

مهار بیماری پاخوره گندم با استفاده از ترکیبات القاکننده مقاومت

پذیرش: ۹۹/۷/۲۹

بازنگری: ۹۹/۷/۱۹

دریافت: ۹۹/۶/۲۰

الهام صفری، روح‌الله شریفی[✉]، سعید عباسی

به ترتیب دانش‌آموخته کارشناسی ارشد، استادیار (r.sharifi@razi.ac.ir) و دانشیار بیماری‌شناسی گیاهی، گروه گیاهپزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران.

چکیده

استفاده از ترکیبات القاکننده مقاومت همچون ترکیبات فرار میکروبی، یک راهبرد نوین برای مهار بیمارگرهای گیاهی با استفاده از توان ژنتیکی گیاه است. در این پژوهش، اثر بازدارندگی ترکیبات القاکننده مقاومت بنزوتیازول، متیل‌سالیسیلات، متیل‌جاسمونات، بوتان دی‌آل، ایندول و استوئین بر رشد قارچ *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* و همچنین مهار بیماری پاخوره گندم در شرایط گلخانه‌ای در قالب طرح کاملاً تصادفی انجام شد. بذور گندم رقم پیشگام ضدعفونی سطحی شده و در محلول ۱۰۰ میکرومولار ترکیبات القاکننده مقاومت و شاهد (آب مقطر) به مدت ۳۰ دقیقه قرار داده شدند. بذرها در گلدان‌های حاوی مایهٔ بیمارگر کشت شدند و گلدان‌ها به مدت ۳۰ روز در شرایط گلخانه نگهداری شدند. آزمون بازدارندگی مستقیم رشد بیمارگر در شرایط تشک پتری نشان داد که سه ترکیب ایندول، بوتان دی‌آل و استوئین به عنوان بهترین تیمارها به ترتیب تنها باعث ۱۴/۲۹، ۱۴/۲۹ و ۸/۲۷ درصد بازدارندگی از رشد قارچ نسبت به شاهد شدند. ارزیابی صفات رشدی گندم نشان داد که تیمارهای مورد آزمایش در صفت وزن خشک ریشه تفاوت معنی‌داری با شاهد آلوده ایجاد نکردند ولی در صفت وزن خشک اندام‌هوایی، تیمارهای بنزوتیازول، استوئین و متیل‌سالیسیلات وزن خشک را به صورت قابل توجهی افزایش دادند. همه ترکیبات مورد استفاده قادر بودند خسارت بیمارگر را به صورت قابل توجهی کاهش دهند. بیشترین کاهش بیماری نسبت به شاهد آلوده در تیمارهای بنزوتیازول و استوئین مشاهده شد که شاخص بیماری را به ترتیب ۶۰/۸۷ و ۵۷/۳۹ درصد کاهش دادند. استفاده از ترکیبات القاکننده مقاومت می‌تواند رهیافتی امیدبخش در مهار بیماری پاخوره گندم باشد.

کلمات کلیدی: ترکیبات فرار، دفاع میزبان، مقاومت، *Triticum aestivum*

Inhibition of wheat take-all disease using defenses-inducing compounds

Received: 10 Sep 2020

Revised: 10 Oct 2020

Accepted: 20 Oct 2020

Safari Elham, Sharifi Rouhollah[✉], Abbassi Saeed

Respectively, MSc, Assistant Professor (r.sharifi@razi.ac.ir), Associate Professor of Plant Pathology, Department of Plant Protection, College of Agriculture, Razi University, Kermanshah, Iran.

Abstract

Application of defense-inducing compounds such as microbial volatiles is a new strategy for suppression of plant diseases based on plant intrinsic genetic potential. In this study, effect of defense inducing compounds including, benzothiazole, methyl salicylate, methyl jasmonate, butanediol, indole and acetoin were investigated on *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* mycelial growth *in vitro* and on suppression of wheat take-all at greenhouse situation as a completely randomized design. Seeds of wheat cultivar Pishgam were surface sterilized and placed in 100 μ M solution of benzothiazole, methyl salicylate, methyl jasmonate, butanediol, indole, acetoin or control (distilled water) for 30 minutes. Seeds were sown in the pots containing pathogen inoculated soil in the greenhouse for 30 days. *In vitro* experiment showed that indole, butanediol and acetoin as best treatment reduced pathogen mycelial growth only 14.29, 14.29 and 8.27% compared to untreated control. Analysis of plant growth factors showed that defence inducers treatment had no significant effect on root dry weight compared to infected control. In contrast, benzothiazole, acetoin and methyl salicylate significantly increased aerial part dry weight. Moreover, all of the chemical inducers were able to reduce disease severity, significantly. The highest disease suppression were achieved in the case of benzothiazole and acetoin decreasing disease severity by 60.9 and 57.4 %, respectively. Exploitation of plant defense inducers seems to be promising strategy in management of wheat take-all disease.

Keywords: Disease resistance, Plant defense, *Triticum aestivum*, Volatile compounds

How to cite:

Safari E, Sharifi R, Abbassi S, 2020. Inhibition of wheat take-all disease using defenses-inducing compounds. *Journal of Applied Research in Plant Protection* 9(3): 1-10.

