مقاله علمی پژوهشی
مجله دوفصل نامه
مهندسی ژنتیک و ایمنی زیستی
ISSN 2588-5073 چاپی
ISSN 2588-5081 الکترونیکی online
دوره ۱۳، شماره ۱، بهار و تابستان ۱۴۰۳
صفحه ۷۳-۶۳

Research Article
Genetic Engineering and Biosafety Journal 2024
Volume 13, Number 1, Pages: 63-73

http://gebsj.ir/

https://ecc.isc.ac/showJournal/23064

10.61186/gebsj.13.1.11

اُکسادیازون، علفکُشی بالقوه سودمند در مدیریت تلفیقی بیماری‌های گیاهی

Oxadiazon, an herbicide potentially beneficial in integrated management of plant diseases

فاطمه عبیاوی[۱]، بابک پاکدامن سردرود[۱]*، و الهام الهی‌فرد[۲]

Fatemeh Abyawi[1], Babak Pakdaman-Sardrood[1]*, and Elham Elahifard[2]

۱- گروه گیاهپزشکی، ۲- گروه تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان، ملاثانی، اهواز، ایران

[1]Department of Plant Protection, [2]Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Agricultural Sciences and Natural Resources University of Khuzestan, Mollasani, Iran

* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: *Corresponding Author, Email
bpakdaman@asnrukh.ac.ir

(تاریخ دریافت: ۱۴۰۳/۲/۲۵ - تاریخ پذیرش: ۱۴۰۳/۶/۲۰- تاریخ انتشار: ۱۴۰۳/۶/۲۹)
Received: 2024/05/14 | Accepted: 2024/09/10 | Published: 2024/09/19

Abstract

Herbicides can play an important role in the integrated management of plant diseases. *Trichoderma* species are known as major biological control fungi (BCF) applied in agriculture. Here, the effect of the herbicide oxadiazon was studied on the *in vitro* growth of *T. asperelloides*, and some phytopathogenic fungi (*Bipolaris* sp., *Botrytis cinerea*, *Fusarium graminearum*, and *Rhizoctonia solani*). Poisoned food method was applied based on potato dextrose agar as the basal medium. The plates were incubated at 26 °C in dark. While *B. cinerea* was found the most sensitive (38.57%), *F. graminearum* was one of the most resistant (11.95%) to oxadiazon. However, the significantly higher growth rate of *T. asperelloides* compared to all tested phytopathogenic fungi and its little sensitivity (5.91%) to oxadiazon indicated the potential of oxadiazon and *T. asperelloides* for the integrated management of important diseases of the crops in a crop rotation program. The use of COBALT resulted in a tree with 17 nodes, in which the proteins of *Bipolaris* assigned the highest branches, while the sequences of the enzymes of *R. solani* and *Botrytis cinerea* formed a separate cluster.

Keywords: *Bipolaris*, *Botrytis*, COBALT tree, *Fusarium*, *Rhizoctonia*, *Trichoderma*

رفرانس دهی این مقاله Citation

Abyawi F, Pakdaman Sardrood B, Elahifard E. (2024). Oxadiazon, an herbicide potentially useful in the integrated plant disease management. Genetic Engineering and Biosafety Journal, 13 (1): 63-73. Doi: 10.61186/gebsj.13.1.11
URL: http://gebsj.ir/article-1-494-fa.html

عبیاوی ف، پاکدامن سردرود ب، الهی فرد ا. (۱۴۰۳). اُکسادیازون، علفکشی بالقوه سودمند در مدیریت تلفیقی بیماری‌های گیاهی. مهندسی ژنتیک و ایمنی زیستی. ۱۳ (۱): ۶۳-۷۳.

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOI: 10.61882/gebsj.13.1.11]

Genetic Engineering and Biosafety Journal
Volume 13, Number 1, 2024

خلاصه

زازکُش‌ها (علف‌کُش‌ها) می‌توانند در مدیریّت تلفیقی بیماری‌های گیاهی کاروری ارزشمندی داشته باشند. گونه‌های *Trichoderma* به عنوان قارچ‌های زیومهارگر ارزشمند در کشاورزی شناخته و به کار گرفته می‌شوند. در این پژوهش، تاثیر زازکش اُکسادیازون بر رشد درون‌شیشه‌ای قارچ *Trichoderma asperelloides*، و برخی قارچ‌های بیمارگر گیاهان (*Bipolaris* sp.، *Botrytis cinerea*، *Fusarium graminearum*، و *Rhizoctonia solani*) بررسی گردید. روش خوراک زهرآگین (Poisoned food method) بر پایه محیط کشت پایه سیب‌زمینی دکستروز آگار به کار گرفته شد و کشت‌های درون پتری‌دیش‌ها در دمای ۲۶ درجه سلسیوس در تاریکی نگه داشته شدند. گونه *B. cinerea* بیشترین کنشپذیری (۳۸/۵۷ درصد) را در برابر اُکسادیازون نشان داد، با این همه سرعت بیشتر رشد گونه *T. asperelloides* در همسنجی با همه قارچ‌های آزموده شده بیمارگر گیاهان، و کنشپذیری اندک (۵/۹۱ درصد) آن از اُکسادیازون از سوی دیگر توان اُکسادیازون و قارچ *T. asperelloides* را برای مدیریّت تلفیقی بیماری‌های مهمّ کشت‌های یک برنامه گردش زراعی را نشان داد. کاربرد COBALT به درختی با ۱۷ گره انجامید که در آن پروتئین‌های *Bipolaris* بالاترین شاخه‌ها را به خود اختصاص داده بودند، حال آن که توالی‌های آنزیم‌های *R. solani*، و *Botrytis cinerea* خوشه جداگانه‌ای را تشکیل دادند.

