

تنوع ژنتیکی بیماری‌زایی در جدایه‌های ایرانی قارچ *Mycosphaerella graminicola* با استفاده از ارقام افتراقی گندم

علی محمدبیگی^۱✉، رامین روح‌پرور^۲ و محمد ترابی^۳

۱- کارشناس ارشد بیماری‌شناسی گیاهی، سازمان حفظ نباتات، آبدانان، ایلام، ایران؛ ۲- استادیار، موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، کرج، ایران؛ ۳- استاد، دانشکده کشاورزی، دانشگاه آزاد اسلامی واحد ورامین- پیشوا، ایران
(تاریخ دریافت: دی ۱۳۹۳؛ تاریخ پذیرش: خرداد ۱۳۹۵)

چکیده

شناخت دقیق تنوع ژنتیکی بیماری‌زایی عامل بیماری لکه‌برگی سپتوریایی برای مقاومت به بیماری ضرورت است، تا بر اساس آن ارقام مقاوم متناسب حاوی ژن‌های موثر مقاومت برای هر منطقه تهیه شود. جهت تعیین تنوع ژنتیکی جدایه‌های قارچ *Mycosphaerella graminicola*، واکنش گیاهچه‌ای ۲۱ رقم افتراقی بین‌المللی گندم که هر کدام حاوی یک یا چند ژن شناخته شده مقاومت به بیماری لکه‌برگی سپتوریایی بودند همراه چهار رقم به عنوان شاهد حساس، نسبت به ۱۳ جدایه‌ی قارچ *M. graminicola* که در طی سال‌های ۱۳۹۰، ۱۳۹۱ و ۱۳۹۲ از مزارع آلوده‌ی استان‌های گلستان، خوزستان و ایلام جداسازی شده بودند، در دو تکرار در قالب طرح کاملاً تصادفی در گلخانه‌های بخش غلات موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج بررسی شد. واکنش گیاهچه‌ای ارقام، ۲۱ روز پس از مایه‌زنی براساس، میزان علائم نکروتیک و پیکنیدیوم بعنوان دو پارامتر بیماری بصورت جداگانه و با استفاده از مقیاس مک‌کارتنی و همکاران تعیین شد. براساس واکنش ارقام نسبت به جدایه‌ها و ارتباط آن با ژن‌های شناخته شده مقاومت به سپتوریای برگی موجود در ارقام، بیماری‌زایی / عدم بیماری‌زایی (Avir/Vir)، جدایه‌ها تعیین شد. در این بررسی سیزده پاتوتیپ مختلف شناسایی گردیدند. در بین ارقام افتراقی گندم مایه‌زنی شده با جدایه‌های قارچ عامل بیماری، ارقام M3, Riband, Arina به ترتیب حاوی ژن‌های Stb15,6, Stb15 و Stb16,17 و Stb15 در بین ارقام افتراقی گندم مایه‌زنی شده با جدایه‌های قارچ عامل بیماری، ارقام جدایه‌های قارچ *M. Graminicola* نشان داد که برای ژن‌های Stb17, Stb16 و Stb15 در هیچیک از جدایه‌ها فاکتور یا ژن بیماری‌زایی وجود نداشت. واژه‌های کلیدی: ارقام افتراقی، لکه‌برگی سپتوریایی *Pathogenesis*, *Zymoseptoria*, *Mycosphaerella graminicola*.

Genetic variation of virulence in Iranian isolates of *Mycosphaerella graminicola* using wheat differential cultivars

A. MOHAMMADBEYGI¹✉, R. ROOHPARVAR² and M. TORABI³

1- Organization of plant protection, Abdanan, Ilam, Iran; 2- Seed and Plant Improvement Research Institute, Karaj, Iran; 3- Faculty of Agriculture, Islamic Azad University of Varamin-Pishva, Iran

Abstract

For resistance to septoria tritici blotch, information on genetic variation of Pathogenicity and virulence in population of the causal agent is necessary to improve resistant cultivars based on the effective genes in a region. To determine the genetic variability of *Mycosphaerella graminicola*, the cause of septoria tritici blotch disease, seedling reaction of 21 differential cultivars, containing each one or few resistant genes (*Stb*), together with four susceptible check cultivars were evaluated against 13 isolates of the pathogen collected from Goleta, Khuzestan and Ilam provinces of Iran during 2011-2013. The experiment was carried out in a completely randomized design in greenhouse of Cereal Research Department, Seed and Plant Improvement Institute in Karaj. The reaction of seedlings was assessed based on percentage of necrotic areas and pycnidial coverage of leaves and Avirulence / Virulence formula for each isolate was determined. Based on the results, thirteen different Pathotypes were determined. Differential cultivars Arina, Riband and M3 containing *Stb15*, 6, *Stb15* and *Stb16*, 17 genes, respectively were resistant to all isolates. According to the frequency of virulence genes of *M. graminicola* isolates, virulence factors were not exist for resistance genes *Stb15*, *Stb16* and *Stb17*.

Keywords: Leaf spots, *Mycosphaerella graminicola*, Pathogenesis, STB, *Zymoseptoria*.

مقدمه

بیماری لکه‌برگی سپتوریایی^۱ (STB) که عامل آن قارچ *Mycosphaerella graminicola* (فرم غیرجنسی *Zymoseptoria tritici*) است، یکی از بیماری‌های مخرب گندم در جهان می‌باشد (Kema et al., 1996b; King et al., 1983). تاکنون گونه‌های زیادی از جنس *Septoria* که روی گرامینه‌ها بیماری ایجاد می‌کنند بررسی شده است. بر اساس مطالعات فیلوژنی اخیر و با توجه به ناحیه‌ی ۲۸s در DNA ریپوزومی، نحوه‌ی رشد مخمرمانند قارچ روی محیط کشت و تشکیل انواع متفاوت کنیدیوم نام *Zymoseptoria* برای عامل بیماری پیشنهاد و نشان داده شده که *Zymoseptoria* مجزا از کلاستر *Septoria* قرار می‌گیرد (Quaedvlieg et al., 2011). شکل جنسی *M. graminicola* دارای سیستم سازگاری هتروتالیسم دو قطبی است که قادر به تکمیل چندین سیکل جنسی در یک سال می‌باشد (Goodwin et al., 2003). آسکوسپوره‌های دو سلولی توانایی ایجاد بیماری را در پاییز و زمستان داشته (Royle, 1994; Shaw and Royle, 1989) و موجب پیدایش جمعیت‌های متفاوت قارچ می‌شوند (Boeger et al., 1993). در مناطقی که مرحله جنسی وجود دارد، آسکوسپوره‌های هوازاد منبع آلودگی اولیه هستند (Eriksen and Munk, 2003). کاهش جهانی محصول گندم در اثر بیماری‌های ناشی از سپتوریا در گندم ۵۳-۳۰ درصد معادل حدود ۹ میلیون تن برآورد گردیده است (Palmer and Skinner, 2002). لکه‌برگی سپتوریایی در گندم اولین بار در سال ۱۸۴۲ توسط Desmaziers از فرانسه و سپس از سایر نقاط جهان شامل اروپا، آفریقا، آسیا، آمریکای شمالی، مرکزی و جنوبی و استرالیا گزارش شد (Shearer and Wilcoxson, 1978). فرم جنسی این قارچ، اولین بار توسط ساندرسون (Sanderson, 1972) در نیوزلند شناسایی شد و بعد از آن در استرالیا، برزیل، هلند، انگلیس، آمریکا (Eyal et al., 1987) و کانادا (Hoorne et al., 2002) گزارش گردید. بیماری

