاهده شد (F=131.86, df=7,16, P<0.05). بیشترین مقدار شاخص سختی بذر در گندم آفتاب و جو اکسین و کمترین مقدار در رقم هاشمی برنج به دست آمد (F=306.369, df=7,16, P<0.05)(جدول ۳). کم بودن شاخص سختی در بذر رقم هاشمی نشان‌دهندهٔ نرم‌تر بودن این رقم نسبت به سایر رقم‌ها است. همچنین، بیشتر بودن مقدار این شاخص در بذور گندم آفتاب و جو اکسین نشان دهندهٔ سفت‌تر بودن این دو رقم در مقایسه با سایر غلات مورد آزمایش می‌باشد.

جدول ۳- میانگین (± خطای معیار) میزان پروتئین، نشاسته، رطوبت و شاخص سختی بذور غلات مورد آزمایش

Table 3. Mean (± SE) protein, starch, moisture contents, and hardness index of tested cereal grains

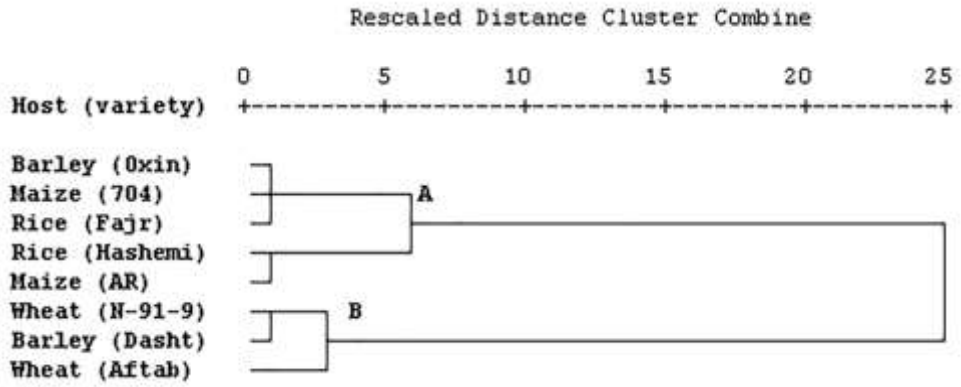
Host (variety)	Protein content (mg/g)	Starch content (mg/g)	Hardness index	Moisture content (%)
Wheat (N-91-9)	2.85 ± 0.03 c	1.93± 0.02 e	0.53 ± 0.01 b	10.50 ± 0.28 b
Wheat (Aftab)	2.89 ± 0.03 bc	2.42 ± 0.04 d	0.56 ± 0.12 a	5.83 ± 0.44 d
Rice (Hashemi)	2.71 ± 0.08 c	3.16 ± 0.03 b	0.22 ± 0.03 d	15.50 ± 0.28 a
Rice (Fajr)	3.08 ± 0.03 ab	2.71 ± 0.03 c	0.27 ± 0.01 cd	10.83 ± 0.44 b
Barley (Oxin)	3.16 ± 0.04 a	2.73 ± 0.04 c	0.66 ± 0.02 a	5.00 ± 0.28 d
Barley (Dasht)	3.27 ± 0.06 a	1.74 ± 0.01 f	0.52 ± 0.01 b	7.66 ± 0.16 c
Maize (704)	0.62 ± 0.03 e	2.87 ± 0.06 c	0.37 ± 0.04 c	5.50 ± 0.28 d
Maize (AR)	1.91 ± 0.02 d	3.33 ± 0.01 a	0.27 ± 0.03 cd	5.56 ± 0.28 d

حروف غیرمشابه در هر ستون نشان‌دهندهٔ وجود اختلاف معنی‌دار بین میانگین‌ها می‌باشند (توکی، $P<0.05$).

The means with different letters in each column are significantly different (Tukey test, $P<0.05$)

تجزیه‌ی خوشه‌ای

دندروگرام حاصل از تجزیهٔ خوشه‌ای هشت رقم بذرهای غلات مورد آزمایش، بر مبنای شاخص‌های تغذیه‌ای و فعالیت آنزیم‌های گوارشی لمبهٔ گندم پرورش‌یافته روی این میزبان‌ها در شکل ۱ نشان داده شده است. غلات مختلف در دو گروه اصلی A و B دسته‌بندی شدند. گروه A شامل جو اکسین، برنج (ارقام هاشمی و فجر) و ذرت (ارقام ۷۰٤ و AR) و گروه B شامل گندم (ارقام آفتاب و N-91-9) و جو دشت بودند.



