



ارائه شده توسط:

سایت ترجمه فا

مرجع جدیدترین مقالات ترجمه شده

از نشریات معتبر

مقاومت القا شده به آفات و پاتوژن ها در درختان

فهرست مطالب

خلاصه

مقدمه

مکانیسم های دفاع القا شده در درختان

القای سیستماتیک مقاومت

شبکه های سیگنالینگ دفاعی

چشم انداز های آینده: IR چه چیز هایی را برای مدیریت سیستم های جنگلی ارایه می کند؟

تقدیر و تشکر

منابع

خلاصه

مقاومت درخت با طیف وسیعی از عوامل زیستی و غیر زیستی (عوامل زنده و غیر زنده) از جمله میکروب های پاتوژنیک و غیر پاتوژنیک و علفخواران بهبود می یابد که این موضوع منجر به افزایش حفاظت در برابر آسیب زیستی یا زنده میشود. مقاومت القا شده می تواند ابزاری ارزشمند در مدیریت پایدار آفات باشد. مقاومت القا شده به طور فعالانه ای در گونه های علفی و در سال های اخیر در گونه های چوبی مطالعه شده است و به عنوان یک مفهوم سازگار با محیط زیست و جذاب برای بهبود مقاومت درخت ظهور کرده است. با این حال قبل از کاربرد مقاومت القا شده، نیاز مبرمی به افزایش دانش ما از مکانیسم های دفاعی در درختان جنگلی وجود دارد. درک غنی تر از این پدیده ها نقش مهمی در توسعه راهبرد های مدیریت تلفیقی پایدار آفات ایفا می کند. این مقاله مروری خلاصه ای از دانش ما از IR را در درختان جنگلی ارایه کرده و بر مکانیسم های دفاعی القا پذیر، القای سیستمی مقاومت و شبکه

های سیگنالینگ هورمون های گیاهی تاکید دارد. ما در نهایت در مورد مزایای بالقوه و محدودیت های استفاده از ابزار های مدیریت مبتنی بر IR در سیستم های جنگلی بحث می کنیم.

کلمات کلیدی: دفاع، برهم کنش های گیاه- علفخوار برهمکنش ای پاتوزن-گیاه، متابولیت های ثانویه، مقاومت سیستماتیک

1- مقدمه

در برهم کنش های بین حشره- گیاه و گیاه-پاتوزن، طیف وسیعی از برایندهای احتمالی وجود دارند که از حساسیت بالا به مقاومت کامل متغیر است. مقاومت گیاه را می توان در سطوح مکانیستی مختلف توصیف کرد. این شامل مقاومت بازی، مقاومت خاص نژاد و انگل (جونز ودانگل 2006، کرایلی و همکاران 2007)، انگل مرتبط با سن (انتوژنتیکی) (دلوری روری و گالینا 2007)، مقاومت خاص اندام (بلادکت و همکاران 1999) و مقاومت القا شده است (اگراول و همکاران 1999). در وسیع ترین مقیاس، IR فرمی از مقاومت ناشی از فعال سازی مسیر های دفاعی برنامه نویسی شده ژنتیکی گیاه میزبان است که منجر به تغییراتی در کاهش اثرات حمله زنده می شود (اگراول و همکاران 1999، هامرشیدت 2007). IR تحریک شده با میکروارگانیسم ها در گیاهان به سایر میکروارگانیسم های پاتوژنیک دیگر برای بیش از 100 سال تشخیص داده شده است (1933). بر عکس دانش مربوط به مقاومت گیاهی القا شده توسط علفخواران حشره مربوط به کم تر از 40 سال گذشته است (گرینو ریان 1972).

بیشتر دانش فعلی در خصوص مکانیسم های دفاع گیاهی، به خصوص چون آن ها مرتبط با IR هستند، از طریق مطالعات بر روی گیاهان علفی یکساله و کوتاه عمر بدست آمده اند. این موارد شامل گونه های گیاهی مدل *Arabidopsis thaliana*، *Cucumis sativus* (خیار)، *Lycopersicon spp* (گوجه فرنگی)، *Medicago truncatula*، *Nicotiana tabacum* (تنباکو)، *Oryza spp* (برنج)، *Solanum spp* (سیب زمینی) و *Zea spp* (ذرت). می باشد با این حال در خصوص درختان باز دانه و نهان دانه اطلاعات کمی وجود دارد. گونه های درختی و علفی دارای ویژگی های گیاهی مشترکی هستند ولی درختان دارای ویژگی های منحصر به فردی در مقایسه با گیاهان علفی دارند. آن ها معمولاً بسیار بزرگتر هستند، دارای طول عمر زیاد (چندین هزار سال)

بوده و دارای تاریخچه زندگی ای هستند که در میان گیاهان مدل علفی منحصر به فرد می باشند و اشکال معماری متفاوتی را به دلیل رشد ثانویه نشان می دهند. درختان ممکن است تحت الگوهای مختلف فشار علفخوار و پاتوزن قرار گیرند و نیازمند شیوه های حفاظت متفاوتی هستند. از این نظر، اگرچه ما دانش بدست آمده در گونه های مدل علفی مطالعه شده را استخراج کرده ایم، نتایج این مدل همیشه قابل کاربرد به درختان جنگلی نیستند (هامشیدت 2006).

مقاومت القا شده در بسیاری از سیستم های کشاورزی و باغبانی مطالعه شده است و کاربرد آن موثر بوده است (والاد و گودمن 2004، والترز 2009). برای مثال، پرایمر/ فعال ساز شیمیایی سنتتیک، اسپینزولار-اس-متیل (با نام تجاری اکتیگارد- بیون سینگتا کراپ پروتکشن، بازل سوییس) به طور موفق به عنوان یک محافظگیاهی طیف گسترده در دهه اخیر استفاده شده است (لیدبیتر و استاب 2007). IR شامل اصلاح ژن نیست و بنابر این مسائل اجتماعی مربوط به استفاده از موجودات اصلاح شده ژنتیکی مربوط به ابزار های IR است. IR به عنوان سیستم دفاعی چند لایه ای عمل می کند و از این روی IR می تواند در برابر طیف وسیعی از آفات و پاتوزن ها مقاوم و موثر بوده است (والاد و گودمن 2004). این ویژگی ها از اهمیت زیادی در درختانی برخوردار است که طول العمر هستند و محدود به محیط آفات خاص به مدت چندین دهه و قرن هستند.

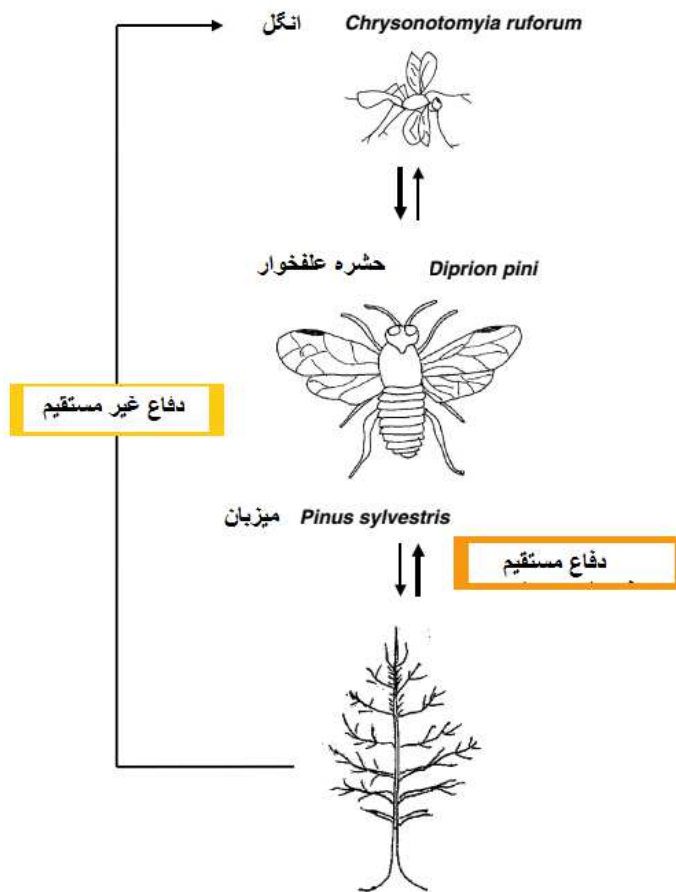
روش های رایج مدیریت بیماری و آفات در درختان به شدت متغیر است (ایلز و همکاران 2008). آن ها از کاربرد آفت کش و مواد مقاوم تا استفاده از مدیریت جنگل داری و کنترل بیولوژیکی متغیر هستند. در بسیاری از موارد، به دلیل محدودیت های اقتصادی و محیطی کار های کمی صورت گرفته است. اگرچه توسعه روش های حفاظت درختی بر اساس مکانیسم های IR در ابتدای راه خود قرار دارد، مکانیسمهای IR می تواند اشکال جایگزین حفاظت را در آینده با ابزار های مدیریتی دیگر در اختیار بگذارد. استفاده از IR می تواند گزینه های ایمن با محیط زیست نسبت به علف کش های فعلی برای درختان جنگلی ارایه کند. از این نظر، ما یافته های مربوط به مطالعات مولکولی و بوم شناسی مربوط به IR را برای پاتوزنها و آفات در درختان خلاصه می کنیم.