مقدمه

بیماری پاخوره در گندم و جو توسط قارچ *Gaeumannomyces graminis* (Sacc.) Arx and D. Olivier var. *tritici* J. Walker ایجاد می‌شود. این بیمارگر، ریشه و طوقه گیاهان را آلوده می‌کند و علائم آن به صورت بافت‌مردگی و سیاه‌رنگ شدن ریشه‌ها بروز پیدا می‌کند؛ در موارد شدید، زخم به ساقه‌ها سرایت کرده و منجر به سرسفيد شدن گیاهان می‌شود و کاهش عملکرد و کیفیت دانه را به دنبال دارد. میزان خسارت این بیماری در عملکرد گندم تا ۶۰ درصد نیز گزارش شده است (Keenan et al. 2015). روش‌های زراعی از جمله شخم عمیق، از بین بردن بقایای گیاهی، کنترل علف‌های هرز، استفاده از ارقام متحمل و تناوب زراعی مرسوم‌ترین روش‌های کنترل بیماری هستند (Yang et al. 2018). همچنین، قارچ‌کش‌هایی با مواد مؤثره فنبوکونازول، فلوکینونازول، نواریمول، سیلتیوفام، تریادیمفون، تریادیمنول و تریتیکنونازول قادر به کنترل کامل این بیماری نبوده و تنها سرعت آلودگی را کند کرده یا کاهش می‌دهند (Paulitz et al. 2010; Andrade et al. 2011; Vera et al. 2014; González-Castillo et al. 2018). یکی از پدیده‌هایی که به صورت طبیعی باعث مهار این بیماری می‌شود، زوال پاخوره است که آن را مرتبط با تجمع باکتری‌هایی از جنس *Bacillus Cohn* و *Pseudomonas Migula* در خاک‌های تحت کشت متوالی غلات می‌دانند (Daval et al. 2011; Yang et al. 2017; Zhang et al. 2015). با وجود امیدبخش بودن کنترل زیستی بیماری‌های گیاهی با عوامل بیوکنترل، دلایل زیادی از جمله عدم تکرارپذیری پژوهش‌های مربوط به استفاده از موجودات زنده، استقرار پایین این عوامل در حضور باکتری‌های بومی و کمبود دانش در سیستم‌های کنترل زیستی و مشکلات مربوط به آن کار با موجودات زنده را محدود می‌کند (Schisler et al. 2004). یک‌راه حل برای این مشکل استفاده از ترکیبات مؤثر این عوامل کنترل زیستی است. این عوامل با تولید ترکیبات فرار، سیدروفورها و آنتی‌بیوتیک‌ها قادرند میزبان را در مقابل عوامل بیماری‌زا محافظت کنند (Haas & Defago 2005). این متابولیت‌ها، قادر هستند هم به صورت مستقیم بیمارگر را مهار کنند و هم با فعال کردن سیستم دفاعی میزبان گیاهی باعث افزایش مقاومت به بیمارگرها شوند (Sharifi & Ryu 2016b).

ترکیبات فرار به‌عنوان مولکول‌های پیام برای ارتباطات بین موجودات زنده عمل می‌کنند. این ترکیبات به‌راحتی در آب و هوا پخش می‌شوند و در غلظت‌های بسیار پایین باعث القای مقاومت در گیاه علیه طیف وسیعی از آفات و بیماری‌های گیاهی می‌شوند (Sharifi & Ryu 2016a). ترکیبات فرار ترکیباتی هستند که تحت شرایط طبیعی به حد کافی فشار بخار دارند که تبخیر شوند و به‌صورت گاز وارد اتمسفر شوند. این دسته از مواد شیمیایی حاوی ترکیباتی با وزن ملکولی پایین (کمتر از ۳۰۰ گرم/مول) مثل الکل‌ها، آلدئیدها، کتون‌ها و هیدروکربن‌ها هستند (Kai et al. 2009).

در سال‌های اخیر جزئیات سازوکار اثر این ترکیبات در افزایش رشد گیاه و القای مقاومت به بیماری‌ها شناخته‌شده است. این ترکیبات باعث افزایش جوانه‌زنی بذر (Yu & Lee 2013)، توسعه ریشه (Bailly et al. 2014)، افزایش فتوسنتز و جذب مواد غذایی در گیاه شده‌اند (Zhang et al. 2009) و میزان محصول نهایی را نیز به‌صورت قابل توجهی افزایش داده‌اند (Song & Ryu 2013). این اثربخشی تا حدی بوده است که از آن‌ها به‌عنوان کودهای گازی نام‌برده می‌شود (Sharifi & Ryu 2017). تنوع در گزارش‌ها حاکی از ماهیت پیچیده ترکیبات فرار است و بسته به ماهیت موجود هدف دارای اثرات مثبت و منفی هستند؛ اما آنچه در مورد ترکیبات فرار روشن است این است که اگر به‌صورت هدفمند و با غلظت کم مورد استفاده قرار گیرند اثر مطلوب حاصل می‌شود (Sharifi & Ryu 2018a). به‌عنوان مثال، دی متیل سولفید با افزایش میزان سولفور در دسترس گیاه باعث افزایش رشد آن شده و از طرفی با فعال کردن سیستم دفاعی، گیاه تنباکو و ذرت را در برابر *Botrytis Cochliobolus heterostrophus* (Drechsler) و *cinerea* Pers. Drechsler محافظت می‌کند (Massalha et al. 2017). اثرات مشهود ترکیبات فرار در القای مقاومت علیه بیماری‌های گیاهی سبب شده تا محققین استفاده از ترکیبات فرار را به زمین‌های زراعی منتقل کرده و برای کنترل بیماری‌های مختلف استفاده کنند (Song & Ryu 2013; Choi et al. 2014).