شکل ۱- دندروگرام غلات مختلف بر اساس شاخص‌های تغذیه‌ای و فعالیت آنزیم‌های گوارشی آمیلولیتیک و پروتئولیتیک لاروهای سن پنجم *Trogoderma granarium* تغذیه شده با این میزبان‌ها (روش Ward)

Fig. 1. Dendrogram of different cereals based on nutritional indices and digestive amylolytic and proteolytic activities of *Trogoderma granarium* fifth instar larvae fed with these hosts (Ward's method)

بحث

میزان رشد، تعداد نتاج تولیدشده و فیزیولوژی هضم و جذب غذا در حشرات، تحت تأثیر کیفیت و نوع گیاه میزبان قرار دارد (Tsai & Wang, 2001). تغذیه حشرات از گیاهانی با ارزش غذایی کم‌تر، منجر به افزایش مرگ و میر وکاهش توانایی زادآوری آنها می‌شود (Lee, 2007; Borzoui *et al.*, 2015). نتایج به‌دست آمده از این پژوهش نشان داد که کیفیت غلات مختلف بر بازدهی تغذیه‌ای و فعالیت آنزیم‌های گوارشی لارو *T. granarium* تأثیرگذار بود.

در این آزمایش، تفاوت در نتایج به‌دست آمده از شاخص‌های تغذیه‌ای لاروهای سن پنجم *T. granarium* روی ارقام غلات مختلف می‌تواند به دلیل تفاوت در ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی بذر رقم‌های غلات مورد بررسی باشد که معمولاً باعث تغییر در مقدار مصرف غذا و رفتار تغذیه‌ای حشره می‌شود (Barton Browne, 1995). با توجه به اینکه نیازهای غذایی یک حشرهٔ گیاه‌خوار ارتباط مستقیمی با جثه یا وزن بدن حشره دارد (Schroeder, 1981)، معمولاً با کاهش مصرف غذا، دوره‌ی نشوونمای قبل از بلوغ طولانی‌تر و حشره کوچکتر از حالت معمول می‌شود (Lazarevic & Peric Mataruga, 2003). یکی از شاخص‌های مهم در دینامیسم جمعیت حشرات، وزن بدن است (Liu *et al.*, 2004). بیشترین افزایش وزن لاروهای سن پنجم روی گندم N-91-9 و جو دشت بود که این نتیجه احتمالاً به دلیل تفاوت ویژگی‌های فیزیکوشیمیایی این دو رقم با سایر ارقام مورد مطالعه می‌باشد. با توجه به اینکه در گندم N-91-9 و جو دشت نشاسته کمی وجود داشت، ممکن است افزایش وزن لاروها روی این دو رقم، ناشی از تغذیهٔ جبرانی لاروها باشد تا بتوانند مقدار مورد نیاز از کربوهیدرات موجود در غذا را برای نشوونمای بهتر، هضم و جذب کنند. پایین بودن وزن غذای خورده شده و وزن بدن در لاروهای تغذیه شده روی جو اکسین و ذرت ۷۰۴ نیز ممکن است به خاطر رطوبت پایین بذر این رقم‌ها باشد. همچنین، علی‌رغم اینکه محتوی پروتئین در جو اکسین بیشتر بود، احتمالاً به دلیل سختی بذر بالا، لاروها توانایی کمتری برای افزایش وزن بدن با تغذیه از این رقم داشتند. در آزمایش حاضر، محدودهٔ وزن غذای خورده شده توسط لمبهٔ گندم روی غلات مورد آزمایش بیشتر از مقدار گزارش شده توسط Seifi *et al.* (2016) روی ارقام مختلف

جو و Majd-Marani *et al.* (2018) روی هیبریدهای مختلف ذرت می‌باشد. این تفاوت‌ها ممکن است به تفاوت در نوع میزبان یا رقم و ویژگی‌های فیزیکوشیمیایی آنها مربوط باشد.