واژه‌های کلیدی: درخت COBALT، *Bipolaris*، *Botrytis*، *Fusarium*، *Rhizoctonia*، *Trichoderma*

مقدمه

Introduction

سامانه‌های کشاورزی کنونی می‌توانند به سه گروه رده‌بندی شوند: سامانه تک‌کشتی (Monocultural system) که در آن یک کشت هر ساله در یک سامانه گسترده در یک زمین معیّن پرورش داده می‌شود؛ سامانه میان‌کاشت (Intercropping system) که در آن بیش از یک کشت همزمان معمولاً در یک سامانه فشرده در زمینی معیّن کاشته می‌شوند و سامانه گردش زراعی. عموماً دو دیدگاه در مهار بیماری‌های گیاهی شناخته شده‌اند: دیدگاه نخست بر مهار تنها یک بیماری در یک کشت معیّن متمرکز می‌باشد و دیدگاه دوّم مهار برخی بیماری‌های یک کشت معیّن را درنظرمی‌گیرد (Singh 2001). به تازگی، نگاه سوّم تبیین گردیده است که در آن بیماری‌های کشت‌های یک برنامه گردش زراعی معیّن مدیریّت می‌شوند. این نگاه می‌تواند برتری‌های هر دو سامانه تک‌کشتی و گردش زراعی را فراهم کند (Pakdaman and Mohammadi 2018). زازکُش‌ها (علفکش‌ها) و قارچ‌های زیومهارگر مانند گونه‌های *Trichoderma* نقش‌های مهمّی را در تحقّق این نگرش سوّم بازی می‌کنند(Pakdaman and Mohammadi 2018). قارچ‌های بیمارگر گیاهان می‌توانند زازهای (علف‌های هرز) تیمار شده و توده زیستی مرده آن‌ها را روی و یا درون خاک بتَرویَنَند (کلونیزه بکنند) و جمعیّت‌ها و توان زادمایه خود را افزایش بدهند. افزون بر این، بازدارندگی آنزیم پروتوپورفیرینوژن اُکسیداز (Protoporphyrinogen oxidase, EC 1.3.3.4) به وسیله زازکُش سیستمیک اُکسادیازون و دیگر بازدارندگان این آنزیم به انباشت اسید سالیسیلیک (Salicylic acid, SA) و به پایستگی سیستمیک اندوخته (Systemic Acquired Resistance, SAR) کشت‌های تیمار شده و پایستگی آن‌ها به بیمارگرهای زنده‌خوار ریشه و ساقه می‌انجامد (Molina *et al.*, 1999). بدینسان، کنشگری پادقارچی زازکُش بر قارچ‌های بیمارگر گیاهان امّا نه قارچ‌های زیومهارگر می‌تواند قارچ‌های زیومهارگر را در تَروِینش (Colonization) اندام‌های به جای مانده زازهای مرده و در مهار زیست‌شناختی قارچ‌های بیمارگر گیاهان یاری بدهد. اُکسادیازون (Ronstar®, EC 12%) یک زازکُش تماسی گزینشگر از گروه اُکسادیازول‌ها (Oxadiazoles) است که برای مهار زازهای شالیزارها و کشتزارهای پیاز به کار گرفته می‌شود. اُکسادیازون جگن‌ها و زازهای پهن‌برگ و باریک‌برگ را مهار می‌کند و می‌تواند در زمین‌های زیر کشت

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOI: 10.61882/gebsj.13.1.11]

گیاهان آرایشی، درختان میوه، درختان مرکبات، تاک‌های انگور، پنبه، لوبیا چینی و آفتابگردان نیز به کار گرفته شود (Musavi 2013). این زازکُش تاثیر زازکُشی خود را از راه بازداری کنشگری آنزیم پروتوپورفیرینوژن اُکسیداز، واپسین آنزیم مسئول گام هفتم در زیست‌ساخت پروتوپورفیرین ۹ (Protoporphyrin IX) اعمال می‌کند (Dayan *et al.*, 2001). پورفیرین (Porphyrin) پیشسازه تتراپایرول‌هایی (Tetrapyrroles) مانند سبزینه (Chlorophyll) در گیاهان و هِم (Heme) در جانوران، پَژیاختگان (Bacteria)، و قارچ‌ها می‌باشد. این آنزیم در گیاهان دارای دو ایزوزیم پلاستیدی (کلروپلاست‌ها) و میتوکندریایی است (Che et al. 1999). در گیاهان، تتراپایرول‌ها مولکول‌های بسیاری با نقش‌های ضروری در برداشت نور، انتقال انرژی، انتقال پیام بیوشیمیایی، زهرزدایی گونه‌های واکنشگر اُکسیژن (Reactive oxygen species, ROS) و پایستگی سیستمیک اندوخته فراهم می‌سازند (Brzezowski *et al.*, 2019; Hu *et al.*, 2024). از این روی و با نگرش به تاثیر زازکُش‌های بازدارنده آنزیم پروتوپورفیرینوژن اُکسیداز به ویژه اُکسادیازون بر میتوکندری‌های وَرآوَر (مخمّر) نان (Matringe *et al.*, 1989) چنین به گمان می‌رسد که کاربرد یک بازدارنده پروتوپورفیرینوژن اُکسیداز مانند اُکسادیازون شاید به کاهش غلظت درون‌یاخته‌ای پروتوپورفیرین ۹ و اختلالات پسین در تنفّس میتوکندریایی قارچ‌ها بینجامد و از این راه بر رویش و گُوالش قارچ‌های رشته‌ای تاثیر بگذارد. در این راستا، تاثیر اُکسادیازون بر رشد میسلیومی قارچ زیومهارگر *T. asperelloides* و چهار قارچ بیمارگر با اهمّیّت جهانی در گیاهان پژوهیده شد.