در بخش دوم، ما به توصیف مکانیسم های دفاعی موثر بر IR و سپس ابعاد سیستمی IR (بخش سوم) و شبکه های سیگنالینگ فیتوهورمون می پردازیم که IR را تنظیم می کنند (بخش 4). در بخش 5، شکاف های دانش بایستی برای تحقق پتانسیل ارایه شده توسط کاربرد IR در سیستمهای جنگلی پر شوند.

2- مکانیسم های دفاعی القا شده در درختان

پاتوژن ها و حشره های علفخوار بایستی بر راهبرد های دفاعی متنوع تکامل یافته توسط درختان غلبه کنند. این شامل دفاع های ساختاری و القا پذیر چندگانه است که مانع از دسترسی، بازدارندگی یا کشتن حشرات و بازدارندگی پاتوژن ها به طور فیزیکی و شیمیایی می شود (پیرس 1996، فرانشری و همکاران 2005). دفاع های ساختاری در زیر زمین و بالای زمین، همه اوقات وجود دارند و به عنوان خط مقدم دفاع محسوب می شوند. وقتی که بر این موانع غلبه شد، دفاع های القا شده تحریک می شوند (شکل 1). این سیستم های دفاعی القا شده به این دلیل تکامل یافته اند که هزینه تخصیص منابع کم تری نسبت به صفات مقاومت ساختاری دارند (بولتو و همکاران 2006، بولتون و همکاران 2009). بر اساس اهداف این مقاله، مکانیسمهای دفاعی القا شده مستقیم و غیر مستقیم به پنج مقوله تقسیم میشود. در واقع، مکانیسم های دفاعی صرف نظر از مقوله های مربوطه، به عنوان یک پاسخ یکپارچه و هماهنگ عمل می کنند که با عوامل زنده و غیر زنده تنظیم میشوند (بولتو و همکاران 2006) یعنی پاسخ درخت شامل همه یا چندین مکانیسم در مقوله های زیر است:

- 1- دفاع شیمیایی القا پذیر: فعالیت سمی، انتی میکروبی، ضد غذایی و ضد گوارشی از طریق ترکیبات با وزن مولکولی پایین نظیر ترکیبات فنولیک، ترپنویید ها و الکالوئید ها
- 2- مکانیسم های دفاعی مبتنی بر پروتئین القا پذیر: فعالیت سمی، انتی میکروبی، ضد غذایی و ضد گوارشی از طریق پروتئین ها و پپتید ها برای مثال انزیمهای اکسیداتیو و هیدرولیتیک و مهار کننده های پروتئیناز هتند
- 3- مکانیسم های دفاعی آناتومیکی القا پذیر: موانع مکانیکی و ساختاری
- 4- مکانیسم های دفاعی غیر مستقیم و اکولوژیکی القا پذیر: جذب دشمنان طبیعی افات حشره ای
- 5- مکانیسم های دفاعی داخلی: تخصیص مجدد منابع برای رشد مجدد (تحمل)



شکل 1: دفاع مستقیم یک درخت (*Pinus sylvestris*) دارای اثر مستقیم نامطلوب بر روی گونه مهاجم است. دفاع های غیر مستقیم به جذب دشمنان طبیعی *Chrysonotomyia ruforum* متکی است.

1- مکانیسم های شیمیایی القا پذیر

ترکیبات با وزن مولکولی پایین در مکانیسم های دفاعی شامل متابولیت های ثانویه ای هستند که بر طبق مسیر های بیوسنتتیک خود طبقه بندی می شوند و شامل ترپنوئیدها (بیش از 40000 ساختار شناخته شده از مسیر ایزوپروپنویید، کیلینک و بلمان 2006)، ترکیبات فنولیک (بیش از 8000 ساختار شناخته شده از مسیر فنیل پروپانوئید، برنارد و باتستروپ سفور 2008) و آلکالوئیدها (بیش از 12000 ساختار مشخص از مسیر الکلوییدی فاکینی 2001) هستند. در برهمکنش های گیاه-پاتوژن، ترکیبات ضد میکروبی LMW که در صورت الودگی تولید می شوند به صورت فیتو الکسین توصیف می شوند (هامدت 1999)، در حالی که ترکیبات ضد میکروبی LMW موسوم به فیتو انتی سپین ها (وان اتن و همکاران 1994) هستند.

اولئورزین یک ترکیب پیچیده عمدتاً متشکل از مونوترپین ها و دی ترپین ها با مقدار کم سزکویی ترپین ها و سایر ترکیبات فنولیک می باشد (کیلینگ و بلمن 2006). در بسیاری از گونه های سوزنی برگ، بیوسنتز پیشرفته و انباشت اولئورزین ، از اجزای اصلی سیستم دفاعی شیمیایی القا شده در برابر پاتوژن ها هستند(فرانسی و همکاران 2005، کلپلین و بولمن 2006) این مایع ویسکوز در مجاری رزینی و ساختار های ترشحی اندام های برگ ، ساقه و سایر تولید می شود.

اولئورزین به عنوان یک توکسین مستقیم با برهم کنش با غشا های سلولی ارگانسیم های مهاجم عمل کرده و می تواند منجر به نشت سلولی کنترل نشده و در نهایت مرگ سلول شود. مهاجمان معمولاً در جریان اولئورزین دفع شده و یا در ترشحات با متبلور شدن زخم به دام می افتند.

ترکیبات فنولیک نظیر استیلین ها، فلاوونوئید ها، لیگنان ها و تانن دسته اصلی از ترکیبات دفاعی القا پذیر در بسیاری از گونه های چوبی (ویتزل و مارتین 2008) از جمله بازدانه ها(برای مثال اوکالیپتوس، ایلز و همکاران 2003، صنوبر ، تسای و همکاران 2006، بتولوس ، رانلا و همکاران 2008) و سوزنی برگان(کاج، بلادر و همکاران 2007، فرانشری و همکاران 2005) می باشند. با این حال، دفاع برای نقش مستقیم ترکیبات فنولیک در IR در سوزنی برگ ها محدود بوده و در برابر علفخواران نامتقاعد کنند است(مام و هیلکر 2006).

این ابهام برای گونه های راش، زبان گنجشک و صنوبر گزارش شده است که در آن ها ترکیبات فنولیک دسته اصلی از متابولیت های ثانویه در دفع است(تسای و همکاران 2006). شواهد اخیر نشان می دهد که همبستگی های بین عملکرد حشره و غلظت ترکیبات فنولیک منجر به نتایج پیوسته ای بدون اندازه گیری فعالیت پروکسیدان ترکیبات فنولیک نمی شود(رانلا و همکاران 2008). اکسیداسیون ترکیبات فنولیک منجر به تولید گونه های اکسیژن فعال می شود که تنش اکسیداتیو را در بافت های داخلی به دنبال دارد(باربرن و همکاران 2009).

2-دفاع های مبتنی بر پروتئین القا پذیر

خانواده های پروتئین های مربوط به پاتوژنز محلول (پروتئین های PR) شامل پروتئین ها(با وزن مولکولی کم تر از 100 کیلودالتون) هستند که در دفاع مبتنی بر پرتئین نقش دارند. از 17 خانواده پروتئین PR که اکنون طبقه بندی

شده اند (ناشناس 2009)، اکثریت به سرعت کاهش یافته اند که به طور سیستماتیک و محلی بوده اند. عملکرد و اهمیت بسیاری از پروتئین های PR در مقاومت واقعی به طور کامل تشریح شده است (وان لون و همکاران 2006). اعضای خانواده PR-3 فعالیت های ضد میکروبی برون تنی را با تاثیر گذاری بر دیواره سلولی قارچی یا یک پارچگی غشایی نشان می دهند. سایر پروتئین ها نظیر پروتئین های PR6 (مهار کننده های پروتیناز) حشرات علفخوار و نماتد ها و نیز پاتوژن ها با اختلال در فعالیت انزیمی گوارشی را هدف قرار می دهند (جانگسما و بیکوبلدر 2008).