هورمون‌ها و مسیرهای پیام‌رسانی متعددی در افزایش مقاومت گیاه نقش دارند که از آن میان، دو مسیر پیام‌رسانی وابسته به جاسمونیک اسید و سالیسیلیک اسید از اهمیت بالایی برخوردار

قارچ مورد استفاده در این پژوهش از کلکسیون قارچ‌های بیمارگر گیاهی دانشگاه رازی تهیه شد که بیماری‌زایی آن روی گندم به اثبات رسیده بود. آزمایش با استفاده از تشتک‌های دو بخشی انجام گرفت. در یک طرف تشتک که حاوی محیط کشت PDA (Potato Dextran Agar) بود، قرصی به قطر ۰/۵ سانتیمتر از حاشیه کشت چهار روزه قارچ بیمارگر قرار داده شد و در طرف دیگر ۱۰۰ میکرولیتر از ترکیبات فرار قرار داده شد. برای جلوگیری از خروج ترکیبات فرار درب تشتک‌ها روی آنها قرار شدند و با نوار پارافیلیم کاملاً مسدود گردیدند. تشتک‌ها تا زمان کامل شدن رشد قارچ در تشتک شاهد در دمای ۲۵ درجه سانتی‌گراد نگهداری شدند. برای شاهد از ۱۰۰ میکرولیتر آب مقطر حاوی ۰/۲ درصد تویین ۲۰ استفاده شد. در نهایت قطر پرگنه قارچ در تیمارها نسبت به شاهد با فرمول $IH(\%) = (C-B)/C \times 100$ محاسبه گردید که IH هاله بازدارندگی، C قطر کلنی قارچ در شاهد و B قطر کلنی قارچ در تیمار دارای ترکیبات فرار می‌باشد.

آزمایش‌های گلخانه‌ای

به منظور بررسی میزان مهار بیماری پاوره غلات توسط ترکیبات فرار، آزمایش در گلخانه و به روش گلدانی صورت گرفت. بذره‌های گندم رقم پیشگام به مدت دو دقیقه در هیپوکلریت سدیم ۱/۵ درصد ضدعفونی سطحی شده و سپس سه بار با آب مقطر سترون (هر بار به مدت دو دقیقه) شستشو داده شدند. در ادامه، بذرها به مدت ۳۰ دقیقه در ظروف شیشه‌ای حاوی امولسیون ترکیبات فرار و تویین ۲۰ قرار داده شدند. در تیمارهای شاهد آلوده و سالم بذرها درون محلول آب مقطر سترون و تویین ۲۰ فاقد ترکیبات فرار غوطه‌ور شدند.

برای کاشت بذور در گلخانه، از گلدان‌های پلاستیکی به قطر دهانه ۱۴ سانتیمتر و ارتفاع ۱۳ سانتیمتر و گنجایش ۱۵۰۰ گرم خاک بستر استفاده شد. نیمه پایینی گلدان‌ها با مخلوط اتوکلاو شده خاک و پرلیت به نسبت ۲ : ۱ پر شد. خاک مورد استفاده لومی با $pH = 7$ و هدایت الکتریکی ۰/۴۲ دسی‌زیمنس بر متر بود. سپس ۶۰ گرم بذر یولاف کلونیزه شده توسط قارچ بیمارگر به عنوان زادمایه بیمارگر در سطح خاک قرار داده شد. مجدداً حدود دو سانتی‌متر از بستر تهیه شده به گلدان‌ها اضافه شد و ۱۰ عدد بذر

هستند. مسیر جاسمونیک اسید بیشتر علیه آفات با قطعات دهانی جونده و بیمارگرهای نکروتروف موثر است و مسیر وابسته به سالیسیلیک اسید بیشتر علیه حشرات مکنده و بیمارگرهای بیوتروف موثر است (Vos et al. 2015; Pieterse et al. 2012; Ahangar et al. 2018; Sabbag et al. 2016). البته یک بیمارگر همی بیوتروف می‌تواند وابسته به زمان و مرحله بیماری‌زایی مسیرهای مختلفی را فعال کند (Martínez-Medina et al. 2017). الفاکنده‌های با منشأ میکروبی یا گیاهی نیز قادر هستند مسیرهای پیام‌رسانی متفاوتی را فعال کنند. ترکیبات فراری مثل بوتان دی‌آل، استوئین، متیل جاسمونات و ایندول مسیر جاسمونیک اسید را فعال کرده‌اند (Ryu et al. 2004; Bailly et al. 2014; Erb et al. 2015) و ترکیباتی مثل متیل سالیسیلات و بنزوتیازول مسیر پیام‌رسانی سالیسیلیک اسید را فعال می‌کنند (Yi et al. 2012, 2013).

در این پژوهش، ترکیبات فرار با سازوکار اثر مختلف در القاء مسیرهای جاسمونیک اسید و سالیسیلیک اسید و همچنین ترکیب غیر فرار بنزوتیازول که به عنوان مرجع در پژوهش‌های مربوط به القای مقاومت به کار می‌رود، مورد استفاده قرار گرفتند. اثر این ترکیبات روی رشد گندم و مهار بیماری پاوره ارزیابی شد و مسیر مقاومت احتمالی مورد مطالعه قرار گرفت.

مواد و روش‌ها

ترکیبات مورد استفاده

ترکیبات استفاده شده در این پژوهش ایندول، استوئین، بوتان-دی‌آل، متیل جاسمونات و متیل سالیسیلات، با خلوص بالای ۹۸ درصد بودند که از شرکت سیگما آلدریج تهیه و در دمای چهار درجه سانتی‌گراد نگهداری شدند. با استفاده از امولسیون کننده تویین ۲۰ با غلظت ۰/۲۰ درصد، غلظت ۱۰۰ میکرومولار این ترکیبات در آب مقطر سترون تهیه شد. بنزوتیازول از فرم تجاری بیون از طریق دکتر چونگ-مین ریو از پژوهشگاه ملی علوم زیستی و زیست‌فناوری کره جنوبی تهیه گردید.

اثر ترکیبات فرار بر رشد میسیلیوم قارچ *Gaeumannomyces graminis var. tritici*

می‌شوند (Bailly *et al.* 2014; Sharifi & Ryu 2018a). به هر حال نتایج این آزمایش نشان می‌دهد که اثرگذاری ترکیبات فرار در غلظت‌های پایین بر رشد قارچ کم و یا قابل چشم‌پوشی است. البته گزارش‌هایی از اثر بازدارندگی کامل رشد میسلیوم قارچی توسط ترکیبات فرار میکروبی نیز موجود است (Kai *et al.* 2007; Sharifi *et al.* 2013).