مواد و روش‌ها

Materials and Methods

کشت‌های قارچی: کشت‌های پایه گونه‌های قارچی مورد آزمایش از آزمایشگاه بیماری‌شناسی گیاهی گروه گیاهپزشکی دریافت شدند. قارچ‌های بیمارگر گیاهان شامل *Bipolaris* sp.، *Botrytis cinerea*، *Fusarium graminearum*، *Rhizoctonia solani* و نیز قارچ زیومهارگر *T. asperelloides* برای این پژوهش برگزیده شدند. این قارچ‌ها به تنهایی در پتری‌دیش‌های (با ترکُنج برابر با ۱۰سانتی‌متر) حاوی محیط کشت سیب‌زمینی دکستروز آگار (Potato Dextrose Agar, PDA) در شرایط سترون زیر هود زیست‌شناختی کاشت شدند. برای کاشت این قارچ‌ها، دیسک‌هایی با ترکنج ۵ میلی‌متر از کناره هر پرگنه قارچی با بهره‌گیری از چوب‌پنبه سوراخ‌کُن سترون آماده‌سازی شدند و یک دیسک تنها واژگون در میانه هر پتری‌دیش حاوی محیط کشت بالا جای داده شد. کشت‌ها در دمای ۲۶ درجه سلسیوس و در تاریکی نگهداری شدند. هر قارچ در سه پتری‌دیش مایه‌زنی شد. بدینسان، کشت‌های همزمان ۱۲۰ ساعتی آماده‌سازی شدند.

آماده‌سازی پتری‌دیش‌های سیب‌زمینی دکستروز آگار با افزوده‌ی زازکُش: زازکُش پژوهشی، اُکسادیازون (Ronstar® EC 12%) از شرکت آگروکسیر، یزد، ایران خریداری شد. میزان سپارش شده برای کاربری این فرآورده ۳/۵ تا ٤/۰ لیتر در هکتار می‌باشد. محیط‌های کشت سیب‌زمینی دکستروز آگار (۳۹ گرم در لیتر) درون فلاسک‌ها آماده‌سازی و در دمای ۱۲۱ درجه سلسیوس در فشار یک اتمسفر برای ۲۰ دقیقه اتوکلاو و سترونیزه شدند و اجازه داده شد که دمای آن‌ها به نزدیک به ٤٥ درجه سلسیوس برسد. سپس، حجم‌های اندکی از فرآورده زازکُش به هر فلاسک افزوده و در شرایط سترون زیر هود زیست‌شناختی خوب به هم زده شدند. غلظت‌های فرَجامین (نهایی) (فرآورده زازکُش افزوده شده ۱٥٦ میکرولیتر در هر لیتر (نماینده بالاترین میزان کاربری سپارش شده برای زازکُش اُکسادیازون، ٤/۰ لیتر در هکتار)، ۷۸ میکرولیتر در لیتر (نماینده نیمی از میزان سپارش شده)، و ۱٥/٦ میکرولیتر در لیتر (نماینده ۰/۱ میزان سپارش شده) بودند. محیط‌های کشت در پتری‌دیش‌های با ترکُنجی (قُطری) برابر با ۹۰ میلی‌متر توزیع شدند و اطلاعات مربوط به غلظت زازکش بر روی آن‌ها نوشته شد. پتری‌دیش‌های حاوی محیط کشت سیب‌زمینی دکستروز آگار بدون افزوده زازکُش به عنوان شاهد به کار گرفته شدند. برای هر غلظت زازکُش، سه پتری‌دیش به ازای هر قارچ پژوهشی آماده‌سازی شدند. پتری‌دیش‌ها تا رسیدن به دمای اُتاق در شرایط سترون زیر هود زیست‌شناختی نگهداری شدند.

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOI: 10.61882/gebsj.13.1.11]

مایه‌زنی و بررسی کنشپذیری گونه‌های قارچی از زازکُش اُکسادیازون: هر پتری‌دیش با کاشت یک دیسک ۵ میلی‌متری از بخش کناری پرگنه ۱۲۰ ساعتی قارچ پژوهشی به صورت واژگون بر روی محیط کشت مایه‌زنی گردید. کشت‌ها تا ۱٤٤ ساعت (٦ شبانه‌روز) پس از مایه‌زنی در دمای ۲٦ درجه سلسیوس نگهداری شدند و ترکُنج پرگنه‌های در حال رشد هر ۲٤ ساعت یک بار با یک خط‌کش شفّاف بر حسب میلی‌متر اندازه‌گیری و یادداشت گردید. برای هر پرگنه، سه ترکُنج شامل بزرگترین ترکنج، ترکنج عمود بر آن، و ترکنج نیمساز میان آن دو اندازه‌گیری و یادداشت گردید. میزان کنشپذیری هر گونه قارچی بر پایه درصد بازماندگی از وَخشش (رشد) در همسنجی با شاهد آن قارچ تعیین گردید.