مطالعات نسبتا کمی بر روی انباشت پروتئین PR در سوزنی برگ ها صورت گرفته است. اکثریت آن ها بر انباشت القا شده پروتئین های PR (پروتئین های شبه تاماتین PR-5)، پیگوت و همکاران 2004، ریبونوکلتاز (PR10) ليو و همکاران (2003) تاکید داشته اند. ناگی و همکاران (2004) نشان داده اند که عفونت با قارچ پوسیدگی ریشه Rhizoctonia موجب افزایش سیستماتیک و محلی در فعالیت پروکسیداز PR9 و کیتیناز PR3 در *Picea abies* شش هفته ای شده است (صنوبر نوژی).

پروتئین های تحریک شده با زخم تحریک شده و انباشته شده پس از حمله حشرات به مهار کننده های پروتیناز، پروتئاز های سیستمین، لکتین ها، لیپو اکسیژناز ها و اکسیداز های پلی فنول می باشند (PPO) رانا و همکاران 2008). هر پروتئین دفاعی فعالیت های سمی و ضد غذایی را اعمال می کنند (هاو و جاندر 2008). به طور اخص، PPO موجب کاهش جذب امینو اسید ها با کاتالیز اکسایش ترکیبات ارتودیفینولیک به کوینون ها می شود که با پروتئین ها در روده حشره پیوند برقرار کرده و موجب غیر قابل هضم شدن آن ها می شود (فلتون و همکاران 1992). فعالیت های دفاعی پروتئین های القا پذیر از جمله PPO، اندو کیتیناز و مهار کننده های پروتئاز کونیتز در برابر افات حشره ای مختلف در صنوبر مطالعه شده است (فیلیپ و بولمن 2007). نرخ رشد لارو *Malacosoma disstria* (پروانه های جنگلی) در صنوبر تراریخته بیان کننده ژن PPO برگی در مقایسه با لارو های تغذیه کننده روی برگ های شاهد کاهش می یابند اگرچه این بستگی به زمان بندی تفریح تخم دارد (وانگ و کانستابل 2004). مطالعه اخیر توسط باربن و همکاران (2007) به این نتیجه رسیدند که اثر بخشی PPO به عنوان دفاع مستقیم در برابر پروانه ها ضعیف تر از دو پروانه *Lymantria dispar* و *Orgyia leucostigma* می باشند.

3- مکانیسم های دفاعی اناتومیکی القا پذیر

فورا پس از حمله، گیاهان اغلب به طور محلی با اصلاح دیواره های سلولی پاسخ می دهند (هاکلو 2007). پاپیله ها معمولا ساختار های دفاعی ساده و موضعی هستند که در محل نفوذ پاتوژن ایجاد می شوند (هاکلورن 2007). پاپیله ها معمولا متشکل از کالوس هستند ولی نمونه های دیگری از ماتریس های شبه پکتین وجود دارند (بانلو و همکاران 1991) و ترکیب آن ها با رسوب ترکیبات فنولیک، لیگنین، چوب پنبه و سیلیکون اکسید اصلاح می شود و با گلیکوپروتئین های هیدروکسی پرولین غنی سازی می شوند (هامشیدت و نیکلسون 1999) چوب پنبه ای شدن و لیگنیلکاسیون دیواره های سلولی نقش مهمی در تقویت دیواره سلولی دارند و تشکیل یک بافت نفوذ ناپذیر در برابر اب دده و زخم را از سلول های سالم اطراف جدا می کنند (ایلز و همکاران 2003).

یک فرم شناخته شده از اصلاح اناتومیکی تشکیل مجاری رزینی تروماتیک در اوند چوبی و ابکش گونه های سوزنی برگ می باشد (کروکن و همکاران 2008). TRD ها با القای بیوسنتز ترپن ها و افزایش جریان رزین در 2-3 هفته پس از حمله مهم است (لاکی و همکاران 2005).

تشکیل پری درم زخم (نکروفیلاکتیک) به خصوص سرعت تشکیل آن به عنوان یک مکانیسم مقاومت مهم به حشرات تغذیه کننده از اوند ابکش (سوسک ها، دان و همکاران 1990)، میکروارگانیزم های حمله کننده به اوند ابکش (ساقه خوار ها، ایلز و همکاران 2003) و بیماری های لکه برگی قارچی (بیماری برگی *Mycosphaerella*، اسمیت و همکاران 2007) در نظر گرفته شده است. پری درم زخم که در مرز های منطقه آسیب دیده تشکیل می شود مانع از توسعه یک ارگانیزم کلونیزه می شود (کپسوله سازی لارو حشره) و موجب استقرار یک مانع سطحی نفوذ ناپذیر می شود (رابینسون و همکاران 2004).

4- مکانیسم های غیر مستقیم یا اکولوژیکی القا پذیر

مکانیسم های گیاهی غیر مستقیم از طریق بهبود برهم کنش های تریتروفیک از گیاه محافظت می کنند (هیل 2008). آن ها شامل تغییرات میزبان های شیمیایی و مورفولوژیکی است که دشمنان طبیعی را جذب می کنند (شکارچیان و یا انگل ها). شکل اصلی مکانیسم دفاعی القا پذیر، حذف ترکیبات الی فرار گیاهی ($VOCS; < 300$)

(Da) می باشد. VOC ها که در پاسخ به حمله توسط علفخواران و پاتوژن ها ازاد می شود، به عنوان مواد شیمیایی در روابط بین گیاه- علفخوار و گیاه-گیاه عمل میکنند (دیک و همکاران 2009). نکته جالب این که برخی از مطالعات اولیه بر روی مواد فرار میزبان القا شده شامل درختانی نظیر *Populus · euroamericana*, *Acer saccharum* و *Alnus glutinosa* میباشد (بالدوین و شولتز 1983، تشکر 2001).

VOC های القا شده به عنوان هورمون های گیاهی (ترکیبات عمل کننده به عنوان سیگنال های داخل گیاهی) برای تحریک پاسخ دفاعی در بخش های سالم گیاهان عمل می کنند (فراست و همکاران 2008). فراست و همکاران (2007-2008) نشان داده اند که VOC ها (استات سیس-3- خگزنیل) توسط برگ های زخمی شده توسط علفخواران و یا برگ های زخمی شده طبیعی ترشح می شوند

VOC های القا شده به عنوان فرمون های گیاهی (ترکیباتی که به عنوان سیگنال های بین گیاهی عمل می کنند) برای گیاهان سالم و شاهد برای پاسخ سریع تر به حملات آینده علفخواران عمل می کنند. گیاهان بیان قابل تشخیص صفات دفاعی را در نبود چالش نشان می دهند. در عوض آن ها سریع تر در صورت حمله شدن پاسخ می دهند. (کارت و همکاران 2006). پس از حمله، گیاهان طیف وسیعی از پاسخ های دفاعی را نشان می دهند نظیر افزایش بیان ژن های دفاعی در *Nicotiana attenuate* (تنباکوی وحشی) (کاربا و همکاران 2000). شواهد مربوط به این سیگنالینگ تریترفیک برای درختان گزارش شده است. رادس (1983) گزارش کرده است که درختان بید سالم که در نزدیکی مناطق افت زده زندگی می کنند دفاع شیمیایی به لارو های *Hyphantria cunea* نسبت به شاهد نشان می دهند. مطالعات میدانی نشان داده است که میزان علفخواری بر روی درختان *Alnus glutinosa* زمانی کم تر بود که نزدیک به گونه های آسیب دیده زندگی می کردند (دالچ و تراکنک 2000).

در نهایت VOC های القا شده منجر به دفاع غیر مستقیم با جذب دشمنان طبیعی نظیر شکارچیان (شگرد و همکاران 2005) و انگل واره ها (هیلکر و همکاران 2002) شده است یک مثال از برهم کنش زیر زمین، ازاد شدن VOC ها از ریشه *Thuja occidentalis* در صورت حمله *Otiorhynchus sulcatus* است. اینمواد فرار قادر به جذب *Heterorhabditis megidis* می باشد که از شکارچیان *O. sulcatus* (وان تل و همکاران 2001). یک

مثال از برهم کنش هوایی، آزاد شدن مواد فرار از برگ های سوزنی کاج پس از تخم گذاری توسط *Diprion pini* است (هیلکر و همکاران 2002). این VOC های تحریک شده با تخم گذاری که با غلظت بالای سزکویی ترین ها همراه است موجب جذب انگل واره های تخم (مام و همکاران 2003) همراه است.