آزمایش‌های گلخانه‌ای

اثر ترکیبات فرار القاکننده مقاومت بر صفات رشدی گندم: ارزیابی اثر ترکیبات فرار القاکننده مقاومت بر صفات رشدی گندم نشان داد که بیشترین وزن خشک اندام هوایی با وزن ۱/۷ گرم، مربوط به شاهد سالم است (جدول ۱). در بین ترکیبات فرار، بیشترین وزن خشک اندام هوایی مربوط به بنزوتیازول با مقدار ۱/۲۹ گرم و مقدار کمینه مربوط به متیل جاسمونات با مقدار ۰/۸۹ گرم بود. بین ترکیبات فرار مختلف در افزایش وزن خشک ریشه تفاوت معنی‌داری وجود نداشت و ترکیبات فرار مورد استفاده با شاهد آلوده در یک گروه آماری قرار گرفتند (جدول ۱). همانند وزن خشک اندام هوایی، بیشترین وزن خشک ریشه نیز مربوط به شاهد سالم بود. در مجموع هیچ کدام از ترکیبات فرار مورد استفاده اختلاف معنی‌داری با شاهد آلوده نداشتند.

نقش ترکیبات فرار القاکننده مقاومت در مهار بیماری: بررسی اثر ترکیبات فرار القاءکننده مقاومت بر مهار بیماری پاخوره گندم در شرایط گلخانه نشان داد که همه ترکیبات فرار مورد استفاده در این پژوهش باعث کاهش معنی‌دار شاخص بیماری شدند (جدول ۱). از بین ترکیبات فرار، بنزوتیازول با میزان ۶۰/۸۷ و استوئین با مقدار ۵۷/۳۹ درصد بیشترین اثر را در کاهش بیماری داشتند. ترکیبات فرار ایندول، ۳،۲- بوتان دی‌آل، متیل سالیسیلات و متیل جاسمونات به ترتیب باعث کاهش ۴۶/۰۶، ۳۳/۰۴، ۲۸/۷۴ و ۱۲/۲۳ درصدی بیماری شدند (شکل ۳ و جدول ۱).

تیمار شده گندم در سطح آن‌ها قرار داده شد. در نهایت بذرها با دو سانتیمتر مخلوط اتوکلاو شده خاک و پرلیت پوشانده شدند. نسبت زادمایه به بستر چهار درصد بود. آبیاری هفته‌ای دو بار از طریق زیرگلدانی انجام شد. گلدان‌ها تا زمان ظهور نشانه‌های بیماری در گلخانه با ۱۸ ساعت روشنایی و دمای ۲۵ درجه سانتی‌گراد نگهداری شدند. پس از گذشت ۳۰ روز از کاشت بذور و در مرحله ظهور برگ پرچم، وزن خشک اندام هوایی، وزن خشک ریشه و میزان آلودگی ریشه بر اساس شاخص یک تا چهار (میزان آلودگی بین ۰-۲۵ درصد از ریشه عدد یک، آلودگی بین ۲۵-۵۰ عدد دو، آلودگی بین ۵۰-۷۵ عدد سه و میزان آلودگی بیشتر از ۷۵ درصد عدد چهار) و با استفاده از فرمول زیر اندازه‌گیری شد (Jasem *et al.* 2018).

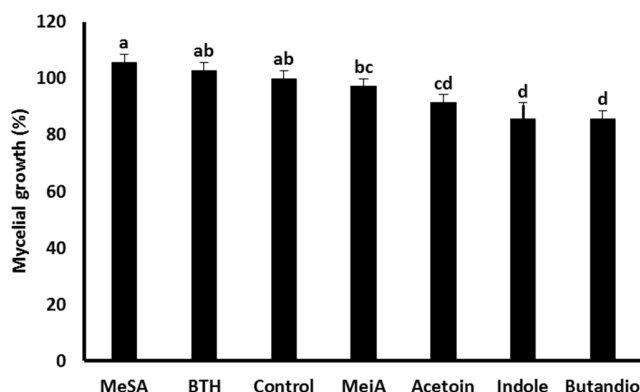
$$DI (\%) = \frac{\text{تعداد گیاهچه های آلوده در تیمار} \times \text{مقیاس آلودگی}}{\text{تعداد گیاهچه ها در شاهد} \times 4} \times 100$$

تجزیه داده‌ها

هر دو آزمایش در شرایط درون شیشه و در شرایط گلخانه در قالب طرح کاملاً تصادفی و با چهار تکرار انجام شد. تجزیه واریانس و مقایسه میانگین صفات به روش حداقل تفاوت معنی‌دار (LSD, P < 0/05) و با استفاده از مدل روش خطی توسط نرم‌افزار SAS (SAS Institute, SAS 9.1) انجام گرفت.