طرح آزمایشی و واکاوی آماری داده‌ها: آزمایش فاکتوریل بر پایه طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار برای هر قارچ به ازای هر غلظت زازکش مورد آزمون انجام گردید. بدینسان، اثرات ساده و برهمکنشی دو فاکتور یعنی گونه قارچی (۵ گونه) و غلظت‌های زازکش (٤ غلظت) بر رشد قارچی بررسی شدند. واکاوی واریانس (ANOVA) با بهره‌گیری از نرم‌افزار SAS (version 9.4) و همسنجی میانگین‌ها با آزمون توکی (Tukey test با کمینه تفاوت معنی‌دار برابر با ۰/۰۱) انجام شد.

واکاوی رایانه‌ای توالی‌های پروتئین پروتوپورفیرینوژن اُکسیداز: جستجوی Blastp با بهره‌گیری از پروتئین میتوکندریایی پروتوپورفیرینوژن اُکسیداز (BAS 89833.1) از برنج (*Oryza sativa* Japonica Group) در چارچوب FASTA در پایگاه داده کانون ملی برای اطلاعات زیودانشگری (The National Center for Biotechnology Indormation, NCBI) ایالات متّحده آمریکا انجام گردید که با نشانی https://www.ncbi.nlm.nih.gov در دسترس می‌باشد. توالی‌های قارچی به دست آمده در چارچوب FASTA (Lipman and Pearson 1985) برای جستجوی ژنوم دیگر گونه‌های قارچی در پایگاه داده NCBI به کار گرفته شدند. ابزار COBALT (Constraint-Based Multiple Alignment Tool; Papadopoulos and Agarwala 2007) در همان پایگاه برای همردیف کردن ۹ توالی به دست آمده در چارچوب FASTA در شرایط بیشینه تفاوت توالی (Maximum Sequence Difference) برابر با ۰/۸۵، فاصله Grishin (پروتئین)، به روش درخت کوبالت (COBALT tree) به کار گرفته شد.

نتایج و بحث

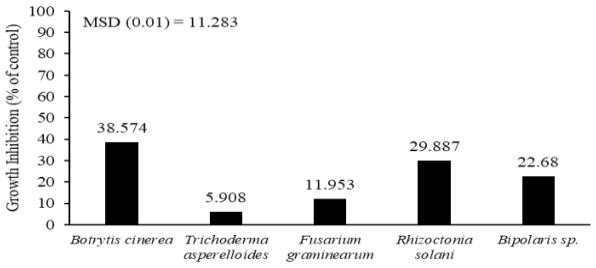
Results and Discussion

تاثیر اُکسادیازون بر رشد قارچ‌های آزموده شده

تفاوت‌های بسیار معنی‌داری میان اندازه رشد گونه‌های قارچی آزموده شده بر روی محیط کشت PDA در شرایط آزمایش یافته شدند ($F_{4, 30}$ = 34.87***, P < 0.0001). گونه مهارگر زیستی یا زیومهارگر *T. asperelloides* کمترین بازدارندگی رشد و قارچ *Bipolaris* sp. بیشترین بازدارندگی رشد را در شرایط آزمایش نشان داد (شکل ۱). غلظت‌های اُکسادیازون به کاهش بسیار معنی‌دار اندازه رشد در دستکم یکی از تیمارها انجامیدند ($F_{2, 30}$ = 70.07***, P < 0.0001). اثر پایین‌ترین غلظت اُکسادیازون (۱۵/٦ میکرولیتر در لیتر، نماینده ۰/۱ میزان سپارش شده در شالیزار یا ۰/٤ لیتر در هکتار) تفاوت معنی‌داری با اثر شاهد (محیط کشت سیب‌زمینی دکستروز آگار بی افزوده زازکُش) نداشت (داده‌ها نشان داده نشد)، با این همه، دیگر غلظت‌های آزموده شده به کاهش‌های آماری مشابهی در اندازه رشد قارچی انجامیدند (شکل ۲). همسنجی اثرات برهمکنش گونه قارچی با غلظت‌های زازکش با آزمون واکاوی واریانس نشان داد که دستکم یکی از این اثرات برهمکنشی تاثیر بسیار معنی‌داری بر بازدارندگی از رشد داشته است ($F_{8, 30}$ = 4.92***, P < 0.0006). همسنجی اثرات برهمکنش با آزمون توکی نشان داد که غلظت‌های آزموده شده زازکش اُکسادیازون تاثیر معنی‌داری بر بازدارندگی رشد *Bipolaris* sp. داشته‌اند (جدول ۱). علیرغم تغییرات رشد پرگنه‌های گونه *F. graminearum* در واکنش به غلظت‌های آزموده شده اُکسادیازون، این زازکش تاثیر معنی‌داری بر رشد پرگنه این قارچ نداشت (جدول ۱). رشد پرگنه قارچ زیومهارگر *T. asperelloides* تا اندازه‌ای تحت تاثیر اُکسادیازون قرار گرفت، با این همه، دامنه این تغییرات از نظر آماری بسیار محدود بود (جدول ۱). رشد قارچ *R. solani* نیز تحت