لکه‌برگی سپتوریایی در ایران اولین بار در سال ۱۹۴۱ توسط پتراک و اسفندیاری با نام *Septoria graminum* Desm. به صورت پراکنده و ناچیز روی گندم گزارش شد و سپس شریف و ارشاد وجود آن را از سایر مناطق گندم‌خیز کشور گزارش کردند (Sharif and Ershad, 1966). همچنین از سال ۱۳۴۴ بیماری در ایران توسعه پیدا کرد و گزارش‌های متعددی از وجود این بیماری در مناطق مختلف و با شدت‌های متغیر انتشار یافت (Torabi, 1979). در سال زراعی ۷۵-۱۳۷۴ سپتوریای برگی در خوزستان و اغلب نقاط کشور به حالت همه گیر ظاهر شد (Dadrezai et al., 2003). کانون‌های اصلی آلودگی بیماری لکه‌برگی سپتوریایی در کشور، استان‌های گلستان، خوزستان و اردبیل (دشت مغان) می‌باشند (Dadrezai et al., 2003). گسترش لکه‌برگی سپتوریایی با توسعه کشت ارقام پاکوتاه مقاوم به زنگ و همچنین با افزایش مصرف کودهای نیتروژن افزایش یافته و خسارت بیماری در صورتی که آلودگی قبل از ظهور سنبله رخ دهد، به مراتب شدیدتر خواهد بود (Quaedvlieg et al., 2011). وجود تخصص یافتگی فیزیولوژیکی در برهمکنش گندم - *M. graminicola* و رابطه ژن-ژن-برای-ژن در این پاتوسیستم به اثبات رسیده (Brading et al., 2002) و تا اکنون تعداد ۱۸ ژن مقاومت (*Stb1-Stb18*) به بیماری لکه‌برگی سپتوریایی در ژنوتیپ‌های مختلف گندم مکان‌یابی شده است (Ghaffari et al., 2012; Arraiano et al., 2007). اطلاع از مبانی ژنتیک مقاومت در برنامه‌های به‌نژادی بسیار سودمند است. زیرا چنین اطلاعاتی باعث استفاده کارآمد از منابع ژنتیکی در تلاقی و گزینش نتایج و نیز سهولت تولید لاین‌های ایزوژنیک برای مطالعه‌ی مکانیسم‌های مقاومت می‌شود (Agrios, 2005). غالباً مقاومت ژنتیکی ارقام مقاوم جدید چند سال پس از معرفی شکسته می‌شود. این وضعیت معمولاً برای عوامل بیماری‌زای قارچی نظیر عامل سپتوریای برگی گندم بیشتر اتفاق می‌افتد، زیرا این قارچ توانایی زیادی در تولید اسپور داشته و باعث پراکنش سریع نتاج جهش یافته (که بر مقاومت غلبه دارند) می‌شود

۱- *Septoria tritici* blotch

جدایه قارچ *M. graminicola* به عنوان پرآزارترین جدایه‌ها با استفاده از واکنش گیاهیچه‌ای ۲۱ روز پس از مایه‌زنی نشان داده است که فقط هشت رقم به چهار جدایه مقاومت نشان داده‌اند (Mohammadbeygi et al., 2014). با توجه به پتانسیل بالای چرخه‌ی تولید مثل جنسی قارچ *M. graminicola* در ایجاد تغییرات ژنتیکی در این بیمارگر، عامل بیماری می‌تواند به آسانی با فشارهای انتخاب^۲ ناشی از تغییر شرایط مانند استفاده از ارقام جدید (مقاوم) گندم سازگار شده و از این طریق منجر به بی‌اثر شدن ژن‌های مقاومت و شکسته شدن مقاومت ارقام شوند. بنابراین لازم است تا از یک سو تنوع و تغییرات ژنتیکی و پتانسیل چنین تغییراتی در جمعیت‌های عامل بیماری، و از سوی دیگر تعامل عامل بیماری-میزبان و اساس ژنتیکی مقاومت میزبان نسبت به بیماری جهت استفاده در روند انتخاب ارقام مقاوم با در نظر گرفتن پایداری مقاومت آن‌ها مورد بررسی قرار گیرد. از آنجا که تحقیقات مربوط به بیماری لکه‌برگی سپتوریایی در کشور تنها به بررسی‌های موردی در زمینه‌ی عامل بیماری، تنوع بیماری‌زایی و ارزیابی‌های محدود مزرعه‌ای خلاصه شده، لازم است در راستای اهداف برنامه‌های به‌نژادی گندم کشور تنوع ژنتیکی جمعیت‌های فعال قارچ عامل بیماری در مناطق مختلف با استفاده از جدیدترین مجموعه‌ی ارقام افتراقی^۳ دنیا که هر کدام حاوی یک یا چند ژن شناخته شده مقاومت به بیماری لکه‌برگی سپتوریایی می‌باشند بررسی شوند. بنابراین اطلاعات مربوط به ژنتیک تعامل گیاه-عامل بیماری توسعه یافته و منابع جدید مقاومت شناسایی شوند تا در روند تولید و معرفی ارقام جدید گندم مورد استفاده قرار گیرند (Van Ginkel and Rajaram, 1993). نتایج پژوهش در ایران نشان داده شده است که ژن‌های *Stb15,6*، *Stb15*، *Stb16,17* نسبت به جدایه‌های قارچ لکه‌برگی سپتوریایی مقاوم هستند (Mohammadbeygi et al., 2014).

(Mohammadbeygi et al., 2014). معمولاً ولی نه همیشه، ژن‌های مقاومت موجود در گیاهان میزبان به صورت غالب (R) بوده در حالی که ژن‌های حساسیت، یعنی عدم مقاومت، مغلوب (r) هستند. ولی در بیمارگر، ژن‌های ناپرآزاری (avr)، یعنی عدم توانایی آلوده کردن، معمولاً غالب (A) بوده در حالی که ژن‌های پرآزاری مغلوب (a) هستند، از این رو گیاهی که دارای ژن مقاومت باشد فقط در برابر نژادی از عامل بیماری مقاومت نشان می‌دهد که واجد ژن معینی باشد که فرآورده‌ی آن باعث برهم کنش پاسخ دفاعی شود (DeWit, 1992). اگر عامل بیماری فاقد ژن غیر بیماری‌زایی مناسب باشد، آنگاه هیچ‌گونه پاسخ دفاعی در گیاه رخ نخواهد داد و حتی علی‌رغم حضور ژن‌های مقاومت بالقوه، عامل بیماری گسترش خواهد یافت. مفاهیم ژن مقاومت در گیاه و ژن غیربیماری‌زایی در عامل بیماری و در نتیجه پاسخ مقاومت، اساس فرضیه‌ی ژن برای ژن را تشکیل می‌دهد (Keen, 1996).

مراحل مختلف تولید مثل جنسی قارچ *M. graminicola* می‌تواند در مدت پنج هفته کامل شود (Royle et al., 1994)، بنابراین سبب ایجاد تنوع ژنتیکی بالا در جمعیت‌های طبیعی عامل بیماری می‌گردد. همچنین به علت وجود جریان‌های ژنی^۱ بین جمعیت‌های مختلف عامل بیماری (از نظر جغرافیایی)، سطح و توزیع تغییرات ژنتیکی در جمعیت‌های جهانی عامل بیماری بالا می‌باشد (McDonald et al., 1995).

ایال و همکاران برای اولین بار به وجود اختلاف بیماری‌زایی در جدایه‌های *M. graminicola* پی برده (Eyal et al., 1973) و با بررسی بیماری‌زایی ۹۷ جدایه بر روی ۳۵ ژنوتیپ گندم و تریبتیکاله به وجود ژن‌های اختصاصی بیماری‌زایی بر روی برخی از ژنوتیپ‌ها اشاره کردند (Eyal et al., 1985). در بررسی دیگری ۱۹ جدایه‌ی قارچ با استفاده از ۷ رقم افتراقی گندم در قالب سه نژاد مشخص، معرفی گردیدند (Saadaoui, 1987). نتایج ارزیابی مقاومت ۲۱۹ رقم ولاین پیشرفته گندم از برنامه‌های به‌نژادی گندم با چهار

۲- Selection pressure

۳-Differential cultivars

۱- Gene flow

روش بررسی

الف) جمع آوری نمونه‌های گیاهی آلوده: نمونه‌های گیاهی به صورت برگ‌های آلوده طی سال‌های ۱۳۹۱، ۱۳۹۰ و ۱۳۹۲ از استان‌های ایلام (آبدانان)، خوزستان (دزفول-سردشت-ایذه) و گرگان جمع‌آوری شد و پس از خشک کردن در داخل پاکت‌های کاغذی با قید مشخصات مختلف نمونه‌برداری (بر روی پاکت‌ها) نگهداری شدند.