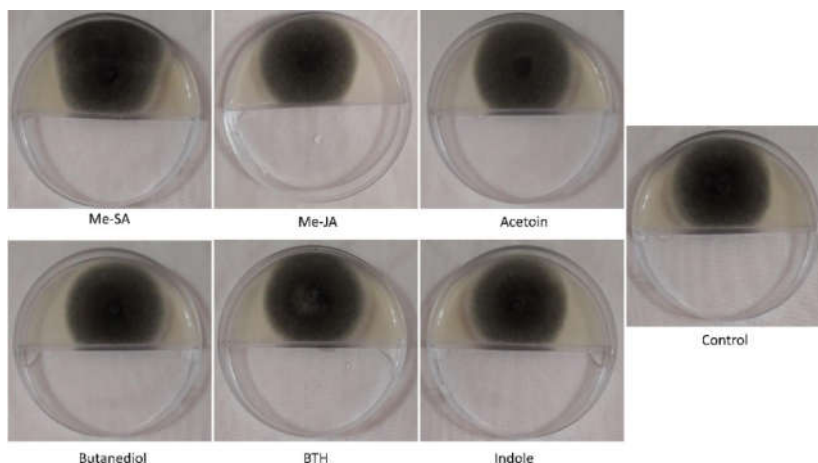
نتایج و بحث

اثر ترکیبات فرار در کاهش رشد میسلیوم قارچ *Gaeumannomyces graminis var. tritici* ترکیبات متیل سالیسیلات، بنزوتیازول و متیل جاسمونات تفاوت معنی‌داری با شاهد نداشتند. سه ترکیب فرار ایندول، بوتان دی‌آل و استوئین بترتیب باعث ۱۴/۲۹، ۱۴/۲۹ و ۸/۲۷ درصد بازدارندگی از رشد قارچ نسبت به شاهد شدند (شکل ۱ و ۲). هر سه ترکیب فرار ایندول، بوتان دی‌آل و استوئین در پروفایل ترکیبات فرار باکتری‌ها وجود دارند و گزارش شده است که مسیر سالیسیلیک اسید را در گیاه فعال می‌کنند و باعث تغییرات فیزیولوژیکی در گیاه



شکل ۱. اثر ترکیبات فرار بر رشد میسلیم قارچ بیمارگر *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* در شرایط آزمایشگاهی. میانگین‌های با حروف آماری مشابه از لحاظ آماری اختلاف معنی‌داری در سطح احتمال پنج درصد ندارند.

Figure 1. The effect of volatile compounds on *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* mycelium growth *in vitro*. The means with common letters do not differ significantly at 5% probability level.



شکل ۲. اثر ترکیبات فرار بر رشد میسلیم قارچ بیمارگر *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* در شرایط تشنگ پتری.

Figure 2. The effect of volatile compounds on *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* mycelium growth *in vitro*.

جدول ۱. مقایسه میانگین اثر تیمار با ترکیبات القاء کننده مقاومت بر شاخص‌های رشدی و شاخص بیماری پاخوره در گندم.

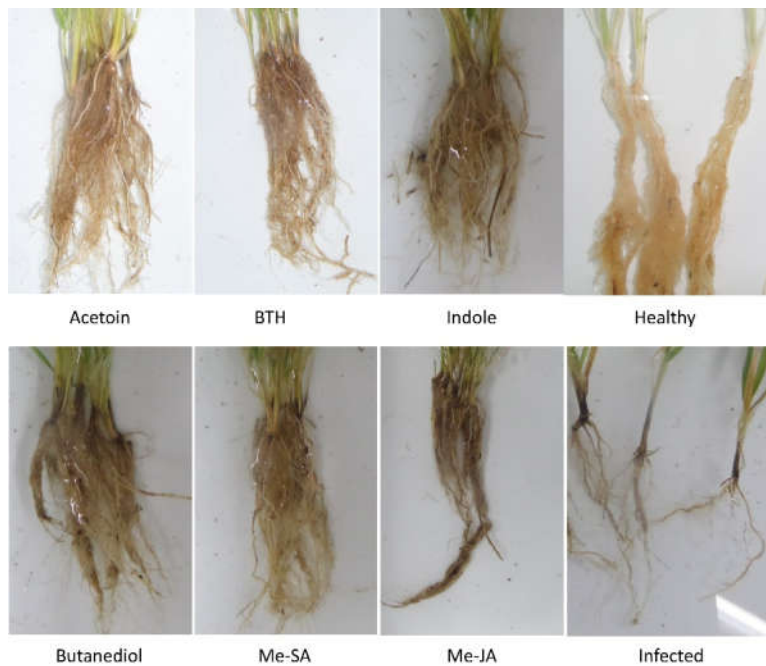
Table 1. Mean comparison of the effect of plant defence inducers on wheat growth and disease parameters.

Treatment	Root dry weight (g)	Shoot dry weight (g)	Disease Index (1-4)
Healthy Control	1.2825 a	1.675 a	0 f
Butanediol	0.825 b	1.16 b	2.40625 c
Acetoin	0.795 b	1.2775 ab	1.53125 de
Infected Control	0.7775 b	1.1775 b	3.59375 a
MeSA	0.7275 b	1.2675 ab	2.5625 c
BTH	0.66 b	1.29 ab	1.40625 e
MeJA	0.585 b	0.8875 b	3.15625 b
Indole	0.5675 b	1.025 b	1.90625 d

The means that have a common statistical letter do not differ significantly at 5% probability level.

مشکل، استفاده از مواد مؤثر این عوامل کنترل زیستی می‌باشد که مشکلات فوق را ندارند (Haas & Defago 2005). در پژوهش‌های پیشین مشخص شد که ترکیبات فرار *Bacillus subtilis* GB03 قادر هستند دو بیمارگر *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* (Sharifi *et al.* 2016) و *Botrytis cinerea* (Sharifi *et al.* 2013) را در *Arabidopsis* مهار کنند و حداقل در مورد مجموعه ترکیبات فرار باعث افزایش رشد گیاه نیز شوند. پژوهش‌ها در زمینه القاء مقاومت در گیاهان تک لپه اندک بوده (Cortes-Barco *et al.* 2010; Sharifi & Ryu 2018b) و تاکنون پژوهشی در زمینه استفاده از این ترکیبات در مهار پاخوره گندم منتشر نشده است.