شاخص ECI نشان دهنده توانایی یک حشره برای استفاده از غذای مورد تغذیه جهت افزایش وزن و اندازه بدن خود می‌باشد (Koul *et al.*, 2004). بر اساس مطالعات صورت گرفته، میزان ECI بسته به درصد تبدیل غذای خورده شده به بافت بدن، متفاوت می‌باشد (Abdel-Rahman & Al-Mozini, 2007). در این آزمایش، مقادیر ECI لارو روی ارقام مورد آزمایش تفاوت معنی‌داری نداشت که می‌تواند به دلیل دامنهٔ میزبانی گسترده‌ی لمبهٔ گندم روی گونه‌های مختلف غلات باشد. بررسی‌های انجام یافته توسط Barzin *et al.* (2019) نشان می‌دهد که هرچه بذرهای یک میزبان گیاهی سخت‌تر باشند، مقدار بذر خورده شده توسط لمبهٔ گندم، وزن لاروی و شاخص ECI حشره کاهش می یابد. در رقم جو اکسین با وجود داشتن مقدار پروتئین بالا، لاروهای پرورش یافته روی آن وزن سبکتری داشتند که احتمالاً به دلیل سخت بودن بذر این رقم می‌باشد. همچنین، یکی از عوامل مؤثر در کاهش مقدار غذای خورده شده و وزن لارو می‌تواند به وجود ترکیبات شیمیایی دفاعی از جمله بازدارنده‌های پروتئینی در بذر جو اکسین مربوط باشد که نیازمند انجام پژوهش‌هایی در آینده برای اثبات این ادعاست. بازدارنده‌های پروتئینی موجود در رقم‌های گیاهی مختلف با مهار فعالیت آنزیم‌های گوارشی حشرات، می‌توانند منجر به تاخیر در رشد، کاهش وزن یا اندازه بدن و نهایتاً کاهش بازدهی تغذیه‌ای حشره شوند (Mehrabadi *et al.*, 2012). در مطالعهٔ حاضر، نتایج حاصل از ECI لاروهای سن پنجم تغذیه شده روی رقم‌های غلات مختلف، کمتر از ECI گزارش شده توسط Golizadeh & Abedi (2017) روی ارقام مختلف جو و Majd-Marani *et al.* (2018) روی هیبریدهای مختلف ذرت است که این تفاوت ممکن است به دلیل تفاوت در سن لاروی آزمایش شده و نوع میزبان (رقم) گیاهی مورد استفاده باشد.

بیشترین مقادیر RCR، RGR و GR مربوط به لاروهای تغذیه شده روی گندم N-91-9 و جو دشت بود که می تواند به دلیل افزایش بیشتر وزن بدن در لاروهای پرورش‌یافته روی این دو میزبان باشد. به‌علاوه، پایین بودن مقادیر RCR، RGR و GR روی ذرت ۷۰٤ می‌تواند به خاطر ویژگی‌های فیزیکوشیمیایی متفاوت این رقم به ویژه از نظر میزان پروتئین و رطوبت بذر باشد که منجر به کاهش میزان غذای خورده‌شده و به تبع آن، کاهش توانایی لاروها برای افزودن وزن خود روی این میزبان شد. نتایج پژوهش حاضر نشان داد که رقم جو اکسین علی رغم داشتن پروتئین بالا، به دلیل پایین بودن درصد رطوبت دانه‌های آن، برای تغذیه‌ی لاروهای *T. granarium* مناسب نمی‌باشد، بنابراین اغلب شاخص‌های تغذیه‌ای لاروهای پرورش‌یافته روی این رقم کاهش پیدا کرد. نتایج حاصل از RGR لمبهٔ گندم در این پژوهش، تفاوت‌هایی با مقدار RGR گزارش شده توسط Golizadeh & Abedi (2016) روی ارقام گندم و Majd-Marani *et al.* (2018) روی هیبریدهای مختلف ذرت دارد. این تفاوت‌ها ممکن است به دلیل تفاوت در نوع میزبان و روش مورد استفاده در محاسبهٔ RGR توسط این محققان باشد.

شناخت فعالیت آنزیم‌های گوارشی روده‌ی میانی لمبهٔ گندم روی میزبان‌ها یا ارقام مختلف به منظور انتخاب گیاهان حاوی بازدارنده‌های آنزیم‌های گوارشی، با هدف ایجاد غلات مقاوم به این آفت، حائز اهمیت است (Jongsma & Bolter, 1997). گزارش‌ها نشان می‌دهد که سطوح فعالیت آنزیم‌های گوارشی در *T. granarium* به طور عمده به سختی دانه مورد تغذیه توسط حشره بستگی دارد (Majd-Marani *et al.*, 2018). لاروهای سن پنجم پرورش‌یافته روی هر دو رقم گندم، جو دشت و برنج هاشمی بالاترین فعالیت آلفا–آمیلاز و پروتئاز را نشان دادند. با این حال، لاروهای پرورش‌یافته روی برنج فجر و جو اکسین کمترین فعالیت آنزیمی را داشتند. با توجه به این که میزان پروتئین و نشاسته در ارقام مورد آزمایش تفاوت معنی‌داری داشتند، فعالیت‌های متفاوت آنزیمی در لاروهایی که از میزبان‌های مختلف تغذیه کرده بودند ممکن است به دلیل تفاوت در محتوای