ب) جداسازی قارچ عامل بیماری: نمونه‌های گیاهی دارای علائم بیماری لکه‌برگی سبتریایی در زیر بینوکلر شناسایی و از لکه‌های دارای پیکنیدیوم قطعاتی به طول ۱-۲ سانتی‌متر بریده شد، ابتدا با متانول ۷۰ درصد به مدت ۲۰-۱۰ ثانیه ضدعفونی سطحی و سپس با استفاده از آب مقطر سترون شستشو و در زیر هود استریل بر روی کاغذ صافی خشک شدند. این قطعات به صورت جداگانه روی لام استریل چسبانده شد و به محیط مرطوب و سترون داخل ظروف پتری حاوی کاغذ صافی مرطوب شده با آب مقطر دو بار استریل منتقل و در دمای ۲۰-۱۸ درجه سلسیوس به مدت ۲۴-۱۶ ساعت نگهداری شدند. پیکنیدیوسپورهای درون پیکنید با جذب رطوبت به صورت تراوه (Ooze) فتیله‌ای از دهانه‌ی پیکنیدیوم خارج می‌شوند. در زیر هود سترون و با استفاده از بینوکلر تراوه خارج شده از دهانه‌ی هر پیکنیدیوم به طور جداگانه توسط سوزن سترون برداشته شد و در ظروف پتری بر روی محیط کشت PDA (عصاره ۲۵۰ گرم سیب‌زمینی + ۲۰ گرم دکستروز + ۲۰ گرم آگار در یک لیتر آب مقطر) حاوی آنتی بیوتیک استرپتومایسین سولفات (۵۰ میکروگرم در میلی لیتر) منتقل شد و در شرایط فوق نگهداری شدند.

ج) خالص سازی قارچ عامل بیماری: پس از ۶-۵ روز در حالتی که قارچ عامل بیماری به حالت مخمر-مانند رشد نمود و هنوز وارد فاز رشدی میسلیومی نشده بود، مقداری از کلونی رشد کرده قارچ در شرایط سترون به کمک لوپ برداشته شد و بر روی محیط کشت PDA به صورت مخطط کشت داده شد. جهت اطمینان از خالص سازی این عمل

تکرار شد. کلونی خالصی از قارچ به محیط کشت مایع وای-اس-ام (عصاره مخمر و سوکروز هر کدام به غلظت ۱۰ گرم در لیتر: YSM) حاوی آنتی‌بیوتیک مایه‌زنی شده و به مدت ۵-۳ روز در تاریکی و دمای ۱۸ درجه‌ی سانتی‌گراد بر روی شیکر انکوباتور با سرعت ۱۴۰ دور در دقیقه کشت داده شدند. حدود ۶۰۰ میکرولیتر از سوسپانسیون حاصل روی محیط کشت سیب‌زمینی دکستروز آگار (PDA) پخش شده، پس از ۴-۳ روز سطح تشک پتری از سلول‌های مخمر-مانند قارچ پوشیده و قبل از ورود قارچ به فاز میسلیومی به کمک لوپ سترون سلول‌های خالص سازی شده جدایه به طریق جارو کردن جمع‌آوری و در داخل لوله‌های اپندورف ۱/۵ میلی‌لیتری در کلکسیون مربوطه در دمای ۲۰- درجه‌ی سلسیوس نگهداری شدند تا در آزمایشات ارزیابی مورد استفاده قرار گیرند. ۱۳ جدایه برای تعیین پاتوتیپ در این تحقیق خالص سازی شدند.

د) بررسی واکنش ارقام: تعیین پاتوتیپ جدایه‌ها با مایه‌زنی و بررسی واکنش ارقام افتراقی گندم که هر کدام حاوی یک یا چند ژن شناخته شده مقاومت به بیماری لکه‌برگی سبتریایی (Stb) می‌باشند، همراه چهار رقم شاهد (داراب ۲، تجن، بولانی، موراکو) حساس به بیماری در قالب طرح کاملاً تصادفی و در دو تکرار در گلخانه‌های بخش غلات موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج بر اساس روش (Roohparvar et al. 2008) با استفاده از ۱۳ جدایه، مورد ارزیابی قرار گرفتند و مایه‌ی تلقیح به روش ذکر شده تهیه شد. برای هر ژنوتیپ ۱۰ بذر در گلدان‌هایی به قطر ۱۰ سانتی‌متر حاوی مخلوط خاک مزرعه، پیت‌ماس به نسبت ۱:۱ کاشته شدند و مایه‌زنی گیاهچه‌ها در مرحله یک برگ (حدود ۹ روز پس از کاشت به طوری که برگ اول کاملاً باز شده و برگ دوم ظاهر گردیده است) به صورت جداگانه با سوسپانسیون اسپور قارچ عامل بیماری با غلظت 10^7 اسپور در میلی‌لیتر به کمک مه‌پاش تا جاری شدن سوسپانسیون اسپور از سطح برگ‌ها انجام گرفت. گیاهچه‌های مایه‌زنی

لکه‌برگی سپتوریایی موجود در هر رقم تفکیک شدند. با توجه به واکنش تعیین شده فرمول غیربیماری‌زا / بیماری‌زا (Avir/Vir formula) همه‌ی جدایه‌ها با داشتن الگوی بیماری‌زایی متنوع روی ارقام افتراقی گندم، فرمول غیربیماری‌زایی / بیماری‌زایی مختلفی را نشان دادند و به عنوان پاتوتیپ‌های مختلف شناسایی گردیدند. بر این اساس ۱۳ جدایه‌ی مایه‌زنی شده روی ۲۱ رقم افتراقی گندم به ۱۳ پاتوتیپ تقسیم‌بندی گردیدند (جدول ۲). بررسی بیماری‌زایی قارچ *M. graminicola* در این تحقیق نشان داد که ویرولان‌س عامل بیماری در نقاط مختلف کشور متفاوت بوده و برای اکثر ژن‌های مقاومت ویرولان‌س مشاهده می‌شود. بر این اساس حتی جدایه‌هایی که از روی یک برگ جدا گردیده‌اند، دارای تنوع ژنتیکی می‌باشند. نتایج پاتوتیپ‌های استخراج شده در این تحقیق با یافته‌های سایر تحقیقات مطابقت دارد. فلاحی مطلق و همکاران از ۲۳ جدایه‌ی مایه‌زنی شده بر روی ۹ رقم افتراقی گندم ۲۱ پاتوتیپ مختلف شناسایی کردند (Fallahi-Motlagh et al., 2009). تغییرات ژنتیکی در بیماری‌زایی *M. graminicola* توسط Eyal et al. (1987) مورد بحث قرار گرفته است. آن‌ها تأکید بر وجود اختلافات بیماری‌زایی در بین جدایه‌ها دارند. نتایج حاصل از بررسی خصوصیات بیماری‌زایی جدایه‌های روسی *M. graminicola* با استفاده از ارقام افتراقی گندم در مراحل گیاهچه‌ای و گیاه کامل در شرایط کنترل شده اتا‌ک رشد نشان داد که شدت بیماری می‌تواند به عنوان معیار مناسبی برای ارزیابی جدایه‌ها در مرحله‌ی گیاهچه‌ای، و شدت اسپورزایی و کاهش محصول برای بررسی بیماری‌زایی جدایه‌ها در مرحله‌ی گیاه کامل مورد استفاده قرار گیرد (Sanina and Antisiferova, 1991b). در مطالعه‌ی دیگری بیماری‌زایی ۱۹ جدایه و عوامل مقاومت به لکه‌برگی سپتوریایی در مرحله‌ی برگ اول در شرایط گلخانه‌ای وجود اختلاف معنی‌دار را بین جدایه‌ها نشان داده و ثابت نموده است که بین جدایه‌های مناطق مختلف جغرافیایی از نظر خصوصیات بیماری‌زایی اختلاف وجود دارد.