عوامل کنترل زیستی با تولید آنتی‌بیوتیک‌ها، سیدروفورها، سیانید هیدروژن و یا با القاء مقاومت سیستمیک خسارت بیماری‌های گیاهی را کاهش و سبب بهبود سلامت گیاه می‌شوند (Bhattacharyya & Jha 2012). این باکتری‌ها همچنین قادر هستند از طریق سازوکارهایی همچون حل کردن فسفات، در دسترس قرار دادن نیتروژن، تولید هورمون‌های گیاهی و محرک‌های متابولیسم گیاهی باعث افزایش رشد گیاه شوند. با وجود پتانسیل بالای این عوامل، انتقال آنها به شرایط مزرعه در خیلی موارد موفق نبوده است که علت آن استقرار پایین این عوامل در حضور باکتری‌های بومی و مشکلات مربوط به کار با موجودات زنده بوده است (Schisler *et al.* 2004). یک راه‌حل برای این



شکل ۳. اثر ترکیبات فرار القاء کننده مقاومت بر ظهور علائم بیماری پاخوره روی ریشه گندم در مرحله ظهور برگ پرچم. علائم به صورت سیاه شدن ریشه و طوقه قابل مشاهده است.

Figure 3. Effect of volatile plant defense inducers on disease symptoms on wheat roots at flag leaf emergence time. Symptoms can be seen as root and crown rot.

این ترکیبات در مدیریت تلفیقی این بیماری وجود دارد (Song & Ryu 2013; Choi *et al.* 2014; Sharifi & Ryu 2018c; وجود این، در پژوهش حاضر تیمار با ترکیبات فرار میکروبی اثر

نتایج حاصل از پژوهش حاضر نشان داد که استفاده از ترکیبات القاء کننده مقاومت قادر است بیماری پاخوره را به صورت مؤثری مهار کند و بر اساس گزارشات پیشین امکان تجاری‌سازی و استفاده از

گیاهان تکلیفه پرداخته شود (Castulo-Rubio *et al.* 2015; Hernández-Calderón *et al.* 2018) و سازوکارهای افزایش رشد به وسیلهٔ باکتری‌ها و ترکیبات فرار بررسی شوند. البته در معنی‌دار نشدن صفات مربوط به رشد بویژه وزن خشک ریشه، خطای حاصل از خارج کردن دقیق ریشه از خاک نیز می‌تواند اثر گذار باشد. لذا برای بررسی اثر ترکیبات فرار روی رشد گیاه لازم است آزمایش بدون حضور بیمارگر طراحی شود.

مطالعات روی گیاهان مدل از جمله آرابیدوبسیس و گوجه-فرنگی نشان داده است که حداقل در مورد گیاهان دولپه، مسیر سالیسیلیک اسید علیه بیمارگرهای بیوتروف مؤثر است درحالی‌که مسیر جاسمونیک اسید علیه بیمارگرهای نکروتروف و آفات اثر می‌کند. گیاهان توانایی تنظیم دقیق این دو مسیر را دارند، اغلب با فعال شدن یکی از مسیرها، مسیر دیگر متوقف می‌شود. نتایج پژوهش اخیر نشان داد که ترکیب بنزوتیازول و استوئین که به ترتیب مسیر سالیسیلیک اسید و جاسمونیک اسید را فعال می‌کنند، هر دو به خوبی باعث مهار بیمارگر شدند. این گونه گزارش‌ها بیشتر در مورد بیمارگرهای همی‌بیوتروف گزارش شده است که هر دو مرحله بیوتروفی و نکروتروفی را در چرخه زندگی خود دارند و طبیعتاً مهار هر کدام از این مراحل در کاهش خسارت بیمارگر مؤثر خواهد بود (Martínez-Medina *et al.* 2017; Sharifi & Ryu 2017). با وجود این، نیاز است مطالعات تکمیلی مسیرهای پیام دهی مؤثر علیه بیمارگر پاخوره غلات را مشخص کنند تا در فرایند مقاومت علیه این بیمارگر مخرب مورد استفاده قرار گیرند.

معنی‌داری بر صفات رشدی گیاه نداشت. گزارش شده است که بیان ژن‌های دفاعی گیاه با صرف هزینه همراه است (Heil & Baldwin 2002). هنگام فعال شدن مقاومت سیستمیک آر این آ پیامبر (mRNA) ژن‌های کدکننده پروتئین‌های مرتبط با بیماری‌زایی به میزان ۰/۳ الی یک صدرد افزایش پیدا می‌کند (Pathogenesis related proteins) (Pieterse *et al.* 2001). بیان این ژن‌ها با توجه به منابع محدود گیاه باعث کاهش عملکرد گیاه در شرایط رقابتی می‌شود (Walters & Heil 2007). گزارش‌های پیشین اثر منفی ترکیب بنزوتیازول بر رشد گیاهان دولپه را نشان داده‌اند (Walters & Heil 2007; Azami-Sardooei *et al.* 2013) ولی در مورد ترکیبات فرار میکروبی در اغلب موارد اثر به صورت افزایش رشد گیاه گزارش شده است (Sharifi & Ryu 2018a; Sharifi and Ryu 2018b). علت افزایش رشد گیاه توسط ترکیبات فرار را به سازوکارهای مختلفی ارتباط می‌دهند. مهمترین آنها استفاده از ترکیبات فرار به عنوان منبع مواد غذایی توسط گیاهان و همچنین نقش ترکیبات فرار در القاء یا هموستازی هورمون‌های گیاهی مثل اکسین است (Sharifi & Ryu 2018a; Zhang *et al.* 2007). در گیاه دولپه آرابیدوبسیس انتقال اکسین از اندام‌های هوایی به سمت ریشه باعث افزایش حجم ریشه و در نهایت رشد گیاه شده است (Zhang *et al.* 2007). در همه موارد ذکر شده غلظت ترکیبات فرار بسیار کلیدی بوده است. با توجه به تفاوت‌های تکاملی و ژنتیکی بالای گیاهان تک‌لپه و دولپه این نیاز وجود دارد که به بررسی‌های بیشتر در مورد اثرات ترکیبات فرار در