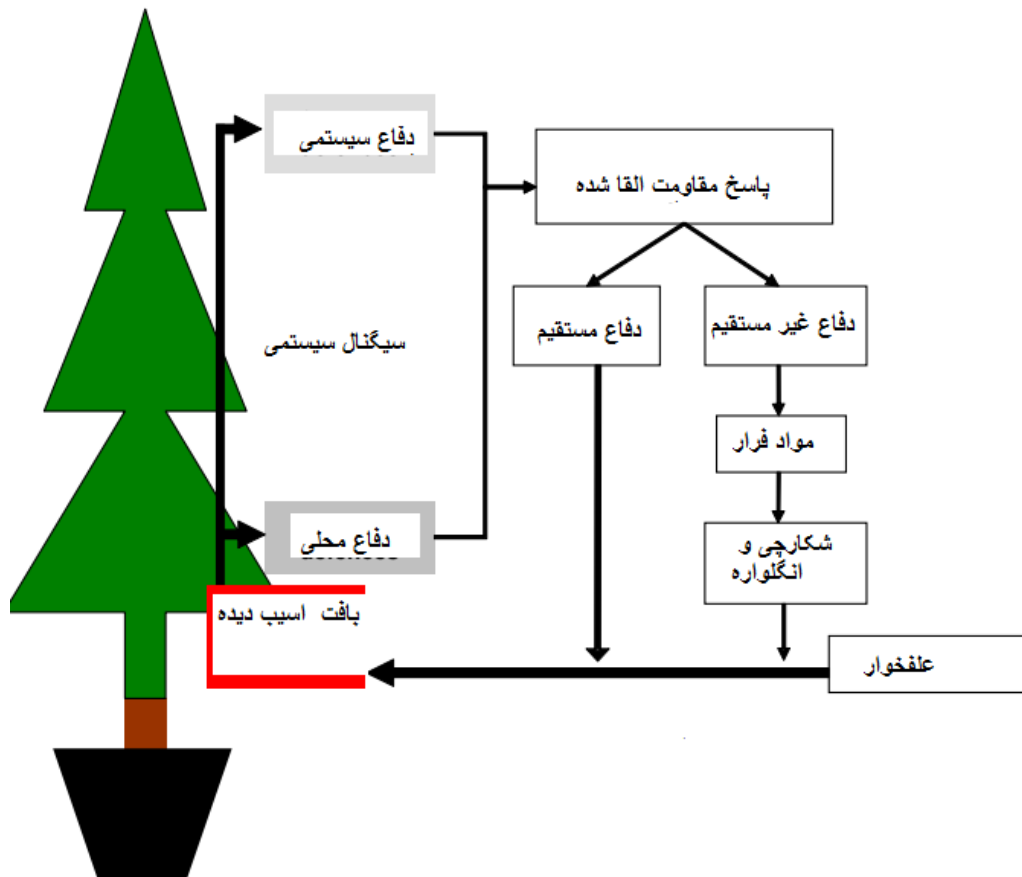
5- مکانیسم های دفاعی داخلی القا پذیر

گیاهان اثرات تناسب منفی بافت ها که با پاتوژن ها به حداقل می رسند را با فعال سازی فرایندهای فیزیولوژیکی که امکان جبران کاهش در ظرفیت فتوسنتزی را می دهد به حداقل می رسانند. این ها موسوم به مکانیسم های دفاعی داخلی هستند. برخلاف مقاومت میزبان، دفاع داخلی مستقیماً بر روی عملکرد عوامل زنده اثر دارد. برای مثال، در برهم کنش های حشره-میزبان، مقاومت گیاه باعث می شود تا گیاهان از جمعیت های علفخواران مشابه با میزبان حساس بدن کاهش در توان گیاه پشتیبانی کند (کاربان و بالدوین 1997، هاجیکلا و کاریشوا 2000).

مکانیسم های مقاومت در صورت حمله توسط علفخواران برگ خوار و یا پاتوژن های برگی مشترک هستند. این موارد شامل تنظیم افزایشی سرعت فتوسنتز در برگ های سالم است (کونتین و همکاران 2010)، تغییر در الگوی رشد به نفع رشد برگی (فراست و هانتز 2008) و تغییرات در الگوی تغییرات منابع و بین اندام های فوقانی و زیر زمینی را در پی دارد. دومی می تواند با تخصیص ذخایر از بافت های ذخیره شده یا بسیج منابع به ذخیره سازی موقت در اندام هایی که کمتر آسیب پذیر هستند (مانند سیستم ریشه) به دست آورد (فراست 2008). به طور خلاصه، این تغییرات توانایی گیاه را برای تحمل حملات پاتوژن و گیاهخواری بالا می برد. با این حال، در بعضی موارد چنین توزیع مجدد منابع می تواند منفی باشد. برای مثال، در برخی از تعاملات گیاهان حشره ای، گیاهانی می توانند سبب جبران سازی دوباره گیاه شوند که اغلب با افزایش کیفیت یا کمیت غذا در معرض تاثیر مثبت بر روی دیگر حشرات گیاه علفی تاثیر می گذارد (، التزومی 2008). بنابراین، گیاهخواری حشره ای که سبب رشد گیاهان میزبان می شود، می تواند حساسیت آنها نسبت به گیاهخواران حشره ای که در زمان بعد ظهور می کنند، افزایش دهد.

3- القای سیستماتیک مقاومت

مقاومت القا شده در محل حمله اولیه (دفاع محلی) عمل می کند و یا در بخش های دور دست گیاهان و یا در کل گیاه رخ می دهد (دفاع سیستمیک) (شکل 2).



شکل 2: مروری بر دفاع های سیستمی و محلی در برابر عوامل زنده . در این مورد میتوان به علفخوار حشره در سوزنی برگان اشاره کرد

جدول 1: اشکال مختلف مقاومت القا شده سیستمی در برهم کنش های گیاه-گیاه و گیاه-حشره

منبع	مولکول های سیگنالینگ درون زا	گیاه	نوع SIR	عامل القا گر
وان لون 1998	SA	علفی	SAR	پاتوزن های عامل HR
بلو 2001	ناشناخته	سوزنی برگ	SIR	پاتوزن های نکروتیزه کننده
وان لون 2007	JA-ET	علفی	ISR	ریزوباکتری ها

قارچ ها و میکوریزا	ISR	علفی	JA-ET	وان ویز
زخم	ناشناخته	علفی	ناشناخته	وان ویز
علفخواران	مقاومت مستقیم	غیر	گونه های درختی	لر 2008

HR، پاسخ حساسیت؛ SAR، مقاومت در برابر سیستمیک؛ ISR، مقاومت سیستمیک القا شده؛ IR، مقاومت القاء شده؛ SA، اسید سالیسیلیک؛ JA، اسید جاسمونیک؛ ET، اتیلن.

تصور می شود که پاسخ های میزبان سیستماتیک از طریق یک یا چند مولکول سیگنال دهنده از طریق گیاه فعال می شوند و ممکن است به مقاومت القا شده سیستمیک (SIR) منجر شوند (کاک 1998). تا به امروز، حداقل هفت نوع SIR توصیف شده است (جدول 1). در مورد پاتوژن های ناشی از ضایعه های نروماتیک که باعث پاسخ حساسیت و بیان سیستمیک ژن های PR می شوند، این پدیده به عنوان مقاومت دریافتی سیستمیک یا SAR شناخته می شود. درختان، SIR نیز در پاسخ به پاتوژن های غیرقابل رشد تولید می شود، اما با توجه به اینکه هیچ چیزی در مورد سیستم سیگنال درگیر وجود ندارد، این نوع SIR متفاوت از SAR دیده می شود (بلو 1998) همچنین می تواند توسط میکروارگانیزم های ریزوسفر بوجود آید، در این صورت آن به عنوان مقاومت سیستمیک القا شده (ISR) شناخته می شود، اما بر خلاف SAR، ISR با القاء ژن های PR ارتباطی ندارد (وان لون 2007). ISR با کلونیزاسیون ریشه های گیاه با سویه های ازاد زی، ریزوباکتری های بهبود دهنده رشد و غیر پاتوژنیک (PGPR) (لادن 2007) و قارچ های بهبود رشد گیاهی (PGPF) نظیر تریکودرم، پنسیلی.م GP16-2 و روما (حسین 2008) مرتبط است. گیاه خواران حشرات نیز برای ایجاد SIR شناخته شده اند، اما در مورد حشرات، این نوع از لحاظ تاریخی به تعریف عمومی IR اطلاق شده است و شامل مقاومت مستقیم و غیر مستقیم است (کسلر 2002). دیگر گونه های کمتر مطالعه شده از SIR گزارش شده است، از جمله کسانی که ناشی از زخم (چازوت و همکاران، 2008) و قارچ های میکوریزا یا انتی میسیت ریزوسفر (Lehr و همکاران، 2008) (جدول 1). است در نهایت نتیجه دیگری از تعامل میزبان و پاتوژن / آفات یکی از حساسیت های القا شده به سیستم است (SIS) و در مقابل SIR، فنوتیپ های SIS با

کاهش مقاومت در برابر حملات بعدی به بخش های دفاعی یک گیاه مشخص می شود. فنوتیپ های SIS در گیاهان و گیاهان علفی گزارش شده است (سیمون و هلیکر 2003، کوی و همکاران 2005، بلادجت و همکاران 2007، بانلو 2008).