شده به مدت ۲۴ ساعت در تاریکی، دمای ۱۸ درجه و رطوبت نسبی اشباع (بالتر از ۸۵٪) نگهداری شد، سپس به دوره نوری ۱۶ ساعت روشنایی با شدت ۱۲۰۰۰ لوکس و ۸ ساعت تاریکی و دما و رطوبت فوق متقل شدند. ارزیابی واکنش گیاهچه‌ها ۲۱ روز پس از مایه‌زنی به صورت درصد سطح نکرز برگ حاوی پیکنید (Kema et al., 1996a) و همچنین با استفاده از مقیاس (Mccartney et al. (2002 انجام گرفت و در نهایت ارقام و لاین‌های گندم در گروه‌های مصون (I) (عدد ۰، بدون علائم بیماری)، (HR) بسیار مقاوم (۱)، غالباً با لکه‌های فوق حساسیت، مقاوم (R) (۲)، با لکه‌های کوچک نکرز و کلروز، زیر ۵ درصد پیکنید، (MR) (نیمه مقاوم (۳)، ۱۰-۵ درصد پیکنید (S) حساس (۴)، ۵۰-۱۱ درصد پیکنید و (HS) بسیار حساس (۵)، ۱۰۰-۵۱ درصد پیکنید) دسته‌بندی شدند. سپس جدایه‌ها براساس واکنش مقاومت ارقام نسبت به هر یک و ارتباط آن با ژن‌های شناخته شده مقاومت به سپتوریایی برگی موجود در هر رقم تفکیک شده، و با تعیین فرمول غیر بیماری‌زا / بیماری‌زا (Avir/Vir formula)، (از ۱۰-۰ درصد پیکنید Avir و از ۱۱ درصد پیکنید به بالا Vir در نظر گرفته شد) تنوع ژنتیکی قارچ *M. graminicola* در ایران مورد بررسی قرار گرفت و ژن‌های مقاومت مؤثر در مناطق مختلف کشور تعیین گردیدند.

نتیجه و بحث

واکنش ۲۱ رقم افتراقی گندم مایه‌زنی شده با ۱۳ جدایه‌ی قارچ عامل بیماری به صورت جداگانه ۲۱ روز پس از مایه‌زنی براساس میانگین درصد سطح نکرز برگ و درصد پیکنیدیوم سطح برگ در جدول ۱ درج شده است. جدایه‌ها براساس واکنش (بیماری‌زا بودن Vir یا بیماری‌زا نبودن Avir) نسبت به هر یک از ارقام و ارتباط با ژن‌های شناخته شده مقاومت به

-
- ۱- Immune
 - ۲- Hyper Resistance
 - ۳- Resistance
 - ۴- Moderately Resistance
 - ۵- Susceptible
 - ۶- Hyper Susceptible

جدول ۱- واکنش ارقام افتراقی گندم در مرحله گیاهچه در مقابل جدایه‌ای قارچ *M. graminicola* در شرایط گلخانه

Table 1. Reaction of differential wheat cultivars at seedlings stage to fungal isolates of *M. graminicola* in a greenhouse

ردیف	رقم	ژن	90018			90014		
			نکروز ^۱	پیکنید ^۲	واکنش ^۳	نکروز	پیکنید	واکنش
1	Oasis	<i>Stb1</i>	30	10	Avir	7.5	2.5	Avir
2	Sullivan	<i>Stb1</i>	25	2.5	Avir	5	0	Avir
3	Bulgaria 88	<i>Stb1</i> and <i>Stb6</i>	60	25	Vir	30	7.5	Avir
4	Veranopolis	<i>Stb2</i> and <i>Stb6</i>	75	67.5	Vir	67.5	57.5	Vir
5	Israel 493	<i>Stb3</i> and <i>Stb6</i>	57.5	45	Vir	62.5	50	Vir
6	Tadinia	<i>Stb4</i> and <i>Stb6</i>	47.5	15	Vir	42.5	40	Vir
7	Cs synthetic (6X) 7D	<i>Stb5</i>	45	17.5	Vir	40	12.5	Vir
8	Flame	<i>Stb6</i>	57.5	50	Vir	47.5	35	Vir
9	Shafir	<i>Stb6</i>	67.5	62.5	Vir	65	60	Vir
10	Estanzuela Federal	<i>Stb7</i>	60	57.5	Vir	80	42.5	Vir
11	M6 synth (W7984)	<i>Stb8</i>	67.5	62.5	Vir	87.5	82.5	Vir
12	Courtot	<i>Stb9</i>	25	7.5	Avir	30	10	Avir
13	Kavkaz-K4500	<i>Stb6</i> , <i>Stb7</i> , <i>Stb10</i> and <i>Stb12</i>	47.5	5	Avir	35	2.5	Avir
14	TE 9111	<i>Stb6</i> , <i>Stb7</i> and <i>Stb11</i>	50	15	Vir	32.5	12.5	Vir
15	Obelisk		72.5	60	Vir	77.5	67.5	Vir
16	Taichung 29		87.5	82.5	Vir	82.5	75	Vir
17	Salamouni	<i>Stb13</i> and <i>Stb14</i>	85	82.5	Vir	75	72.5	Vir
18	Arina	<i>Stb6</i> and <i>Stb15</i>	7.5	0	Avir	7.5	0	Avir
19	Riband	<i>Stb15</i> or another	12.5	2.5	Avir	15	2.5	Avir
20	M3	<i>Stb16</i> and <i>Stb17</i>	20	0	Avir	7.5	0	Avir
21	Balance	<i>Stb6</i> and <i>Stb18</i>	40	30	Vir	37.5	30	Vir
22	Tajan		80	85	Vir	75	70	Vir
23	Darab2		87.5	82.5	Vir	85	80	Vir
24	Boolani		90	85	Vir	95	90	Vir
25	Moroco		67.5	50	Vir	65	60	Vir

۱، ۲- اعداد میانگین دو تکرار یادداشت‌برداری نکروز و پیکنیدوم‌ها به درصد می‌باشد

3. 0 - 10%Pycnidia: Avir; 11-100%Pycnidia Vir percent

۳- از ۰ تا ۱۰ درصد پیکنیدوم: Avir؛ و از ۱۱ تا ۱۰۰ درصد پیکنیدوم: Vir

ادامه‌ی جدول ۱- واکنش ارقام افتراقی گندم در مرحله گیاهچه در مقابل جدایه‌ای قارچ *M. graminicola* در شرایط گلخانه

Table 1 Continued. Reaction of differential wheat cultivars at seedlings stage to fungal isolates of *M. graminicola* in a greenhouse

ردیف	رقم	ژن	91001			91002		
			نکروز	پیکنید	واکنش	نکروز	پیکنید	واکنش
1	Oasis	<i>Stb1</i>	55	37.5	Vir	50	20	Vir
2	Sullivan	<i>Stb1</i>	45	22.5	Vir	40	22.5	Vir
3	Bulgaria 88	<i>Stb1</i> and <i>Stb6</i>	42.5	17.5	Vir	17.5	0	Avir
4	Veranopolis	<i>Stb2</i> and <i>Stb6</i>	37.5	17.5	Vir	32.5	30	Vir
5	Israel 493	<i>Stb3</i> and <i>Stb6</i>	70	62.5	Vir	42.5	27.5	Vir
6	Tadinia	<i>Stb4</i> and <i>Stb6</i>	45	42.5	Vir	37.5	25	Vir
7	Cs synthetic (6X) 7D	<i>Stb5</i>	42.5	32.5	Vir	30	7.5	Avir
8	Flame	<i>Stb6</i>	32.5	20	Vir	15	5	Avir
9	Shafir	<i>Stb6</i>	47.5	27.5	Vir	37.5	22.5	Vir
10	Estanzuela Federal	<i>Stb7</i>	45	17.5	Vir	42.5	17.5	Vir
11	M6 synth (W7984)	<i>Stb8</i>	35	20	Vir	45	22.5	Vir
12	Courtot	<i>Stb9</i>	52.5	32.5	Vir	45	35	Vir
13	Kavkaz-K4500	<i>Stb6</i> , <i>Stb7</i> , <i>Stb10</i> and <i>Stb12</i>	42.5	22.5	Vir	45	22.5	Vir
14	TE 9111	<i>Stb6</i> , <i>Stb7</i> and <i>Stb11</i>	25	7.5	Avir	12.5	0	Avir
15	Obelisk		37.5	20	Vir	42.5	22.5	Vir
16	Taichung 29		50	32.5	Vir	32.5	12.5	Vir
17	Salamouni	<i>Stb13</i> and <i>Stb14</i>	45	35	Vir	40	32.5	Vir
18	Arina	<i>Stb6</i> and <i>Stb15</i>	5	0	Avir	12.5	0	Avir
19	Riband	<i>Stb15</i> or another	22.5	2.5	Avir	10	0	Avir
20	M3	<i>Stb16</i> and <i>Stb17</i>	7.5	0	Avir	0	0	Avir
21	Balance	<i>Stb6</i> and <i>Stb18</i>	37.5	27.5	Vir	22.5	12.5	Vir
22	Tajan		80	75	Vir	92.5	85	Vir
23	Darab2		65	45	Vir	90	82.5	Vir
24	Boolani		82.5	72.5	Vir	95	90	Vir
25	Moroco		82.5	80	Vir	92.5	90	Vir