References

- Ahangar L, Ranjbar GHA, Babaeizad V, Najafi ZH, Biabani A, 2018. The effect of *Piriformospora indica* and salicylic acid on the activity of antioxidant enzymes in the wheat sensitive to powdery mildew fungus. *Journal of Applied Research in Plant Protection* 7(2): 25–36.
- Andrade O, Campillo R, Peyrelongue A, Barrientos L, 2011. Soils suppressive against *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* identified under wheat crop monoculture in southern Chile. *Ciencia e Investigación Agraria* 38: 345–356.
- Azami-Sardooei Z, Seifi HS, De Vleeschauwer D, Höfte M, 2013. Benzothiadiazole (BTH)-induced resistance against *Botrytis cinerea* is inversely correlated with vegetative and generative growth in bean and cucumber, but not in tomato. *Australasian Plant Pathology* 42: 485–490.
- Bailly A, Groenhagen U, Schulz S, Geisler M, Eberl L, *et al.*, 2014. The inter-kingdom volatile signal indole promotes root development by interfering with auxin signalling. *Plant Journal* 80: 758–771.

- Bhattacharyya PN, Jha DK, 2012. Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): emergence in agriculture. *World Journal of Microbiology and Biotechnology* 28: 1327–1350.
- Castulo-Rubio DY, Alejandre-Ramírez NA, Del Carmen Orozco-Mosqueda M, Santoyo G, Macías-Rodríguez LI, *et al.*, 2015. Volatile organic compounds produced by the rhizobacterium *Arthrobacter agilis* UMCV2 modulate *Sorghum bicolor* (strategy II plant) morphogenesis and SbFRO1 transcription *In Vitro*. *Journal of Plant Growth Regulation* 34: 611–623.
- Choi HK, Song GC, Yi HS, Ryu CM, 2014. Field evaluation of the bacterial volatile derivative 3-pentanol in priming for induced resistance in pepper. *Journal of Chemical Ecology* 40: 882–892.
- Cortes-Barco A, Hsiang T, Goodwin P, 2010. Induced systemic resistance against three foliar diseases of *Agrostis stolonifera* by (2R, 3R)-butanediol or an isoparaffin mixture. *Annals of Applied Biology* 157: 179–189.
- Daval S, Lebreton L, Gazengel K, Boutin M, Guillerme-Erckelboudt AY, *et al.*, 2011. The biocontrol bacterium *Pseudomonas fluorescens* Pf29Arp strain affects the pathogenesis-related gene expression of the take-all fungus *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* on wheat roots. *Molecular Plant Pathology* 12: 839–854.
- Erb M, Veyrat N, Robert CA, Xu H, Frey M, *et al.*, 2015. Indole is an essential herbivore-induced volatile priming signal in maize. *Nature Communications* 6.
- González-Castillo JA, Quezada-D'Angelo TP, Silva-Aguayo GI, Moya-Elizondo EA, 2018. Effect of saponins of *Quillaja saponaria* extracts in combination with *Pseudomonas protegens* to control *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* in wheat. *Chilean Journal of Agricultural Research* 78: 378–390.
- Haas D, Defago G, 2005. Biological control of soil-borne pathogens by fluorescent pseudomonads. *Nature Review Microbiology* 3: 307–319.
- Heil M, Baldwin IT, 2002. Fitness costs of induced resistance: emerging experimental support for a slippery concept. *Trends in Plant Science* 7: 61–67.
- Hernández-Calderón E, Aviles-García ME, Castulo-Rubio DY, Macías-Rodríguez L, Ramírez VM, *et al.*, 2018. Volatile compounds from beneficial or pathogenic bacteria differentially regulate root exudation, transcription of iron transporters, and defense signaling pathways in *Sorghum bicolor*. *Plant Molecular Biology* 96: 291–304.
- Jasem AM, Sharifi R, Abbasi S, 2018. Induced systemic resistance to wheat take-all disease by probiotic bacteria. *Journal of Plant Pathology* 58: 304–310.
- Kai M, Effmert U, Berg G, Piechulla B, 2007. Volatiles of bacterial antagonists inhibit mycelial growth of the plant pathogen *Rhizoctonia solani*. *Archives of Microbiology* 187: 351–360.
- Kai M, Hausteiner M, Molina F, Petri A, Scholz B, *et al.*, 2009. Bacterial volatiles and their action potential. *Applied Microbiology and Biotechnology* 81: 1001–1012.
- Keenan S, Cromey MG, Harrow SA, Bithell SL, Butler RC, *et al.*, 2015. Quantitative PCR to detect *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* in symptomatic and non-symptomatic wheat roots. *Australasian Plant Pathology* 44: 591–597.
- Martínez-Medina A, Fernández I, Lok GB, Pozo MJ, Pieterse CM, *et al.*, 2017. Shifting from priming of salicylic acid-to-jasmonic acid-regulated defences by *Trichoderma* protects tomato against the root knot nematode *Meloidogyne incognita*. *New Phytologist* 213: 1363–1377.
- Massalha H, Korenblum E, Tholl D, Aharoni A, 2017. Small molecules below-ground: the role of specialized metabolites in the rhizosphere. *Plant Journal* 90: 788–807.
- Paulitz T, Schroeder K, Schillinger W, 2010. Soilborne pathogens of cereals in an irrigated cropping system: Effects of tillage, residue management, and crop rotation. *Plant Disease* 94: 61–68.
- Pieterse CM, Van der Does D, Zamioudis C, Leon-Reyes A, Van Wees SC2, 2012. Hormonal modulation of plant immunity. *Annual Review of Cell and Developmental Biology* 28: 489–521.