1-SIR و SIS در درختان

لازم به ذکر است که شناسایی SIR در برابر پاتوژن های ساقه و شاحه در درختان بر اساس گونه های سوزنی برگ بوده است و اطلاعات مشابه برای گونه های نهان دانه وجود ندارد (جدول 2). بانلو همکاران (2001) SIR را در برابر پاتوژن های ساقه خوار گزارش کرده است. درختان *P. radiata* که به شدت تحت تاثیر ساقه خوار قرار گرفته است به مدت چندین سال عاری از بیماری بوده است (گوردون و همکاران 2001). متعاقبا SIR ساقه خوار در زیر مجموعه ای از درختان سالم با چالش مستقیم با پاتوژن تایید شده است (گوردون 2006).

مقاومت القا شده سیستمی نیز در فتوسیستم مدل درختان، *Pinus nigra* کاج استرالیایی اثبات شده است. کاج های جوان استرالیایی تلقیح شده در اوند ابکش ساقه با پاتوژن ساقه خوار گونه ها وجود دارد. این پدیده نشان می دهد که سیگنال های مولولی در درخت برای تحریک پاسخ های SIR حرکت می کنند (بلادجت و همکاران 2007). به علاوه نشان داده شده است که مسیر و برابند مقاومت این برهم کنش ها وابسته به اندام است (بلادجت 2007). تلقیح نهال های کاج استرالیایی با *D. pinea* *D. scrobiculata* منجر به فنوتیپ های سیستماتیک متناقض با SIR بافت ساقه ولی با SIS نوک ساقه شده است (بلادجت 2007). مطالعات دیگر این پاتوسیستم مدل نیز نشان داد که SIR مشاهده شده در ساقه با پاسخ یکپارچه میزبان میزبان همراه با تغییرات تشریحی و بیوشیمیایی مشخص شده است، از جمله افزایش رسوب لجن، انباشت برخی ترکیبات فنول محلول (بلتدج و همکاران، 2007؛ والیس 2008)، پروتئین ها (وانگ و همکاران، 2006) و القاء TRD و جریان رزین (لاچی 2005).

جدول 2: نمونه های انتخاب شده از مقاومت سیستمیک منجر شده (ISR)، مقاومت القایی سیستمیک (SIR) یا

حساسیت القایی سیستمیک (SIS) در برابر گیاهخواران حشرات و بیماری های موجود در درختان

گونه میزبان	عامل زنده	پاسخ	منبع
-------------	-----------	------	------

Christiansen et al. (1999)	to <i>C. polonica</i>	<i>eratocystis polonica</i>	<i>Picea abies</i>
Rebak & Carey (2000)	to <i>Cronartium quercuum</i> <i>γ. fusiforme</i>	<i>acillus pumilus</i> and <i>Serratia marcescens</i> (PGPR)	<i>Pinus taeda</i>
Donello et al. (2001)	to <i>F. circinatum</i>	<i>Lasium circinatum</i>	<i>Pinus radiata</i>
McNee et al. (2003)	to <i>Ips paraconfusus</i> (in logs)	<i>Heterobasidion annosum</i>	<i>Pinus ponderosa</i>
Johnson & Hilker (2003)	to <i>Melampsora allii-fragilis</i>	<i>Laetisporium versicolora</i>	<i>Salix × cuspidata</i> (hybrid)
Woodgett et al. (2007)	in main stem but SIS in shoots <i>D. pinea</i>	<i>Ipodiplosis pinea</i> and <i>D. scrobiculata</i>	<i>Pinus nigra</i>
Eyles et al. (2007)	stress-induction of SIR to <i>D. pinea</i>	<i>Ipodiplosis pinea</i> and <i>Neodiprion sertifer</i>	<i>Pinus nigra</i>
Wedjemark et al. (2007)	to <i>H. parviporum</i>	<i>Heterobasidion parviporum</i>	<i>Picea abies</i>
Donello et al. (2008)	to <i>D. pinea</i>	<i>Heterobasidion annosum</i>	<i>Pinus pinea</i>
Chen et al. (2008)	to <i>Heterobasidion abietinum</i> 331	<i>Leptomyces</i> sp. GB 4-2	<i>Picea abies</i>

برهم کنش های گیاه-میکروب و گیاه- علفخوار توسط رشته های مختلف بررسی شده است. توجه زیادی به هم پوشانی رشته ها و بررسی پاسخ های گیاهی القا شده به دو یا چند عامل زنده در فرمانرو های مختلفی صورت گرفته است (وان استن و همکاران 2008). تداخل بین مسیر های سیگنالینگ مولکولی منجر به ایجاد اثر متقابل و یا برهم کنش های مثبت و منفی شده است (بسوتک 2005). به عنوان مثال، گونه های مخروطی که به طور قابل توجهی مبتلا به بیماری های ریشه هستند (به عنوان مثال درختان علائمی) بیشتر مستعد ابتلا به سرطان و مرگ و میر فوری ناشی از سوسک کوسه هستند (رافا 2000). تلقیح ساقه با پاتوژن قارچی ریشه و پوسیدگی، *Heterobasidion annosum*، همچنین ES را در مقابل *D. pinea* در *P. pinea* (کاج ایتالیایی) ایجاد کرد (بانلو و همکاران، 2008). SIR کامل گیاهی در یک درخت بوسیله پاتوژن قارچی در برابر حشرات نابودگر ایجاد شده است و برعکس، در ابتدا با استفاده از مواد غذایی متغیر، برای اولین بار توسط Eyles و همکاران گزارش شد. (2007). در این مطالعه 2 ساله، *P. nigra* / *D. Pinea* / *Neodiprion sertifer* (کاج اروپایی) مدل نشان داد که عفونت قارچی SIR در برابر حشرات برگ خوار در تمام محیط های مغذی در سال اول تنها باعث شد. در مقابل، نقص آفات حشرات باعث شد SIR در برابر قارچ بعد از آن فقط در سال دوم منجر شود. با این وجود، عفونت قارچی هر ساله علیه قارچ مشابهی ایجاد می کند. این نتایج نشان می دهد که القای SIR در *P. nigra* به این عوامل بیوتیک می تواند در سال نامتقارن باشد و بین سال های متغیر باشد. مطالعات دیگر اثر مستقیم SIR ناشی از پاتوژن

بر حشرات و بالعکس در گیاهان جنگلی را مورد بررسی قرار داده و نتایج متضادی را گزارش کرده اند. کوز و همکاران دریافتند که عفونت *Larix decidua* (لارو) با آسیب شناسی قارچی *Mycosphaerella laricina* باعث کاهش سیستمیک در کیفیت میزبان برای *Pristiphora erichsonii* (sawfly) می شود. سیمون و هیلکر (2003) برخی شواهد را ارائه دادند که تغذیه توسط لاروهای *Plagiodera versicolora* باعث افزایش حساسیت سیستمیک به عفونت توسط پاتوژن زنگ *Melampsora allii-fragilis* می شود.

IR-2 القا شده توسط علفخوار

حمله قبلی توسط علفخوار حشره منجر به حفاظت سیستماتیک در گیاه در برابر حمله کننده دوم می شود به خصوص زمانی حمله اولیه اثری روی رشد گیاه نداشته باشد (کاربان و بالدوین 1997، هاو و جادر 2008). تغییرات ایجاد شده در گیاهان در مقاومت به گیاه می تواند در عرض چند ساعت، روز یا هفته ای از حمله اولیه (مقاومت القایی سریع، RIR) و یا در گونه های طولانی مدت مانند درخت ها، در زمان های طولانی تر (مقاومت ناشی از تاخیر، DIR) رخ دهد (هانکی 1990) مطالعات انجام شده در زمینه پاسخ گیاهان سبز به مقاومت در برابر علف های هرز گونه های درختی ناسازگار است. RIR و DIR ناشی از تفرق به فولیون ها برای گونه *Betula spp* مشخص شده است. (خاک و خاک) (رانولا و همکاران، 2008)، *Larix decidua* (کاشت) (کراس و همکاران 1992) *Pinus resinosa* (کاج قرمز) کراس و همکاران 1992 *Pinus contorta* *Quercus rubra* (بلوط قرمز) (رادن و همکاران 2008) *Populus tremuloides* و *Eucalyptus globulus* (آبی) (رچلی و همکاران) در موارد دیگر، اختیاری قبلی هیچ تأثیری نداشت و یا کیفیت میزبان را برای ورزشکاران افزایش نداد (لیتیک 1994). عوامل دیگری که به عنوان منبع تغییر در بیان واکنش های القا شده از گونه های درخت ذکر شده شامل زمان بندی و شدت تبخیر، سن شاخ و برگ و درختان و همچنین فنولوژی و رفتار گیاهخواران است.