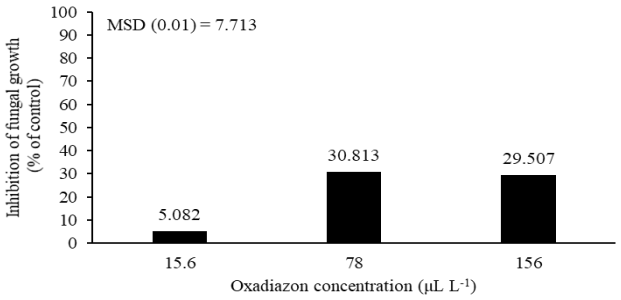
[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOI: 10.61882/gebsj.13.1.11]

تاثیر اُکسادیازون قرار گرفت و دامنه پاسخ آن از نظر آماری گسترده‌تر بود (جدول ۱). گونه *B. cinerea* بیشترین کنشپذیری از اُکسادیازون را همراه با گسترده‌ترین دامنه پاسخ رشد پرگنه آن در میان همه قارچ‌های آزموده شده نشان داد (جدول ۱).



شکل ۱- میزان بازدارندگی رشد قارچ‌های آزموده شده روی محیط کشت سیب‌زمینی دکستروز آگار در دمای ۲۶ درجه سلسیوس در تاریکی که با آزمون توکی همسنجی شده‌اند.

Fig. 1. The inhibition growth rate of the tested fungi on potato dextrose agar medium at 26 °C in dark compared by Tukey test.

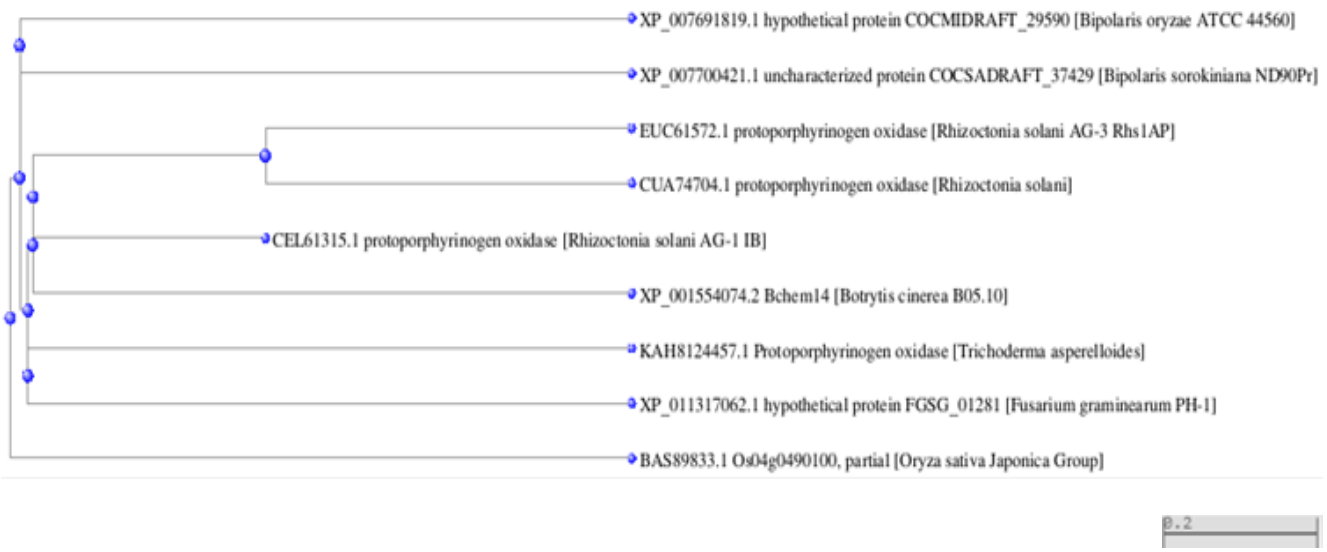


شکل ۲- تاثیرات غلظت‌های نابرابر اُکسادیازون افزوده شده به محیط کشت سیب‌زمینی دکستروز آگار (محیط کشت پایه) بر میزان بازدارندگی رشد قارچی در دمای ۲۶ درجه سلسیوس که با آزمون توکی همسنجی شده‌اند.

Fig. 2. Effect of different concentrations of oxadiazon amended to potato dextrose agar (used as the basal medium) on the inhibition of fungal growth at 26 °C in dark compared by Tukey test.