ادامه‌ی جدول ۱- واکنش ارقام افتراقی گندم در مرحله گیاهچه در مقابل جدایه ای قارچ *M. graminicola* در شرایط گلخانه**Table 1 Continued.** Reaction of differential wheat cultivars at seedlings stage to fungal isolates of *M. graminicola* in a greenhouse

ردیف	رقم	ژن	91003			91004			91005		
			نکروز	پیکنید	واکنش	نکروز	پیکنید	واکنش	نکروز	پیکنید	واکنش
1	Oasis	<i>Stb1</i>	40	7.5	Avir	17.5	12.5	Vir	55	17.5	Vir
2	Sullivan	<i>Stb1</i>	27.5	12.5	Vir	22.5	12.5	Vir	45	12.5	Vir
3	Bulgaria 88	<i>Stb1</i> and <i>Stb6</i>	40	12.5	Vir	15	5	Avir	60	35	Vir
4	Veranopolis	<i>Stb2</i> and <i>Stb6</i>	42.5	27.5	Vir	32.5	25	Vir	60	32.5	Vir
5	Israel 493	<i>Stb3</i> and <i>Stb6</i>	47.5	32.5	Vir	35	20	Vir	75	62.5	Vir
6	Tadinia	<i>Stb4</i> and <i>Stb6</i>	42.5	27.5	Vir	32.5	15	Vir	32.5	12.5	Vir
7	Cs synthetic (6X) 7D	<i>Stb5</i>	67.5	42.5	Vir	17.5	7.5	Avir	67.5	57.5	Vir
8	Flame	<i>Stb6</i>	50	32.5	Vir	17.5	5	Avir	65	50	Vir
9	Shafir	<i>Stb6</i>	60	22.5	Vir	32.5	12.5	Vir	42.5	25	Vir
10	Estanzuela Federal	<i>Stb7</i>	55	22.5	Vir	52.5	35	Vir	92.5	82.5	Vir
11	M6 synth (W7984)	<i>Stb8</i>	67.5	35	Vir	55	30	Vir	77.5	65	Vir
12	Courtot	<i>Stb9</i>	42.5	12.5	Vir	35	17.5	Vir	65	27.5	Vir
13	Kavkaz-K4500	<i>Stb6</i> , <i>Stb7</i> , <i>Stb10</i> and <i>Stb12</i>	50	22.5	Vir	32.5	12.5	Vir	67.5	47.5	Vir
14	TE 9111	<i>Stb6</i> , <i>Stb7</i> and <i>Stb11</i>	45	12.5	Vir	12.5	2.5	Avir	35	10	Avir
15	Obelisk		55	32.5	Vir	22.5	12.5	Vir	47.5	35	Vir
16	Taichung 29		67.5	55	Vir	17.5	12.5	Vir	82.5	57.5	Vir
17	Salamouni	<i>Stb13</i> and <i>Stb14</i>	55	35	Vir	37.5	22.5	Vir	82.5	65	Vir
18	Arina	<i>Stb6</i> and <i>Stb15</i>	17.5	2.5	Avir	12.5	2.5	Avir	25	5	Avir
19	Riband	<i>Stb15</i> or another	15	0	Avir	7.5	2.5	Avir	27.5	2.5	Avir
20	M3	<i>Stb16</i> and <i>Stb17</i>	7.5	0	Avir	2.5	0	Avir	12.5	0	Avir
21	Balance	<i>Stb6</i> and <i>Stb18</i>	55	17.5	Vir	22.5	10	Avir	67.5	42.5	Vir
22	Tajan		72.5	62.5	Vir	62.5	52.5	Vir	85	77.5	Vir
23	Darab2		82.5	80	Vir	72.5	62.5	Vir	72.5	67.5	Vir
24	Boolani		77.5	72.5	Vir	65	50	Vir	85	80	Vir
25	Moroco		87.5	80	Vir	52.5	55	Vir	87.5	82.5	Vir

ادامه‌ی جدول ۱- واکنش ارقام افتراقی گندم در مرحله گیاهچه در مقابل جدایه ای قارچ *M. graminicola* در شرایط گلخانه**Table 1 Continued.** Reaction of differential wheat cultivars at seedlings stage to fungal isolates of *M. graminicola* in a greenhouse

ردیف	رقم	ژن	92001			92002			92003		
			نکروز	پیکنید	واکنش	نکروز	پیکنید	واکنش	نکروز	پیکنید	واکنش
1	Oasis	<i>Stb1</i>	12.5	5	Avir	22.5	10	Avir	20	7.5	Avir
2	Sullivan	<i>Stb1</i>	22.5	7.5	Avir	37.5	22.5	Vir	12.5	2.5	Avir
3	Bulgaria 88	<i>Stb1</i> and <i>Stb6</i>	27.5	10	Avir	25	12.5	Vir	35	12.5	Vir
4	Veranopolis	<i>Stb2</i> and <i>Stb6</i>	37.5	17.5	Vir	77.5	67.5	Vir	70	62.5	Vir
5	Israel 493	<i>Stb3</i> and <i>Stb6</i>	52.5	45	Vir	57.5	40	Vir	55	47.5	Vir
6	Tadinia	<i>Stb4</i> and <i>Stb6</i>	30	22.5	Vir	25	7.5	Avir	37.5	27.5	Vir
7	Cs synthetic (6X) 7D	<i>Stb5</i>	17.5	5	Avir	27.5	12.5	Vir	22.5	7.5	Avir
8	Flame	<i>Stb6</i>	22.5	12.5	Vir	30	15	Vir	45	32.5	Vir
9	Shafir	<i>Stb6</i>	40	32.5	Vir	67.5	45	Vir	65	55	Vir
10	Estanzuela Federal	<i>Stb7</i>	55	17	Vir	70	47.5	Vir	72.5	40	Vir
11	M6 synth (W7984)	<i>Stb8</i>	72.5	62.5	Vir	80	55	Vir	87.5	80	Vir
12	Courtot	<i>Stb9</i>	17.5	7.5	Avir	40	17.5	Vir	45	27.5	Vir
13	Kavkaz-K4500	<i>Stb6</i> , <i>Stb7</i> , <i>Stb10</i> and <i>Stb12</i>	25	12.5	Vir	22.5	12.5	Vir	35	7.5	Avir
14	TE 9111	<i>Stb6</i> , <i>Stb7</i> and <i>Stb11</i>	30	17.5	Vir	12.5	5	Avir	25	15	Vir
15	Obelisk		42.5	27.5	Vir	37.5	17.5	Vir	62.5	47.5	Vir
16	Taichung 29		62.5	32.5	Vir	70	65	Vir	82.5	77.5	Vir
17	Salamouni	<i>Stb13</i> and <i>Stb14</i>	55	45	Vir	70	57.5	Vir	72.5	65	Vir
18	Arina	<i>Stb6</i> and <i>Stb15</i>	7.5	2.5	Avir	15	2.5	Avir	27.5	7.5	Avir
19	Riband	<i>Stb15</i> or another	7.5	5	Avir	7.5	5	Avir	15	5	Avir
20	M3	<i>Stb16</i> and <i>Stb17</i>	10	2.5	Avir	5	2.5	Avir	22.5	0	Avir
21	Balance	<i>Stb6</i> and <i>Stb18</i>	20	10	Avir	30	17.5	Vir	27.5	12.5	Vir
22	Tajan		62.5	52.5	Vir	72.5	70	Vir	67.5	60	Vir
23	Darab2		77.5	70	Vir	90	85	Vir	92.5	85	Vir
24	Boolani		62.5	52.5	Vir	77.5	72.5	Vir	82.5	77.5	Vir
25	Moroco		65	52.5	Vir	72.5	62.5	Vir	72.5	60	Vir

ادامه‌ی جدول ۱- واکنش ارقام افتراقی گندم در مرحله گیاهچه در مقابل جدایه‌های قارچ *M. graminicola* در شرایط گلخانه

Table 1 Continued. Reaction of differential wheat cultivars at seedlings stage to fungal isolates of *M. graminicola* in a greenhouse