- Pieterse CM, Van Pelt JA, Van Wees SC, Ton J, Léon-Kloosterziel KM, *et al.*, 2001. Rhizobacteria-mediated induced systemic resistance: triggering, signalling and expression. *European Journal of Plant Pathology* 107: 51–61.
- Ryu CM, Farag MA, Hu CH, Reddy MS, Kloepper JW, *et al.*, 2004. Bacterial volatiles induce systemic resistance in *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 134: 1017–1026.
- Sabbagh SK, Sabbagh E, Abkho J, Zinati Fakhrabad F, 2016. The effect of salicylic acid to induce systemic resistance in cucumber plant to damping-off disease caused by *Pythium aphanidermatum*. *Journal of Applied Research in Plant Protection* 5 (2): 27–43.
- Schisler D, Slininger P, Behle R, Jackson M, 2004. Formulation of *Bacillus* spp. for biological control of plant diseases. *Phytopathology* 94: 1267–1271.
- Sharifi R, Ahmadzade M, Behboudi K, Ryu C-M, 2013. Role of *Bacillus subtilis* volatiles in induction of systemic resistance in *Arabidopsis* against *Botrytis cinerea* Iranian. *Journal of Plant Protection Science* 44: 91–101.
- Sharifi R, Kazemi N, Ahmadzadeh M, Behboudi K, 2016. Priming of resistance against *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* in *Arabidopsis* by volatiles of *Bacillus subtilis* Iranian *Journal of Plant Protection Science* 47: 293–301.
- Sharifi R, Ryu C-M, 2016a. Are bacterial volatile compounds poisonous odors to a fungal pathogen *Botrytis cinerea*, alarm signals to *Arabidopsis* seedlings for eliciting induced resistance, or both? *Frontiers in Microbiology* 7: doi:10.3389/fmicb. 2016. 00196.
- Sharifi R, Ryu C-M, 2016b. Making healthier or killing enemies? Bacterial volatile-elicited plant immunity plays major role upon protection of *Arabidopsis* than the direct pathogen inhibition. *Communicative & Integrative Biology* 7.
- Sharifi R, Ryu C-M, 2018a. Revisiting bacterial volatile-mediated plant growth promotion: Lessons from the past and objectives for the future. *Annals of Botany* 122: 349–358.
- Sharifi R, Ryu C-M, 2018b. Sniffing bacterial volatile compounds for healthier plants. *Current Opinion in Plant Biology* 44: 88–97.
- Sharifi R, Ryu C, 2018c. Biogenic volatile compounds for plant disease diagnosis and health improvement. *The Plant Pathology Journal* 34: 459–469.
- Sharifi R, Ryu CM, 2017. Chatting with a tiny belowground member of the holobiome: communication between plants and growth-promoting rhizobacteria. *Advances in Botanical Research* 82: 135–160.
- Song GC, Ryu CM, 2013. Two volatile organic compounds trigger plant self-defense against a bacterial pathogen and a sucking insect in cucumber under open field conditions. *International Journal of Molecular Sciences* 14: 9803–9819.
- Vera C, Madariaga R, Moya-Elizondo E, 2014. Uso de fluquinconazole como tratamiento a la semilla para el control de mal del pie (*Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*) en trigo. *Chilean Journal of Agricultural and Animal Sciences* 30.
- Vos IA, Moritz L, Pieterse CM, Van Wees SC, 2015. Impact of hormonal crosstalk on plant resistance and fitness under multi-attacker conditions. *Frontiers of Plant Science* 6: 639.
- Walters D, Heil M, 2007. Costs and trade-offs associated with induced resistance. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 71: 3–17.
- Yang L, Han X, Zhang F, Goodwin PH, Yang Y, *et al.*, 2018. Screening *Bacillus* species as biological control agents of *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* on wheat. *Biological Control* 118: 1–9.
- Yang L, Quan X, Xue B, Goodwin PH, Lu S, *et al.*, 2015. Isolation and identification of *Bacillus subtilis* strain YB-05 and its antifungal substances showing antagonism against *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*. *Biological Control* 85: 52–58.
- Yi HS, Yang JW, Choi HK, Ghim SY, Ryu CM, 2012. Benzothiadiazole-elicited defense priming and systemic acquired resistance against bacterial and viral pathogens of pepper under field conditions. *Plant Biotechnology Reports* 6: 373–380.

- Yi HS, Yang JW, Ryu CM, 2013. ISR meets SAR outside: additive action of the endophyte *Bacillus pumilus* INR7 and the chemical inducer, benzothiadiazole, on induced resistance against bacterial spot in field-grown pepper. *Frontiers in Plant Science* 4: 122.
- Yu SM, Lee YH, 2013. Plant growth promoting rhizobacterium *Proteus vulgaris* JBLS202 stimulates the seedling growth of Chinese cabbage through indole emission. *Plant and Soil* 370: 485–495.
- Zhang DD, Guo XJ, Wang YJ, Gao TG, Zhu BC, 2017. Novel screening strategy reveals a potent *Bacillus* antagonist capable of mitigating wheat take-all disease caused by *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*. *Letters in Applied Microbiology* 65: 512–519.
- Zhang H, Kim MS, Krishnamachari V, Payton P, Sun Y, *et al.*, 2007. Rhizobacterial volatile emissions regulate auxin homeostasis and cell expansion in *Arabidopsis*. *Planta* 226: 839–851.
- Zhang H, Sun Y, Xie X, Kim MS, Dowd SE, *et al.*, 2009. A soil bacterium regulates plant acquisition of iron via deficiency-inducible mechanisms. *Plant Journal* 58: 568–577.