نتایج واکاوی رایانه‌ای: جستجوی بلاست با پروتئین پروتوپورفیرینوژن اُکسیداز میتوکندریایی برنج در پایگاه داده NCBI به پروتئین فرضی COCMIDRAFT_29590 از گونه Bipolaris oryzae ATTCC 44560 (XP_007691819.1) و پروتئین توصیف نشده COCMIDRAFT_37429 از گونه *Bipolaris sorokiniana* ND90Pr (XP_007700421.1) انجامید. کاربرد توالی پروتئین COCMIDRAFT_29590 برای جستجوی ژنوم *T. asperelloides* به دستیابی به توالی پروتئین پروتوپورفیرینوژن اُکسیداز، KAH8124457.1 در این گونه انجامید که خود برای جستجوی ژنوم گونه‌های *B. cinerea*، *F. graminearum* و *R. solani* به کار گرفته شد. بدینسان، توالی پروتئین Xp_001554074.2 Bchem14 از *B. cinerea* B05.10، پروتئین فرضی FGSG_01281 (XP_011317062.1) از گونه *F. graminearum PH-1*، پروتوپورفیرینوژن اُکسیدازهای (EUC61572.1) از گونه *R. solani* AG-3 Rhs1AP، (CEL61315.1) از گونه *R. solani* AG-1 IB، و (CUA74704.1) از همان گونه به دست آورده شدند. بدینسان، آنزیم پروتوپورفیرینوژن اُکسیداز در قارچ‌های حقیقی نیز هست و اُکسادیازون بسان یک زارکش تماسی و هم سیستمیک شاید از کنشگری آن در میتوکندری‌های قارچی جلوگیری و تنفّس میتوکندریایی آن‌ها را مختل کند. کاربرد COBALT به درختی با ۱۷ گره انجامید که در آن پروتئین‌های *Bipolaris* بالاترین شاخه‌ها را به خود اختصاص داده بودند، حال آن که توالی‌های آنزیم‌های *R. solani*، و *Botrytis cinerea* خوشه جداگانه‌ای را تشکیل دادند. آنزیم‌های این دو گونه در این پژوهش بیشترین کنشپذیری را از اُکسادیازون نشان دادند. پروتئین آنزیم *T. asperelloides* و پروتئین فرضی قارچ *F. graminearum* PH-1 بنیادین‌ترین خوشه درخت قارچی توای‌های پروتئینی پروتوفیبرینوژن اُکسیداز را تشکیل دادند. توالی آنزیم برنج نیز بسان شاهد برون‌گروه (Outgroup) به کار گرفته شد و در زیر همه آنزیم‌های قارچی جای گرفت (شکل ۳).

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOI: 10.61882/gebsj.13.1.11]



شکل ۳- درخت همردیف‌سازی کوبالت توالی‌های پروتوپورفیرینوژن اُکسیداز قارچ‌های *Bipolaris* sp.، *Botrytis cinerea*، *Fusarium graminearum*، *Rhizoctonia solani* و *Trichoderma asperelloides* در همسنجی با برون‌گروه گروه Japonica از *Oryza sativa*

Fig. 3. The COBALT alignment tree of protoporphyrinogen oxidase sequences from the fungi *Bipolaris* sp., *Botrytis cinerea*, *Fusarium graminearum*, *Rhizoctonia solani*, and *Trichoderma asperelloides* as compared to that from the outgroup, *Oryza sativa* Japonica group

جدول ۱- تاثیرات مقایسه‌ای برهمکنش گونه‌های قارچی و غلظت‌های اُکسادیازون بر میزان بازدارندگی رشد قارچی در دمای ۲۶ درجه سلسیوس در تاریکی که با آزمون توکی آشکار شده‌اند، MSD (0.01) = 23.781؛ میانگین‌های با دستکم یک حرف مشترک در نام گروه توکی از نظر آماری ناهمگونی معنی‌داری ندارند.

Table 1. The comparative interaction effects of fungal species and oxadiazon concentrations on the rate of fungal growth inhibition at 26 °C in dark as revealed by Tukey test, MSD (0.01) = 23.781; The means of at least one common letter in Tukey group name are not statistically of significant difference.

Fungus species	Concentration (µL L^{-1})	Inhibition growth (% of control)
Botrytis cinerea	15.7	18.995^{cde}
	78.5	47.709^{ab}
	157	49.018^{a}
Trichoderma asperelloides	15.7	0.000^{e}
	78.5	6.039^{de}
	157	11.686^{de}
Fusarium graminearum	15.7	1.121^{de}
	78.5	17.562^{cde}
	157	17.176^{cde}
Rhizoctonia solani	15.7	0.387^{e}
	78.5	44.451^{ab}
	157	44.823^{ab}
Bipolaris sp.	15.7	4.906^{de}
	78.5	38.303^{abc}
	157	24.830^{bcd}

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOI: 10.61882/gebsj.13.1.11]