پروتئین و نشاسته غلات مورد آزمایش باشد. عامل احتمالی دیگر مؤثر بر فعالیت آنزیمی حشره می‌تواند سطوح مختلف پروتئین‌های مهارکنندهٔ آنزیم‌های گوارشی در این رقم‌ها باشد که به منظور اثبات ادعای اخیر، انجام پژوهش‌های تکمیلی در آینده مورد نیاز خواهد بود. در این تحقیق، فعالیت آنزیم‌های گوارشی در لاروهایی که از بذرهای سخت رقم جو اکسین تغذیه کردند کاهش معنی‌داری داشت، زیرا وقتی میزان غذا در دستگاه گوارش کم باشد ترشح مقدار زیاد آنزیم مورد نیاز نمی‌باشد. این نتیجه، مشابه با یافته‌های به‌دست آمده توسط Naseri & Borzoui (2016) می‌باشد. این پژوهشگران گزارش کردند که کمترین فعالیت آنزیم‌های گوارشی بید غلات *Sitotroga cerealella* (Olivier) در لاروهایی مشاهده شد که از ارقام گندم با بذر سخت تغذیه کرده بودند. همچنین Mardani-Talaee *et al.* (2017) تفاوت فعالیت آنزیم‌های گوارشی لمبهٔ گندم روی ارقام مختلف جو را به تفاوت در سختی بذر و یا نوع و غلظت مهارکننده‌های آنزیم‌های گوارشی در این ارقام نسبت دادند.

بر اساس نتایج به دست آمده از دندروگرام، ارقام غلات مختلف در دو خوشهٔ A و B گروه‌بندی شدند. خوشهٔ A شامل جو اکسین، برنج (ارقام هاشمی و فجر) و ذرت (ارقام ۷۰۴ و AR) به عنوان گروه نامطلوب و خوشهٔ B شامل گندم (ارقام آفتاب و N-91-9) و جو دشت به عنوان گروه دارای مطلوبیت نسبی برای تغذیهٔ لاروهای لمبهٔ گندم بودند. نتایج نشان داد که در اغلب موارد، وزن غذای خورده شده، افزایش وزن لارو، RCR، RGR، GR و فعالیت آنزیم‌های گوارشی لمبهٔ گندم روی میزبان‌های طبقه‌بندی شده در خوشهٔ B بیشتر از میزبان-های گروه‌بندی شده در خوشهٔ A بود. بنابراین میزبان‌های طبقه‌بندی شده در خوشهٔ B را می‌توان به عنوان میزبان‌های مطلوب‌تر برای تغذیه و نشوونمای آفت در نظر گرفت. با این حال، با توجه به نتایج شاخص‌های محاسبه شده، غلات گروه‌بندی شده در خوشهٔA (به ویژه جو اکسین) به عنوان ارقام نسبتاً نامناسب برای تغذیهٔ لاروهای لمبهٔ گندم بودند. بنابراین تحقیقات بیش‌تری در آینده برای شناسایی مواد مغذی و ضدتغذیه‌ای (مثل مهارکننده‌های آنزیم‌های گوارشی) ارقام غلات مورد مطالعه که می‌توانند روی تغذیه و رشد لمبهٔ گندم تأثیرگذار باشند مورد نیاز خواهد بود.