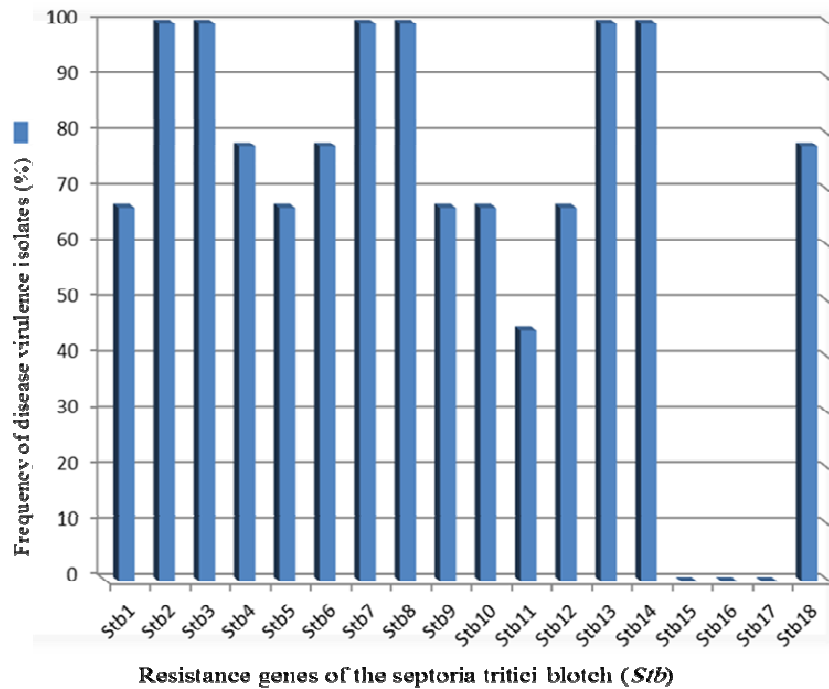
ردیف	رقم	ژن	92004			92005			92006		
			نکروز	پیکنید	واکنش	نکروز	پیکنید	واکنش	نکروز	پیکنید	واکنش
1	Oasis	<i>Stb1</i>	37.5	22.5	Vir	47.5	32.5	Vir	22.5	10	Avir
2	Sullivan	<i>Stb1</i>	40	12.5	Vir	50	20	Vir	27.5	7.5	Avir
3	Bulgaria 88	<i>Stb1</i> and <i>Stb6</i>	27.5	10	Avir	20	2.5	Avir	37.5	15	Vir
4	Veranopolis	<i>Stb2</i> and <i>Stb6</i>	57.5	45	Vir	50	35	Vir	47.5	35	Vir
5	Israel 493	<i>Stb3</i> and <i>Stb6</i>	62.5	50	Vir	52.5	25	Vir	40	35	Vir
6	Tadinia	<i>Stb4</i> and <i>Stb6</i>	57.5	42.5	Vir	42.5	17.5	Vir	25	7.5	Avir
7	Cs synthetic (6X) 7D	<i>Stb5</i>	37.5	17.5	Vir	45	22.5	Vir	25	12.5	Vir
8	Flame	<i>Stb6</i>	55	35	Vir	32.5	7.5	Avir	35	25	Vir
9	Shafir	<i>Stb6</i>	47.5	35	Vir	60	47.5	Vir	27.5	17.5	Vir
10	Estanzuela Federal	<i>Stb7</i>	72.5	45	Vir	72.5	37.5	Vir	47.5	27.5	Vir
11	M6 synth (W7984)	<i>Stb8</i>	82.5	72.5	Vir	80	70	Vir	67.5	55	Vir
12	Courtot	<i>Stb9</i>	30	17.5	Vir	32.5	7.5	Avir	27.5	12.5	Vir
13	Kavkaz-K4500	<i>Stb6</i> , <i>Stb7</i> , <i>Stb10</i> and <i>Stb12</i>	32.5	7.5	Avir	27.5	5	Avir	32.5	15	Vir
14	TE 9111	<i>Stb6</i> , <i>Stb7</i> and <i>Stb11</i>	27.5	2.5	Avir	32.5	10	Avir	15	5	Avir
15	Obelisk		65	55	Vir	77.5	75	Vir	45	32.5	Vir
16	Taichung 29		67.5	55	Vir	77.5	75	Vir	52.5	35	Vir
17	Salamouni	<i>Stb13</i> and <i>Stb14</i>	60	47.5	Vir	82.5	75	Vir	42.5	32.5	Vir
18	Arina	<i>Stb6</i> and <i>Stb15</i>	17.5	7.5	AVir	20	5	Avir	12.5	2.5	Avir
19	Riband	<i>Stb15</i> or another	12.5	2.5	Avir	22.5	2.5	Avir	7.5	0	Avir
20	M3	<i>Stb16</i> and <i>Stb17</i>	7.5	2.5	Avir	12.5	7.5	Avir	2.5	0	Avir
21	Balance	<i>Stb6</i> and <i>Stb18</i>	22.5	7.5	Avir	27.5	20	Vir	20	7.5	Avir
22	Tajan		72.5	62.5	Vir	77.5	72.5	Vir	57.5	47.5	Vir
23	Darab2		82.5	77.5	Vir	92.5	87.5	Vir	70	62.5	Vir
24	Boolani		77.5	70	Vir	82.5	72.5	Vir	62.5	57.5	Vir
25	Moroco		82.5	77.5	Vir	72.5	67.5	Vir	67.5	62.5	Vir

جدول ۲- فرمول بیماری‌زا/ غیربیماری‌زا / بیماری‌زا و پاتوتیپ‌های جدایه‌های مختلف قارچ *Mycosphaerella graminicola* بر اساس

واکنش ارقام افتراقی گندم در مرحله گیاهچه حامل ژن‌های مختلف مقاومت به لکه‌برگی سپتوریایی (*Stb*)

Table 2. Avirulence/virulence formula and pathotypes of *Mycosphaerella graminicola* isolates based on seedling reactions of differential lines of wheat carrying *Stb* gens

جدایه / Isolate	محل جمع آوری / Location	پاتوتیپ / Pathotyp	فرمول بیماری‌زا/ غیربیماری‌زا / Avir/Vir formula
90014	ایذه / Eizeh	1	<i>Stb1</i> , 9, 10, 12, 13, 14, 15, 16, 17 / <i>Stb2</i> , 3, 4, 5, 6, 7, 8, 11, 18,
90018	ایذه / Eizeh	2	<i>Stb1</i> , 6, 9, 10, 12, 15, 16, 17 / <i>Stb2</i> , 3, 4, 5, 7, 8, 11, 13, 14, 18
91001	دزفول / Dezful	3	<i>Stb11</i> , 15, 16, 17, / <i>Stb1</i> , 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 13, 14
91002	دزفول / Dezful	4	<i>Stb6</i> , 5, 15, 16, 17 / <i>Stb1</i> , 2, 3, 4, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 18
91003	سردشت / Sardasht	5	<i>Stb1</i> , 9, 11, 15, 16, 17 / <i>Stb2</i> , 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10&12, 13, 14, 18
91004	سردشت / Sardasht	6	<i>Stb5</i> , 6, 11, 15, 16, 17 / <i>Stb1</i> , 2, 3, 4, 7, 8, 9, 10&12, 13, 14, 18
91005	گرگان / Gorgan	7	<i>Stb15</i> , 16, 17 / <i>Stb1</i> , 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10&12, 11, 13, 14, 18
92001	ایلام / Ilam	8	<i>Stb1</i> , 5, 9, 15, 16&17, 18 / <i>Stb2</i> , 3, 4, 6, 7, 8, 10&12, 11, 13, 14
92002	ایلام / Ilam	9	<i>Stb4</i> , 11, 15, 16&17 / <i>Stb1</i> , 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10&12, 13, 14, 18
92003	ایلام / Ilam	10	<i>Stb1</i> , 5, 10&12, 15, 16, 17 / <i>Stb2</i> , 3, 4, 6, 7, 8, 9, 11, 13, 14, 18
92004	ایلام / Ilam	11	<i>Stb10</i> &12, 11, 15, 16, 17 / <i>Stb1</i> , 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 13, 14, 18
92005	ایلام / Ilam	12	<i>Stb6</i> , 9, 10&12, 15, 16, 17 / <i>Stb1</i> , 2, 3, 4, 5, 7, 8, 11, 13, 14, 18
92006	ایلام / Ilam	13	<i>Stb4</i> , 11, 15, 16, 17, 18 / <i>Stb1</i> , 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10&12, 13, 14