بحث

این پژوهش با بررسی مهمّترین گونه‌های قارچی بیمارگر جهان و قارچ *T. asperelloides* بسان یک زیومهارگر قارچی انجام گرفت. قارچ‌های *Trichoderma* بسان زیومهارگرهای موثر علیه قارچ‌ها و تخم‌قارچ‌های (Oomycetes) بیمارگر گیاهان شناخته می‌شوند. برخی جدایه‌ها می‌توانند هیژگان (حشرات)، نَخمان‌ها (نماتدها) و حتّی زازها را مهار کنند. برخی می‌توانند مسیرهای پدافند گیاهی تحت تنظیم با افزولان‌های گیاهی، اسید سالیسیلیک، اسید جاسمونیک (Jasmonic acid)، و اتیلن را برانگیزند (Pakdaman and Mohammadi 2020). گونه *T. asperelloides* بسان یک مولّد نیرومند ترکیبات پادزی گُریزا شناخته می‌شود (Phoka *et al.*, 2020) و چنین گونه‌ای می‌تواند کنشگری پادزیستی دوربردتری داشته باشد (Pakdaman *et al.*, 2013). گونه‌های *Trichoderma* انواع گوناگونی از آلفا-۳ و۱-گلوکانازها و بتا-٤و۱-گلوکانازها (مانند سلّولازها و کیتینازها) را تولید می‌کنند و بسان تَروینَندگان (Colonizers) نیرومند ماده آلی خاک شناخته می‌شوند (Reitner *et al.*, 2011). از این روی انتظار می‌رود که گونه‌های *Trichoderma* مانند *T. asperelloides* ماده گیاهی به جای مانده پس از تیمار با زازکش را بترویننند، بر جمعیّت خود بیفزایند و از توان زادمایه قارچ‌های بیمارگر بکاهند. همچنین با نگرش به جای گرفتن زازکُش اُکسادیازون در گروه زازکُش‌های گروه "ب" با احتمال سرطان‌زایی برای مردم (Heidari 2013)، گونه‌های *Trichoderma* بسان بیشازیندگان قارچی (Mycoremediators) توانمند شناخته شده می‌توانند از پیامدهای ناخواسته بازمانده‌های زازکش بکاهند (Pakdaman and Mohammadi 2020). بدینسان، آن‌ها می‌توانند در مدیریّت کارآمد بازمانده‌های گیاهی و بهبود سلامت و بارخیزی خاک کشاورزی سودمند باشند (Devika *et al.*, 2019). در این پژوهش، گونه *T. asperelloides* در همسنجی با همه قارچ‌های بیمارگر آزموده شده از بیشترین اندازه رشد برخوردار بود که این توانمندی از دیدگاه هَماوَردی برای ماده گیاهی و مدیریّت کارآمد بازمانده‌های گیاهی بسیار اُمیدبخش می‌باشد. اُکسادیازون یک زازکُش پیش از سبزشدن زازها یا در اوان سبزشدن آن‌ها است. این مراحل با مراحل آغازین گُوالش (نمو) کشت‌ها و هنگام آلوده شدن گیاهچه‌ها با بیمارگرهای خاکزادی مانند *F. graminearum*، و *R. solani* و افزایش جمعیّت‌های آن‌ها به دنبال زمستان‌گذرانی همزمانی دارند. از این روی، کنشگری پادقارچی زازکشی مانند اُکسادیازون ویژگی برتری خواهد بود، به ویژه چنان که بتواند بدون تاثیر معنی‌دار بر توانمندی رقابتی قارچ زیومهارگر، از رشد قارچ-های بیمارگر بازداری بکند. در این پژوهش، اُکسادیازون به ترتیب بیشترین سمّیّت را علیه *B. cinerea*، *R. solani* و *Bipolaris* sp. نشان داد ولی تاثیر اندکی بر *T. asperelloides*، و *F. graminearum* داشت (شکل ۱). با در نظر گرفتن تاثیر اندک اُکسادیازون بر قارچ زیومهارگر *T. asperelloides* و رشد بسیار تند آن در همسنجی با سه گونه دیگر، گمان می‌رود که اُکسادیازون و *T. asperelloides* می‌توانند در مدیریّت تلفیقی بیماری‌های مهمّ شماری از کشت‌های یک برنامه گردش زراعی به کار گرفته شوند.

اُکسادیازون با بازداری کنشگری آنزیم پروتوپورفیرینوژن اُکسیداز یا پروتوکس (Protox, EC 1.3.3.4)، واپسین آنزیم مسئول مرحله هفتم در زیستساخت پروتوپورفیرین ۹، اثر زازکُشی خود را اعمال می‌کند. این آنزیم یک آنزیم مهمّ در جهان زیست‌شناسی، بسان یک مرحله عمومی در ساخت بسیاری از متالوپورفیرین‌ها (Methalloporphyrins) است (Barker *et al.*, 2020) که از میتوکندری‌های مخمّر *Saccharomyces cerevisiae* نیز جدا و خالص‌سازی شده است (Camadro *et al.*, 1994). بازداری این آنزیم می‌تواند به انباشتگی سوبسترہ آن، پروتوپورفیرینوژن و انتشار آن از جایگاه اندامکی آن به درون سیتوپلاسم (Matringe *et al.*, 1989) و اُکسید شدن سوبسترہ انباشت شده با آنزیم‌های اُکسید کننده جایگاه‌هایی مانند غشای پلاسمایی به یک میانجی پورفیرینی واکنشگر به نور (Photoreactive) به نام پروتوپورفیرین (Protoporphyrin) بینجامد که چنین می‌سهد که انباشتگی این مولکول‌ها به آسیب دیدگی بافتی انگیخته شده با نور در اثر زازکُش‌های دی‌فنیل اتر منجر شود (Jacobs *et al.*, 1991). از این رو، هستی برخی رنگیزه‌ها در قارچ‌ها می‌تواند آن‌ها را از گزند واکنش‌های نوری پاس بدارد. دلیل دیگر برای واکنش‌های ناهمگون قارچ‌های آزموده شده شاید توانمندی برخی از قارچ‌ها برای بیان بیشتر ژن protophybrinogen IX oxidase باشد (Liu *et al.*, 2022). ژن‌های آنزیم‌های protophybrinogen IX oxidase با پایستگی در برابر با زازکُش، می‌تواند کاربری‌های زیودانشگرانه در

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOI: 10.61882/gebsj.13.1.11]