علفخواری منجر به تغییرات بزرگ مقیاس در بیان ژن می شود. برای مثال در *Populus trichocarpa* *deltoides*، برآورد شده است که 11 درصد ترانسکریپتوم با یک پروانه جنگلی اصلاح می شود (رالف و همکاران 2006). یکی از ویژگی های رایج حشرات بر خلاف پاتوژن ها، درجه آسیب مکانیکی است و مطالعات بسیاری بر

سیگنال هایتنظیم کننده تولید شده به دلیل زخم شدگی تاکید کرده اند. با این حال، این تحقیقات منجر به نتایجی نشده است که منعکس کننده پاسخ واقعی به حشره باشد.

یک ویژگی مشترک از تغذیه حشرات (بر خلاف حملات پاتوژن) به میزان آسیب مکانیکی است و مطالعات بسیاری بر روی سیگنال های نظارتی تولید شده در اثر زخم مصنوعی متمرکز شده است. با این حال، چنین تحقیقاتی ممکن است نتایجی که نتایج واقعی را به یک حشره بازتاب می دهد نمی دهد. گیاهان می توانند گیاهخواری حشرات را از زخم های تجربی با الگوهای مختلف زمانی و فضایی آسیب های طبیعی و مصنوعی جدا سازند (میتفور 2005). علاوه بر این، نوع تغذیه (به عنوان مثال، جویدن و مکیدن) و ترکیب ترشحات دهانی (بزاغ) ممکن است پاسخ خاص گیاه میزبان را تعیین کند. به طور خاص، مشتقات مشتق شده از حشرات تولید شده در طی تغذیه نشان داده شده است که پاسخ های مستقیم و غیر مستقیم دفاعی را مطرح می کنند، همانگونه که با تغییرات بیان ژن و پروتئین و تولید VOC ها و دیگر متابولیت های ثانویه شناسایی شده است (فلوتن 2008). تا به امروز، کار بر روی ترشحات دهانی و بزاغ محدود به لاروهای لیدپرتان و خصوصیات شیمیایی این گروه است و تحقیق در مورد گروه های حشرات دیگر به سختی آغاز شده است. چندین گروه از اسیستیک ها در ترشحات دهانی لاروهای لیدپیانیک مانند آنزیم های لاتینی مانند b-glucosidase (ماتریس و همکاران 1999) اسید آمینه های اسید چرب امگا 3 به عنوان مثال، Alborn (Alborn، مثال، volicitin (N- (17 hydroxylinolenoyl) -L -glutamine) و همکاران، 1997؛ ، میجر 2006)، و اخیراً، قطعات پپتیدی کلروپلاستی به نام Inceptins (شملز و همکاران، 2006). با این وجود، آنزیم دیگری که گلوکز اکسیداز موجود در غلظت های بالا در ترشحات دهانی اسپرم *Helicoverpa* یافت می شود، ممکن است به عنوان یک استراتژی مبارزه با دفاعی عمل کند (مازلز 2006).

3-IR به واسطه اندوفیت

علاوه بر پاتوژن های قارچی، گونه های قارچی همزیست موجب تعدیل IR در گیاهان میزبان می شوند (وانویز و همکاران 2008). نشان داده شده است که قارچ های متقابل مانند قارچ های میکوریزا و PGPF در ISR دخیل هستند (جدول 1) و به همین ترتیب، همکاران قارچی اندوفیتی نشان داده اند که مقاومت میزبان افزایش یافته است

(کاگل 2008) قارچهای اندوفیتی (همزیست ها که در داخل گیاه زندگی می کنند بدون ایجاد بیماری) در تمام گونه های گیاهی مورد مطالعه تا به امروز یافت می شوند (کاگل 2008) و می تواند نقش مهمی در پرورش گیاهان برای IR داشته باشد و یا برعکس، در برخی موارد، حساسیت القاء شده است.

قارچ های اندوفیتیک موجب بهبود مقاومت در گونه های درختی مختلف می شوند (ارنولد و همکاران 2003، گانلی و همکاران 2008، ساور و همکاران 2008). آرنولد و همکاران 2003 نشان داده اند که تلقیح برگ های بدون اندوفیت با اندوفیت های ایزوله شده با میزبان های بدون علایم موجب کاهش نکرور برگ و مرگ برگ ها در *Theobroma cacao* می شود. به طور مشابه گانلی و همکاران (2008) نشان دادند که اندوفیت های قارچی از *Pinus monticola* در افزایش بقا در گیاهان میزبان موثر بود. به طور ویژه نهال های تلقیح شده با اندوفیت های قارچی عمر طولانی از نهال های بدون اندوفیت دارند و کاهشی را در شدت بیماری نشان دادند. این مقاومت به مرور زمان موثر بود (گانلی 2008).

4- شبکه های سیگنالینگ دفاعی

ماهیت SIR نشان می دهد که سیگنال بایستی به دلیل حمله و انتقال در گیاه تولید شود موجب فعال سازی بیان و پرایمینگ عوامل القا پذیر در مکان های دور دست در بافت ها می شود. مدلی که از مطالعات در گیاهان علفی شکل گرفته است این است که یک شبکه غیر خطی از مسیرهای سیگنالینگ همپوشانی، سینرژیک یا آنتاگونیستی مرتبط با حلقه های بازخورد مثبت و منفی است که پاسخ میزبان را به تهدیدات مختلف زیستی متصل می کند. به نظر می رسد این روش های تنظیم کننده توسط اسید جاسمونیک (بالبنی و دوتو ، 2008)، اسید سالیسیلیک و اتیلن (ET) (Broekaert و همکاران، 2006؛ فون دال و بالدوین ، 2007) (جدول 1). هورمون های دیگر مانند اسید واکنش دهنده همچنین می توانند نقش مهمی در جذب IR داشته باشند، اما اهمیت آنها کمتر شناخته شده است (مالچ 2005). چندین بررسی بسیار عالی در این سیگنال هورمون، که نشان می دهد که آنها تا حد زیادی در مقدار، ترکیب و زمان بندی و نتیجه متفاوت در فعال شدن مجموعه های مختلف از پاسخ های دفاعی وجود دارد (پریست و همکاران، 2009؛ ولت و همکاران، 2009). بسیاری از سوالات هنوز در مورد ماهیت دقیق سیگنال های تلفن همراه

درگیر هستند. به عنوان مثال، آیا تجمع سیستمیک واسطه های مولکولی که قبلا ذکر شده، حاصل از سنتز دی نوو در برگ های آسیب دیده یا از حمل و نقل از منبع آسیب دیده است؟ تحرک فلونوم و فعالیت سیگنالینگ سیستمیک فیتوهورمونهای خارجی، از فرضیه دوم حمایت می کنند. آزمایش های پیوند شده اخیر با استفاده از پروتئین 2 اتصال سالیسیلیک اسید به روستای خاموش شده مشتمل بر سالیسیلات متیل سالیسیلات (MeSA) به عنوان سیگنال تلفن همراه SAR در توتون (پارک و همکاران، 2007)، اگر چه در *MeSA. Arabidopsis* به نظر نمی رسد نقش مهمی داشته باشد. (اتاران و همکاران 2005).

1- مولکول های سیگنالینگ در درختان

درک مکانیستی سیگنالینگ از مطالعات با استفاده از غربال های جهشی سیستم های علفی مشتق شده است. اطلاعات اندکی در خصوص فعالیت سیگنالینگ برای SIR در درختان وجود دارد زیرا موتانت های بیوسنتتیک برای گونه های چوبی قابل دسترس نمی باشند. شواهد کنونی و محدود نشان می دهد که SIR در مخروط ها می تواند توسط مولکول های سیگنالینگ که حداقل تا حدی متفاوت از سیستم های گیاهی است، متمایز باشد (پلنو 2006). به عنوان مثال، تجمع SA با تغییرات ترکیب فنلیک سوزن های نشاسته *P. sylvestris* (محلی و سیستمیک) (بنلو 1993) یا پاسخ به پاتوژن ریشه در *P. ponderosa* (بنلو 2003) یا عفونت *D. pinea* در *P. nigra*، نشان داده شده است که JAS اندوژن در *P. pinaster* (کاج دریایی) در واکنش به استرس آب سرد و آب جمع می شوند (پیدرونی 2008)، اما در مورد نقش احتمالی JAS درونی در SIR مخروط، هیچ اطلاعاتی وجود ندارد.