نتیجه‌گیری نهایی

نتایج حاصل از بررسی شاخص‌های تغذیه‌ای و فعالیت آنزیم‌های گوارشی پروتئاز و آمیلاز لارو لمبهٔ گندم روی غلات مختلف نشان دهندهٔ نامناسب بودن جو اکسین، برنج (ارقام هاشمی و فجر) و ذرت (ارقام ۷۰۴ و AR) نسبت به سایر غلات مورد آزمایش بود، زیرا میزان غذای خورده شده، وزن لارو، اغلب شاخص‌های تغذیه‌ای و فعالیت آنزیم‌های گوارشی لاروهای تغذیه شده روی این میزبان‌ها کمتر از سایر غلات بود. نامناسب بودن بعضی از رقم‌های غلات برای *T. granarium* ممکن است به خاطر وجود بعضی ترکیبات دفاعی در این رقم‌ها و یا عدم حضور عناصر غذایی ضروری برای نشوونمای بهینه‌ی آفت باشد. با این حال، با توجه به توانایی بالای حشره در تغذیه از غلات گروه‌بندی شده در خوشهٔ B، باید توجه و مراقبت‌های بیشتری در مدت انبارداری این میزبان‌ها لحاظ شود.

سپاسگزاری

از گروه گیاهپزشکی دانشگاه گیلان، مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی مغان (استان اردبیل) و مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان گیلان به خاطر همکاری در اجرای این پژوهش قدردانی می‌گردد.

References

AACC. (2000) Approved methods of the American Association of Cereal Chemists, (10th ed). The American Association of Cereal Chemists, St Paul, MN.

Abdel-Rahman, H. R. & Al-Mozini, R. N. (2007) Antifeedant and toxic activity of some plant extracts against larvae of cotton leafworm *Spodoptera littoralis* (Lepidoptera: Noctuidae). *Pakistan Journal of Biological Science* 10, 4467-4472.

Barton Browne, B. L. (1995) Ontogenetic changes in feeding behavior. pp. 307-342 in Chapman, R. F. & Boer, Gde (Eds) *Regulatory Mechanisms in Insect Feeding*.

Barzin, S., Naseri, B., Fathi, S. A. A., Razmjou, J. & Aeinehchi, P. (2019) Feeding efficiency and digestive physiology of *Trogoderma granarium* Everts (Coleoptera: Dermestidae) on different rice cultivars. *Journal of Stored Products Research* 84, *https://doi.org/10.1016/j.jspr.2019.101511*.

Bernfeld, P. (1955) Amylase α and β. *Methods in Enzymology* 1, 149-154.

Borzoui, E. & Naseri, B. (2016) Wheat cultivars affecting life history and digestive amylolytic activity of *Sitotroga cerealella* Olivier (Lepidoptera: Gelechiidae). *Bulletin of Entomological Research* 106, 464-473.

Borzoui, E., Naseri, B. & Namin, F. R. (2015) Different diets affecting biology and digestive physiology of the Khapra beetle, *Trogoderma granarium* Everts (Coleoptera: Dermestidae). *Journal of Stored Products Research* 62, 1-7.

Bradford, M. A. (1976) Rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Journal of Analytical Biochemistry* 72, 248-254.

Chapman, R. F. (1998) *The insects: structure and function*. 788 pp. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Dent, D. (2000) Host plant resistance. pp. 123-179 inDent, D. (Ed) *Insect Pest Management*. CABI Publishing, U.K.

Elpidina, E. N., Vinokurov, K. S., Gromenko, V. A., Rudenshaya, Y. A., Dunaevsky, Y. E. & Zhuzhikov, D. P. (2001) Compartmentalization of proteinases and amylases in *Nauphoeta cinerea* midgut. *Insect Biochemestry and Physiology* 48, 206-216.

Gatehouse, A. M. R. (1999) Digestive proteolytic activity in larvae of tomato moth, *Lacanobia oleracea*: effects of plant protease inhibitors in vitro and in vivo. *Journal of Insect Physiology* 45, 545-558.

Golizadeh, A. & Abedi, Z. (2016) Comparative performance of the Khapra beetle, *Trogoderma granarium* Everts (Coleoptera: Dermestidae) on various wheat cultivars. *Journal of Stored Products Research* 69, 159-165.

Golizadeh, A. & Abedi, Z. (2017) Feeding performance and life table parameters of Khapra Beetle, *Trogoderma granarium* Everts (Coleoptera: Dermestidae) on various barley cultivars. *Bulletin of Entomological Research* 14, 1-10.

Hadaway, A. B. (1956) The biology of dermestid beetles, *Trogoderma granarium* Everts and *Trogoderma versicolor* Creutz. *Bulletin of Entomological Research* 46, 781-796.

Hill, D. S. & Waller, J. M. (1988) *Pests and disease of tropical crops. Volume 2. Field handbook*. 432 pp. Longman Group UK Limited Harlow, Essex UK.