شکل ۱- فراوانی بیماری‌زایی جدایه‌های قارچ *Mycosphaerella graminicola* روی ژن‌های مقاومت گندم نسبت به بیماری لکه‌برگی سپتوریایی (Stb1-Stb18)

Fig. 1. Frequency of disease virulence isolates resistance gene of the fungus *Mycosphaerella graminicola* on wheat against disease *Septoria tritici* blotch (Stb1-Stb18)

مزرعه اختلاف معنی‌داری وجود دارد. الگوهای بیماری‌زایی برای ۹۷ جدایه از ۲۲ کشور توسط Eyal *et al.* (1985) روی گیاهچه‌های ۳۵ رقم گندم و تریتیکاله بررسی گردید. اختلاف معنی‌دار بین تقابل جدایه و رقم نشان داد که ژن‌های خاص بیماری‌زایی در میان جدایه‌های قارچ *M. graminicola* وجود دارد. مطالعه‌ی حاضر نشان می‌دهد که بین جمعیت‌های مناطق مختلف جغرافیایی مورد بررسی ضمن وجود اختلاف در بیماری‌زایی، در بین جمعیت‌های موجود در یک منطقه نیز تفاوت‌هایی موجود است. این موضوع وجود تغییرات درون جمعیت‌های موجود در مناطق جغرافیایی و همچنین انتقال آن‌ها از منطقه‌ای به منطقه‌ی دیگر را مشخص می‌سازد. به عبارت دیگر می‌توان گفت که جمعیت‌های موجود عامل بیماری‌زایی در حال تغییر هستند. در بین ارقام افتراقی گندم مایه‌زنی شده با ۱۳ جدایه‌ی قارچ عامل بیماری، ارقام Arena (Stb16 and Stb17) M3، (Stb15) Riband، (Stb6 and Stb15)

(1993) Arseniuk *et al.* نشان دادند که شرایط محیطی، بیماری‌زایی عامل بیماری را تحت تاثیر قرار می‌دهند، ولی در واکنش میزبان نسبت به بیماری موثر نمی‌باشند. Grieger (2001) با بررسی نمونه‌های جمع‌آوری شده از استان مانتیوبای کانادا دو پاتوتیپ مختلف را شناسایی نمود. Kema *et al.* (1996b) با بررسی بیماری‌زایی ۷۸ جدایه‌ی قارچ عامل بیماری از ۱۶ کشور بر روی ۲۲ رقم افتراقی گندم در مرحله‌ی گیاهچه‌ای و گیاه کامل تفاوت معنی‌داری را در هر دو مرحله از نظر بیماری‌زایی جدایه‌ها گزارش نمودند. همچنین نشان دادند که وجود تغییرات ژنتیکی زیاد در بین جدایه‌های *M. graminicola* نشان دهنده‌ی اهمیت فوق‌العاده آسکوسپورها در اپیدمی بیماری لکه‌برگی سپتوریایی گندم می‌باشد. Razavi (2003) نشان داد که از نظر بیماری‌زایی و قدرت تهاجمی^۱ بین ۹۰ جدایه‌ی جمع‌آوری شده از یک

۱-Aggressiveness

و این عدم مقاومت، به علت تنوع و تغییرات ژنتیکی بالای قارچ *M. graminicola* در کشور می‌باشد.

References

- ABRINBANA, M., J. MOZAFARI, M. SHAMS-BAKHSH and R. MEHRABI, 2012. Resistance spectra of wheat genotypes and virulence patterns of *Mycosphaerella graminicola* isolates in Iran. *Euphytica*, 186: 75-90.
- Agrios, G. N. 2005. *Plant Pathology*, 5th ed. Academic Press, San Diego, USA. 948pp.
- ARRAIANO, L. S., L. CHARTRAIN, E. BOSSOLINI, H. N. SLATTER, B. KELLER, and BROWN, J. K. M., 2007. A gene in European wheat cultivars for resistance to an African isolate of *Mycosphaerella graminicola*. *Plant Pathology*, 56, 73-78.
- ARSENIUK, E., P. M. FRIED, A. L. F. SCHARFEN, J. H. CZEMBOR, T. JACOBS and J. E. PARLEVIET, 1993. Pathogenicity and resistance patterns in x *Triticosecale* – *Septoria* spp. And *Triticum aestivum* L., *Septoria* spp. *Systems. Current Plant Science and Biotechnology in Agriculture*, 18: 172-175.
- BOEGER, J. M., R. S. CHEN and B. A. MC DONALD, 1993. Gene flow between geographic populations of *Mycosphaerella graminicola* (anamorph *Septoria tritici*) detected with restriction fragment length polymorphism markers. *Phytopathology*, 83: 1148-1154.
- BRADING, P. A., E. C. P. VERSTAPPEN, G. H. J. KEMA, and J. K. M. BROWN, 2002. A gene-for-gene relationship between wheat and *Mycosphaerella graminicola*, the *Septoria tritici* blotch pathogen. *Phytopathology*, 92, 439-445.
- CHARTRAIN, L., P. A. BRADING, J. C. MAKEPEACE, and J. K. M. BROWN, 2004A. Sources of resistance to *Septoria tritici* blotch and implications for wheat breeding. *Plant Pathology*, 53:454-460.
- DADREZAIE, S. T., V. MINASSIAN, M. TORABI and G. LOTFALI AYENE, 2003. Effect of *Septoria tritici* infections at different growth stages on yield and yield components of three wheat cultivars. *Seed and Plant*, 19, 101-116. (In Persian).

نسبت به تمام جدایه‌ها مقاوم بودند. همه‌ی جدایه‌ها بر روی ژن‌های Stb2 و Stb3 بیماری‌زا ولی هیچکدام از جدایه‌ها بر روی ژن‌های مقاومت Stb15, Stb16, Stb17 و Stb15 بیماری‌زایی نداشتند. پنج جدایه بر روی ژن Stb1 غیربیماری‌زا ولی هشت جدایه بر روی این ژن بیماری‌زایی داشتند. این نتایج با یافته‌های (Abrinbana et al., 2012) مبنی بر بیماری‌زایی بیشتر جدایه‌های ایرانی قارچ *M. graminicola* بر روی ارقام افتراقی مطابقت دارد. بنابراین Stb2 و Stb3 به عنوان ژن‌های غیرموثر و Stb15, Stb16 و Stb17 می‌توانند به عنوان ژن‌های موثر در مقاومت، برای تهیه‌ی ارقام مقاوم به بیماری لکه‌برگی سپتوریایی در برنامه‌های به‌نژادی مورد استفاده قرار گیرند.

فراوانی بیماری‌زایی جدایه‌های قارچ *M. graminicola* بر روی ژن‌های مقاومت گندم نسبت به لکه‌برگی سپتوریایی (Stb) در شکل ۱ نشان داده شده است. بیشترین بیماری‌زایی جدایه‌ها بر روی ژن‌های Stb13, Stb14, Stb7, Stb8 و Stb3 و Stb2 با فراوانی ۱۰۰٪ دیده شد. کمترین بیماری‌زایی جدایه‌ها بر روی ژن‌های Stb15, Stb16, Stb17 با فراوانی صفر درصد مشاهده گردید. در مرتبه‌ی بعدی ژن Stb11 با ۴۵٪ فراوانی قرار گرفت.