جدول 3: نمونه های منتخب از مقاومت القا شده با کاربرد برون زای تحریک کننده در گونه درختی

گونه میزبان	مولکول سیگنالینگ	پاسخ	منبع

Hudgins et al. (2003); Hudgins et al. (2004)	پاسخ های آناتومیکی کاهش بقای لاروی در داسرینا مارگیناتوکنز	MeJA	<i>Pseudotsuga menziesii</i> <i>Picea pungens</i> <i>Larix occidentalis</i> <i>Pinus monticola</i> <i>Taxus brevifolia</i> <i>Salix viminalis</i>
Ollerstam & Larsson (2003)	تولید ET	SA	
Hudgins & Franceschi (2004)	افزایش مقاومت به تلقیح مصنوعی با فوزاریوم	MeJA ET MeSA Chitosan	<i>Pseudotsuga menziesii</i> and <i>Sequoiadendron</i> <i>giganteum</i> <i>Pinus radiata</i>
Reglinski et al. (2004)	تغییرات سریع القا شده در انتقال کربن		
Babst et al. (2005)	افزایش مقاومت به <i>Hylobius</i>	JA	<i>Populus tremuloides</i>
Heijari et al. (2005) Huber et al. (2005)	<i>abietis</i> تغییرات القا شده در آناتومی و شیمی	MeJA MeJA	<i>Pinus sylvestris</i> <i>Pseudotsuga menziesii</i>
Miller et al. (2005)	ترین	MeJA	<i>Picea sitchensis</i>
Erbilgin et al. (2006)	پاسخ های دفاعی مشابه	MeJA	<i>Picea abies</i>
Zeneli et al. (2006) Krokene et al. (2008) Major & Constabel (2007) Moret & Munoz (2007)	کاهش کلونیزاسیون تیپوافوس افزایش مقاومت به <i>C. polonica</i> سیگنالینگ دفاع سیستماتیک	MeJA MeJA MeJA 5-chloro-SA	<i>Picea abies</i> <i>Populus hybrid</i> <i>Pinus halepensis</i>
Cooper & Rieske (2008)	افزایش مقاومت به عفونت	JA	<i>Castanea dentata</i> <i>Castanea mollissima</i>
Gould et al. (2008) Heijari et al. (2008)	مقاومت بالا به D.PINEA عدم تاثیر بر روی عملکرد علفخواران	MeJA MeJA	<i>Pinus radiata</i> <i>Pinus sylvestris</i>
Henery et al. (2008)	افزایش مقاومت به	MeJA	<i>Eucalyptus grandis</i>
Krokene et al. (2008)	<i>Ceratocystis polonica</i>	Oxalic acid	<i>Picea abies</i>

MeJA، متصل جاسمونات؛ SA، اسید سالیسیلیک؛ MeSA، متیل سالیسیلات؛ ET، اتیلن؛ JA اسید جاسمونیک.

با این حال، مطالعات مختلف در نبود سوزنی برگان زخمی نشان داده اند که مکانیسم های دفاعی می توانند با کاربرد برون زای هورمون های خاص نظیر جاسمونیک اسید القا شود (جدول 3). که نشان دهنده نقش بالقوه این مولکول ها در IR است. JA های خارجی باعث افزایش مقاومت موضعی به عوامل زیستی مانند *Hylobius abietis* (زیتی و همکاران، 2005)، *Ceratocystis polonica* (قارچ بلوزین) (زنیل و همکاران، 2006؛ کراکن و همکاران، 2008) و *Pythium Ultimum* (قارچ سفید ریشه) (کوزلاسکی و همکاران، 1999). کاربردهای خارجی متیل

جاسمونات (MeJA) موجب تشکیل TRD ها در گونه های مختلف مخروطی مانند *Picea abies* می شود. در کارهای جاری، استفاده از MeJA به پوست *Fraxinus mandshurica* (زبان گنجشک مانکوری) و *F. americana* (زبان گنجشک سفید) باعث انباشت ترکیبات فلومفنولی (جاستین وایتھیل و دیگران، منتشر نشده)، در حالی که استفاده از برگ های MeJA موفق به افزایش مقاومت میزبان در مقابل *Phytophthora cinnamomi* در چندین گونه اکالیپتوس نشد. (مک گامب 2008).

5- دیدگاه های آینده: IR چه نفعی برای مدیریت سیستم های جنگلی دارد؟

درختانی که در چشم انداز های شهری و کشاورزی یا در سیستم های جنگلی طبیعی رشد می کنند خدمات و کالاهای زیادی را برای رفاه انسان نظیر چوب، تنوع زیستی، خدمات ابخیزداری، کاهش آلودگی، ذخیره کربن چشم انداز های زیبا، تفریح و زیبایی شناسی ارابه می کنند. با تغییر سریع جهانی، ارائه خدمات از قبیل اکوسیستم درختان جنگل به طور فزاینده ای به تهدیدات مانند آلودگی، خشکسالی و آسیب های ناشی از آفات بیگانه بومی و تهاجمی مربوط می شود (داکس 2009). تهدید دوم اغلب توسط دو اولویت تقویت می شود. یک چالش عمده این است که گزینه های مدیریت جدید آفات برای سیستم های درخت جنگلی که مؤثر، محیط زیست پایدار و سازگار با نیازهای یک محیط نامشخص است، طراحی شود.

راهبرد های حفاظت درختی بر اساس اصلاح IR در مراحل اولیه توسعه مفهومی قرار دارند و شکاف های دانشی زیادی در خصوص مکانیسم ها و برایندها وجود دارد. در کشاورزی، کشف القا کننده های طبیعی و مصنوعی که تقلید از عملکرد سیگنال های طبیعی را موجب علاقه شدید به IR به عنوان یک استراتژی برای حفاظت از محصول (والاد و گودمن، 2004؛). به عنوان مثال، ترکیبی مصنوعی، *acibenzolar-S-methyl* (به صورت تجاری به عنوان Actiguard یا Bion به فروش می رسد)، یک آنالوگ عملکردی SA، می تواند آغازگر برای افزایش فعال سازی پاسخ های دفاع و مقاومت به پاتوژن های قارچی و باکتریایی در محصولات مختلف (استاب 2007) بسیاری از ترکیبات حفاظت کننده گیاهی شناسایی شده اند که هر دو اثر مستقیم بر پاتوژن و فعالیت القا کننده اولیه را ترکیب می کنند

گیاه و چندین فرمول تجاری جدید را به وجود آورده اند (جدول 4). به طور مشابه، شناسایی VOCs درگیر در دفاع غیر مستقیم القا شده و یا مشخص کردن مسیرهای مولکول سیگنالینگ درختان می تواند اهداف بالقوه برای توسعه تجاری متابولیت های کوچک زیست فعال باشد. این اکتشافها در بلندمدت میتوانند برای استفاده در سیستمهای جنگلی در سراسر جهان به عنوان محرکهای سلامت درختان محصور شوند. این مولکول های مصنوعی IR تولید کننده همچنین می تواند به عنوان ابزار غربالگری در برنامه های تولید سنتی، به ویژه آنهایی که تطبیق گونه ها یا ژنوتیپ ها را به شرایط سایت هدایت می کنند، مورد استفاده قرار گیرد. به منظور دستیابی به این اهداف، مشخص کردن مسیر سیگنالینگ درون زاء، مهمترین گام برای توسعه IR برای درختان است. در حالی که تحقیقات در محصولات علفی با استفاده از جهش های بیوسینتکتیو تسهیل می شود، این در اغلب درخت ها به آسانی قابل دسترس نیست، اما با استفاده از تکنیک های جایگزین، این چالش می تواند برطرف شود. به عنوان مثال، نظارت بر متابولیسم پس از اعمال بیرویه الایزیست ها (رابینسون 2007) ممکن است یک راه را برای شناسایی مولکول های کوچک در سیستم سیگنالینگ ارائه دهد. در دسترس بودن ژنوم صنوبر (تسکن و همکاران، 2006)، روشهای تحقیق جدیدی را در زیست شناسی دفاع درخت انجیر درخت ایجاد کرده است (رانالد 2009). علاوه بر این، فناوری RNAi همچنین ممکن است یکی از مهمترین ابزارهای موجود برای تجزیه و تحلیل عملکرد مسیرهای سیگنال ممکن باشد، اگرچه در حال حاضر چنین فن آوری احتمالاً تنها با گونه هایی مانند صنوبر که به طور گسترده ای در آزمایشگاه به کار می رود، امکان پذیر است (کولمن 2008). چنین پیشرفت ها به طور قابل ملاحظه ای سرعت کشف و تجزیه و تحلیل عملکرد ژن های مرتبط با دفاع و مقاومت در برابر عوامل زیستی را سرعت می بخشند (میچور و کانستابل 2006، رالف و همکاران 2007، فیلیپ 2007).