Hosseininaveh, V., Bandani, A. R., Azmayeshfard, P. Hosseinkhani, S. & Kazzazi, M. (2007) Digestive proteolytic and amylolytic activities in *Trogoderma granarium* Everts (Dermestidae: Coleoptera). *Journal of Stored Products Research* 43, 515-522.

Jongsma, M. A. & Bolter, C. (1997) The adaptation of insects to plant protease inhibitors. *Journal of Insect Physiology* 43, 885-895.

Jood, S. & Kapoor, **A. C.** (1993) Protein and uric acid contents of cereal grains as affected by insect infestation. *Food Chemistry* 46, 143-146.

Koul, O., Singh, G. Sing, R. & Singh, J. (2004) Bioefficacy and mode-of-action of some limonoids of salanin group from *Azadirachta indica* A. Juss and their role in a multi-component system against lepidopteran larvae. *Journal of Bioscience* 29, 409-416.

Lazarevic, J. & Peric-Mataruga, V. (2003) Nutritive stress effects on growth and digestive physiology of *Lymantria dispar* larvae. *Yugoslav Medical Biochemistry* 22, 53-59.

Lee, K. P. (2007) The interactive effects of protein quality and macronutrient imbalance on nutrient balancing in an insect herbivore. *Journal of Experimental Biology* 210, 3236-3244.

Lindgren, D. L., Vincent, L. E. & Krohne, M. E. (1955) The Khapra beetle. *Trogoderma granarium*. *Hilgardia* 24, l-36.

Liu, Z., Li, D., Gong, P. Y. & Wu, K. J. (2004) Life table studies of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae), on different host plants. *Environmental Entomology* 33, 1570-1576.

Majd-Marani, S., Naseri, B. Nouri-Ganbalani, G. & Borzoui, E. (2018) Maize hybrids affected nutritional physiology of the khapra beetle, *Trogoderma granarium* Everts (Coleoptera: Dermestidae). *Journal of Stored Products Research* 77, 20-25.

Mardani-Talaee, M., Zibaee, A. Abedi, Z. & Golizadeh, A. (2017) Digestion and protein metabolism of *Trogoderma granarium* (Coleoptera: Dermestidae) fed on different barley varieties. *Journal of Stored Products Research* 73, 37-41.

Martin, L. A & Pulin, A. S. (2004) Host-plant specialization and habitat restriction in an endangered insect, *Lycaena dispar batavus* (Lepidoptera: Lycaenidae) I. Larval feeding and oviposition preferences. *European Journal of Entomology* 101, 51-56.

Mehrabadi, M., Bandani, A. R., Mehrabadi, R. & Alizadeh, H. (2012) Inhibitory activity of proteinaceous α-amylase inhibitors from triticale seeds against *Eurygaster integriceps* salivary α-amylases: Interaction of the inhibitors and the insect digestive enzymes. *Pesticide Biochemistry and Physiology* 102, 220-228.

Nation, J. L. (2001) *Insect physiology and biochemistry*. Boca Raton, Fla., CRC Press.

Pasek, J. E., (1998) *Khapra beetle (Trogoderma granarium Everts): pest-initiated pest risk assessment*, pp. 32. USDA APHIS, Raleigh, NC.

Rao, N. S., Sharma, K. Samyal, A. & Tomar, S. M. S. (2004) Wheat grain variability to infestation by Khapra beetle, *Trogoderma granarium* Everts. *Annals of Plant Protection Sciences* 12, 288-291.

Schroeder, L. A. (1981) Consumer growth efficiencies: Their limits and relationships to ecological energetics. *Journal of Theoretical Biology* 93, 805-828.

Scriber, J. M. & Slansky, F. (1981) The nutritional ecology of immature insects. *Annual Review of Entomology* 26, 183-211.

Seifi, S., Naseri, B. & Razmjou, J. (2016) Nutritional physiology of the Khapra beetle, *Trogoderma granarium* Everts (Coleoptera: Dermestidae) fed on various barley cultivars. *Journal of Economic Entomology* 109(1), 472-477.

Tsai, J. H. & Wang, J. J. (2001) Effects of host plants on biology and life table parameters of *Aphis spiraecola* (Homoptera: Aphididae). *Environmental Entomology* 30, 45-50.

Waldbauer, G. P. (1968) The consumption and utilization of food by insects. *Advances in Insect Physiology* 5, 229-288.