توارث مقاومت به سپتوریای برگی نشان می‌دهد که اثرات افزایشی و غیر افزایشی ژن‌ها در مقاومت به این بیماری نقش دارند. لیکن نقش اثرات افزایشی ژن‌ها مهم‌تر و بارزتر است (Zhang et al., 2001). مقاومت رقم Arina توسط Chartrain et al. (2004a) به اثبات رسیده است. آن‌ها با بررسی مقاومت اختصاصی ۲۴ رقم تجاری و لاین گندم نشان دادند که رقم آرینا دارای سطوح بالایی از مقاومت نسبت به جدایه‌ها می‌باشد. همچنین ارقام، Veranopolis, Kavkaz-K4500 و TE 9111 که هرکدام دارای دو یا چند ژن مقاومت به سپتوریای برگی می‌باشند، از منابع عمده‌ی مقاومت به این بیماری در برنامه‌های جهانی اصلاح گندم بوده‌اند (Chartrain et al., 2004a) ولی ژن‌های مقاومت همین ارقام نسبت به جدایه‌های عامل بیماری در کشور فاقد مقاومت بوده

- DEWIT, P. J. M. 1992. Molecular characterization of gene-for-gene systems in plant-fungus interaction and the application of avirulence genes in control of plant pathogens. *Annual Review Phytopathology*, 30: 391-418.
- ERIKSEN, L. and L. MUNK, 2003. The occurrence of *Mycosphaerella graminicola* and its anamorphic *Septoria tritici* in winter wheat during the growing season. *European Journal of Plant Pathology*, 109: 253-259.
- EYAL, Z., A. L. SCHAREN, J. M. PRESCOTT and M. VAN GINKEL, 1987. The Septoria Disease of Wheat. *Concepts and Methods of Disease Management*. CIMMYT. Mexico, D.F., Mexico. 52pp.
- EYAL, Z., A. L. SCHAREN, M. D. HULFMAN and J. M. PRESCOTT, 1985. Global insights into virulence frequencies of *Mycosphaerella graminicola*. *Phytopathology*, 75:1456-1462.
- EYAL, Z., Z. AMIRI and I. WAHL, 1993. Physiologic specialization of *Septoria tritici*. *Phytopathology*, 63: 1087-1091.
- FALLAHI-MOTLAGH, S., R. ROOHPARVAR, H. ZAMANIZADEH and SH. KIA, 2009. Genetic diversity of the Septoria leaf blotch pathogen of wheat (*Mycosphaerella graminicola*) in Iran, and resistance evaluation of some wheat lines and cultivars. M. Sc. Thesis, Islamic Azad University Science & Research Branch, Tehran, Iran.
- GOODWIN, S. B., B. A. MCDONALD and G. H. J. KEMA, 2003. The *Mycosphaerella* sequencing initiative. In p.149-151. Kema, G.H.J., M. Van Ginkel and M. Harrabi, eds. *Global Insights into the Septoria and Stagonospora Diseases of Cereals: Proceedings of the Sixth international Symposium on Septoria and Stagonospora Diseases of Cereals*. Tunis, Tunisia.
- GRIEGER, A. P. 2001. Host- pathogen interactions in the wheat *Mycosphaerella graminicola* pathosystem, University of Manitoba. Winnipeg, Manitoba, Canada.
- HOORNE, C., J. LAMARI, J. GILBERT and G. M. BALANCE, 2002. First report of *Mycosphaerella graminicola*, the sexual state of *Septoria tritici* in Manitoba Canada. *Plant Pathology*, 24:445-449.
- KEEN, N. T. 1996. Gene for gene complementarity in plant pathogen interaction. *Annual Review of Genetics*, 24: 447-463.
- KEMA, G. H. J., J. G. ANNONE, S. RACHID, C. H. VAN SILFHOUT, M. VANGINKEL, and J. DE BREE, 1996a. Genetic variation for virulence and resistance in the wheat *Mycosphaerella graminicola* pathosystem. I. Interactions between isolates and host cultivars. *Phytopathology*. 86: 200-212.
- KEMA, G. H. J., S. RACHID, J. G. ANNONE and C. H. VAN SILFHOUT, 1996b. Genetic variation for virulence and resistance in the wheat-*Mycosphaerella graminicola* pathosystem. II. Analysis of interaction between pathogen isolates and host cultivars. *Phytopathology*. 86:213-220.
- KING, J. E., JENKINS, J. E. and MORGAN, W. A., 1983. The estimation of yield losses in wheat from severity of infection by *Septoria* species. *Plant Pathology*, 32:239-249.
- MCCARTNEY, C. A., A. L. BRÛLÉ-BABEL and L. LAMARI, 2002. Inheritance of race-specific resistance to *Mycosphaerella graminicola* in wheat. *Phytopathology*, 92:138-144.
- MCDONALD, B. A., R. E. PATTWAY, R. S. CHEN, J. M. BOEGER and Z. J. P. MARTINE, 1995. The population genetics of *Septoria tritici* (teleomorph *Mycosphaerella graminicola*). *Canadian Journal of Botany*, 73 (supply): 5292-5301.
- MOHAMMADBEYGI, A., R. ROOHPARVAR and M. TORABI, 2014. Virulence genes in isolates of *Mycosphaerella graminicola*, the cause of wheat septoria tritici blotch from infected areas of Iran. 1st International and 13th Iranian Genetics Congress. Sh. Beheshti University.
- MOHAMMADBEYGI, A., R. ROOHPARVAR, and M. TORABI, 2014. Resistance Sources to Septoria Leaf Blotch in Selected Wheat Genotypes. *Seed and Plant Improvement Journal*, 30-1: 605-621 (in Persian).
- PALMER, C. L. and W. SKINNER, 2002. *Mycosphaerella graminicola*: latent infection, crop devastation and genomics. *Plant Pathology*, 3: 63-70.
- QUAEDVLIEG, W., G. H. J. KEMA, J. Z. GROENEWALD,

- SEIFBARGHI, G. J. M. S., M. RAZAVI, A. MIRZADI GOHARI, R. MEHRABI and P. W. CROUS, 2011. *Zymoseptoria* gen. nov.: a new genus to accommodate *Septoria*-like species occurring on graminicolous hosts. *Persoonia*, 57–69.
- RAZAVI, M. and G. R. HUGHES, 2003. Pathogenic and molecular variability in a population of *Mycosphaerella graminicola*, cause of septoria leaf blotch of wheat. Ph.D. thesis, University of Saskatchewan., Saskatoon, Canada.
- ROOHPARVAR, R., R. MEHRABI, J. G. M. VAN NISTELROOY, L. H. ZWIERS and M. A. DE WAARD, 2008. The drug transporter MgMfs1 can modulate sensitivity of field strains of the fungal wheat pathogen *Mycosphaerella graminicola* to the strobilurin fungicide trifloxystrobin. *Pest Management Science*, 64:685-693.
- ROYLE, D. J. 1994. Understanding and predicting epidemics: A commentary based on selected pathosystems. *Plant Pathology*, 43: 777-789.
- SAADAOU, E. M. 1987. Physiologic specialization of *Septoria tritici* in Morocco. *Plant disease*, 71:153-155.
- SANDERSON, F. R. 1972. A *Mycosphaerella* species as the ascogenous state of *Septoria tritici* Rob. Ex. Desm. *Newzealand Journal of Botany*, 10: 707-709.
- SANINA, A. A. and L.V. ANTISIFEROVA, 1991B. Determination of the Pathogenic properties of *Septoria nodorum* (Berk). Berk and *S. tritici* Rob. Ex. Desm. Isolates on wheat. *Mikologiya Fitopatologiya*, 25: 155-160.
- SHARIF, G. and D. ERSHAD, 1966. A list of fungi on cultivated plants, shrubs and trees of Iran. Ministry of Agriculture, Plant Pests and Diseases Research Institute, Evin, Tehran.
- SHAW, M. W. and D. J. ROYLE, 1989. Airborne inoculum as a major source of *Septoria tritici* (*Mycosphaerella graminicola*) infections in winter wheat crops in the UK. *Plant Pathology*, 38: 35-43.
- SHEARER, B. L. and R. D. WILCOXSON, 1978. Variation in the size of macropycnidiospores and pycnidia of *Septoria tritici* on wheat. *Botany*, 56: 742-746.
- TABIB GHAFFARY, S. M., J. D., T. L. FARIS FRIESEN, R. G. F. VISSER, T. A. J. VAN DER LEE, O. ROBERT, M. TORABI, H. R. POURALIBABA, M. A. DEGHAN and S. T. DADREZAI, 2012. Evaluation of resistance of advanced dryland wheat lines at seedling and adult stages against *Septoria* leaf blotch in different parts of Iran. *Proceedings of the 15th Iranian Plant Protection Congress*, Kermanshah, p. 6.
- TORABI, M. 1979. Causal Organism of wheat septoriosis and its distribution in Iran. *Iranian Journal of Plant Pathology*, 16(1-4): 7-16 (in Persian).
- VANGINKEL, M. and S. RAGARAM, 1993. Breeding for durable resistance in wheat an international perspective. In Jacobs Th. Parlevliet J.E. (Eds.). *Durability of disease resistance*. Kluwer Academic publishers, Dordrecht Boston London, PP 259-272.
- ZHANG, X., S. D. HALEY and Y. ANA JIN, 2001. Inheritance of *Septoria tritici* blotch resistance in winter wheat. *Crop Science*, 41:323–326.