تعادل بین مقاومت بیماری و هزینه های فعال سازی دفاعی در IR بایستی در نظر گرفته شود. منابع انرژی که در غیر این صورت برای رشد، توسعه و تولید مثل مورد استفاده قرار می گیرند به دفاع می پردازند (براکمن 2008). به عنوان مثال، استفاده از محیط زیست MeJA در نهال های *P. sylvestris* و درختان *P. abies* منجر به رشد 30 درصدی بلوک شعاعی در مقایسه با درختان کنترل شد (هیجری 2005). مقاومت بالا *P. radiata* به *D. pinea*

ناشی از استفاده از برگ های MeJA با کاهش میزان رشد گیاهچه در هفته دوم پس از درمان همراه بود (گولد و همکاران، 2008)، گر چه جوانه ها بهبود یافت و در نهایت میزان رشد آنها بیشتر از که از گیاهان کنترل است. هر سه مطالعه نتیجه گرفتند که کاهش مشاهده شده در رشد احتمالا یک اثر گذرا است و احتمالا تاثیر کمی در رشد درختان دراز مدت خواهد داشت، اما بازسازی ممکن است به طور مستقیم به مدت زمان IR افزایش یابد. مقاومت القا شده کنترل کامل آفات را فراهم نمی کند (والترز 2009) و بنابراین باید به شیوه ای هوشمندانه اعمال شود. سوال مهم در رابطه با کشاورزی متعارف اما "چقدر IR در این زمینه کار می کند؟" بسیاری از عوامل محیطی مانند عرضه مواد مغذی، دسترسی به آب و درجه حرارت وجود دارد که تاثیر آن را تحت تاثیر قرار می دهد و اثربخشی پاسخ های IR، صرف نظر از اینکه آیا IR توسط القایی، ترکیبات مصنوعی، آفات / پاتوژن ها یا سایر میکروارگانیسم ها ایجاد می شود. عوامل دیگری که احتمالا به لحاظ حیاتی هستند عبارتند از: زمان برنامه ریزی، ریسک پذیری گیاه درمان شده نسبت به دیگر پاتوژن ها یا گیاهان حشرات و مدت مقاومت القا شده. چنین خطرات نیاز به تحقیق بیشتری دارند و احتمال دارد که برای هر یک از سیستم های میزبان / آفات / IR مورد نیاز فردی ارزیابی شود

جدول 3: نمونه های تحریک های ترکیب سنتتیک و طبیعی

نوع تحریک کننده	گیاه حفظ شده	توضیح
Brotomax Agrometodos, S.A, Madrid, Spain	مرکبات	کمپلکس ریزمغذی شامل اوره، لیگنوسولفونات مس، منگنز لیگنوسولفونات و لیگنوسولفونات روی مقاومت در برابر Phytophthora را تحریک می کند
اجزای دیواره سلول قارچی	Pinus radiata	کیتین جزء اصلی دیواره سلولی بسیاری از قارچهای رشته ای است، در حالی که کیتوزان مشتق شده از دیاتاشیلیت کیتین است محصول تجاری: AlexaTM GlycoGenesys، بوستون، ماساچوست، ایالات متحده آمریکا (ماده فعال 4 درصد کیتوزان) باعث مقاومت و / یا فعالیت ضد قارچی مستقیم می شود
Imidaclopr	درختان و	محصول تجاری: کراپ ساینس ، آلبرتا، کانادا، Ptd با مسئولیت محدود،

ویکتوریا، استرالیا، Merit Bayer Crop Science، Victoria، Ptd Ltd، Australia باعث مقاومت و فعالیت حشره کش مستقیم می شود. یکی از محصولات مهم تخریب آن، 6 اسید کلرینیکوتینیک، ساختاری بسیار شبیه به INA دارد	علفی	id
Cis-jasmon (به طور ساختاری مربوط به JA و MeJA) به طور طبیعی از گیاهان آسیب دیده حشرات آزاد شده Semio شیمیایی MeJA باعث مقاومت در برابر حشرات و بیماری ها می شود	گونه های علفی و درخت	جاسمونات
به عنوان مثال، الکلهاى ترین، MeJA، MeSA و GLVs ایجاد مقاومت غیر مستقیم می کند	گونه های علفی و درخت	VOC
محصول تجاری: 58% Phytoguard (ماده فعال فعال پتاسیم فسفونات)، ProPhyt Luxembourg-Pamol Inc، ممفیس، تنسی، ایالات متحده آمریکا، Burr Ridge، Nufarm Americas Inc، ایالات متحده آمریکا، JH Biotech Inc و نتورا، کالیفرنیا، ایالات متحده، Agriphos J و H Bunn با مسئولیت محدود، انگلستان فعالیت ضد قارچی مستقیم و مقاومت ضعیف القا شده	گونه های علفی و درخت	فسفانات
اسیبنزولار S-methyl (ASM یا Synzo benzo (123) (BTH) thiadiazole-7-carbothioic اسید (S) متیل استر) محصول تجاری: BION (در اروپا)، (در ایالات متحده آمریکا) موثر در برابر طیف گسترده ای از بیماری ها در تعدادی از محصولات پروبنازول و متابولیت فعال آن 1،2-بنزیزوتیازول-1،1-دی اکسید محصول تجاری: اورسیامات، Academichem Co.، Beijing، China، محافظت از محصولات برنج علیه انفجار برنج توسط Magnaporthe grisea متیل سالیسیلات (MeSA) (بیوسینتیک مربوط به SA)	گونه علفی	SA
BABA: یک اسید آمینه غیر پروتئینی است که باعث تقویت مقاومت در گیاهان می شود فعالیت طیف گسترده ای، موثر در برابر پاتوژن های میکروبی، نماتدها، حشرات و خشکسالی و استرس	گونه علفی	امینوبویریک اسید
محصول تجاری: Oxycom؟ Redox Chemicals، Burley، آیداهو، ایالات متحده آمریکا (ثبت شده در آمریکای شمالی برای مدیریت پاتوژن ها از جنس Pythium، کپک و پودری)	گونه علفی	گونه اکسیژن فعال

هارپین در اصل از <i>Erwinia amylovora</i> جدا شده است، یک سلول اسیدی و با گرما پایدار است پروتئین مرتبط با پوشش با یک توده مولکولی 40 c. کیلو وات هارپین باعث HR میشود و در برخی موارد فعالیت طیف گسترده ای را در برابر طیف وسیعی از بیماری ها ایجاد می کند محصول تجاری: مسنجر Eden Bioscience، Bothell، واشنگتن، ایالات متحده آمریکا (منتشر شده در آمریکای شمالی و اروپا)	گونه علفی	ROS
محصول تجاری: Cabrio و Headline BASF، Florham Park، نیوجرسی، ایالات متحده آمریکا باعث و فعالیت ضد میکروبی مستقیم مقاومت می شود	گونه علفی	هارپین
مقاومت را از طریق مکانیزم ناشناخته افزایش میدهد کاهش بیماری را کاهش می دهد	گونه علفی	پیرکلوستربین
افزایش مقاومت بیماری	گونه علفی	سیلیکون

GLV، برگ سبز فرار؛ JA، اسید جاسمونیک؛ MeJA، جاسمونات؛ MeSA، متیل سالیسیلات؛ SA، اسید

سالیسیلیک؛ VOC، ترکیبات آلی فرار

تحقیقات آینده در خصوص IR در سیستم های جنگلی، فرصت هایی را برای کشف مکانیسم های دفاع سیستمی و محلی ارائه می کند که برای ارگانیزم های طویل العمر نظیر درخت ارائه می کند. بدیهی است که بسیاری از سوالات مهم بی پاسخ مانده است و بایستی برای توسعه و استفاده از IR به عنوان راه حل جایگزین برای کاهش اثرات افات در درختان از جمله به دلیل حملات بیولوژیکی حل شود. نتایج مطالعات اخیر IR در درختان (هیجاری 2005، بلادکت و همکاران 2007، و کراکن 2008) کاملا مفید بوده و چشم انداز استفاده از IR را به عنوان یک رویکرد مدیریتی در سیستم های جنگلی نشان می دهد.

این مقاله، از سری مقالات ترجمه شده رایگان سایت ترجمه فا میباشد که با فرمت PDF در اختیار شما عزیزان قرار گرفته است. در صورت تمایل میتوانید با کلیک بر روی دکمه های زیر از سایر مقالات نیز استفاده نمایید:

لیست مقالات ترجمه شده ✓

لیست مقالات ترجمه شده رایگان ✓

لیست جدیدترین مقالات انگلیسی ISI ✓

سایت ترجمه فا ؛ مرجع جدیدترین مقالات ترجمه شده از نشریات معتبر خارجی