آفرینش گیاهان متحمّل به زازکُش داشته باشد (Larue *et al.*, 2020). با در نظر گرفتن کاروری بایای تتراپایرول‌ها در برداشت نور، انتقال انرژی، انتقال عرض غشایی پیام بیوشیمیایی، زهرزدایی، و پایستگی سیستمیک اندوخته در گیاهان (Brzezowski *et al.*, 2019) کنشگری بازداری/ کاسته شده آنزیم پروتوپورفیرینوژن اُکسیداز در قارچ‌های بیمارگر تیمار شده با اُکسادیازون شاید به دشواری‌هایی در انتقال عرض غشایی پیام بیوشیمیایی در این قارچ‌ها، و زهرزدایی سوختسازه‌های سمّی ترشُح شده به قلمروهای آن‌ها بینجامد و پایستگی آن‌ها را در برابر زیومهارگرهایی مانند *T. asperelloides* کاهش بدهد. این اثر افزون بر کاهش اندازه رشد قارچ بیمارگر می‌باشد و به برتری‌های اُکسادیازون در مدیریّت تلفیقی بیماری‌های گیاهی می‌افزاید. کاربرد غلظت‌های میکرومولار پروتوپورفیرین ۹ به کنشپذیری اُکسیداسیون نوری پروتئین‌ها و چربی‌های هاگ‌های آب کشیده *F. poae*، و *F. culmorum* در شرایط تیمار سوسپانسیون‌های هاگ‌های آن‌ها با نور با دزهای ۵۰–۲۰۰ کیلوژول بر متر مربّع می‌گردد و اُکسیداسیون اجزای یاخته به دنبال کنشپذیری از نور به آسیب‌دیدگی تراوایی غشاها و سرکوب تندش هاگ در طی کشت آن‌ها روی محیط غذایی می‌انجامد (Vorobey and Pichuk 2008). همچنین، کنشگری پویای با نور و پادقارچی جفت شدن پروتوپورفیرین ۹ با کیتوزان به تازگی نشان داده شده است (Dibona-Villanueva and Fuentealba 2022). با درنظرگرفتن اثر اُکسادیازون در انگیزش پروتوپورفیرین درونی علیه برخی از قارچ‌های آزموده شده، کاربرد چنین انگیزندگانی به جای تیمار مستقیم با کنشپذیرکنندگان به نور (Photosensitizers) می‌تواند شیوه‌ای برای مهار قارچ‌های بیمارگر گیاهان در نظر گرفته شود. این کار فهرست ترکیبات شیمیایی قابل کاربری در مهار بیمارگرهای قارچی گیاهان را گسترش می‌دهد. افزون بر این، به گمان می‌رسد که گونه‌های *Trichoderma* بتوانند رخنه کنشپذیر کنندگان به نور یا انگیزندگان آن‌ها (مانند اُکسادیازون) را به درون یاخته‌های ریززیان آسان کنند، و آسانی دستیابی آن‌ها به اهداف خود را بیفزایند، و با ترشُح آنزیم‌های شکافنده دیواره یاخته (کیتینازها، گلوکانازها، و پروتئینازها) و نیز پپتایبول‌ها به همفزایی اثرات پادریززی و پادقارچی آن‌ها بینجامند. پپتایبول‌ها مجاری یونی وابسته به ولتاژ را در غشای پلاسمایی تشکیل می‌دهند، برتراوایی غشا می‌افزایند و با نشت سیتوپلاسمی، مرگ یاخته را برمی‌انگیزند (Tamandegani *et al.*, 2020). خرده‌های کیتین و کیتوزان رها شده از دیواره یاخته با مولکول‌های کنشپذیر کننده به نور جفت می‌شوند و بر کنشگری‌های پادقارچی پویای با نور می‌افزایند. درمان پادریززی پویای با نور (Antimicrobial Photodynamic Therapy, PDT) بسان جایگزینی در حال رشد برای بی‌کنش کردن ریزجانداران در بسترهای زیست‌محیطی (Alves *et al.*, 2015; Mesquita *et al.*, 2014) می‌تواند برای بی‌کنش کردن دامنه‌ای از اشکال ریززی‌ها (اشکال رویشی و هاگ‌ها) بدون آسیب رساندن قابل توجّه به بافت‌های میزبان و بدون پیدایش پایستگی به فرآیند کنشپذیر کردن به نور به کار گرفته شود (Gamelas *et al.*, 2023). درمان پادریززی پویای با نور با کامیابی برای بی‌کنش کردن یا کشتن پژیاختگان یا قارچ‌ها در میزبان‌های جانوری و زیستگاه‌ها به کار بسته شده است (Beirão *et al.*, 2014; Dai *et al.*, 2012). این درمان پادریززی بر پایه اجزای غیرسمّی اُستوار است: یک کنشپذیر کننده به نور، نور مرئی، و اُکسیژن ($^3O_2$). تلفیق این سه جزء گونه‌های واکنشگر اُکسیژن (Reactive Oxygen Species, ROS) مانند اُکسیژن تنها (Singlet oxygen, $^1O_2$) و بنیان‌های آزاد را آزاد می‌سازد که مسئول آسیب کُشنده اُکسیداتیو اهداف ریززی‌ها (چربی‌ها، پروتئین‌ها، و اسیدهای هسته‌ای) می‌باشند که به مرگ یاخته‌های هدف بدون آسیب رساندن معنی‌دار به یاخته‌های میزبان می‌انجامند (Rodrigues *et al.*, 2013). دی‌فنیل اترها (Matringe *et al.*, 1989)، N–ایزوکسازولینیل‌فنیل‌تریازینون‌ها (Wang *et al.*, 2019)، فنوکسی‌پایریدین‌ها (Zhao *et al.*, 2022)، و تتراهیدروفتالیمیدوبنزوات‌ها (Chen *et al.*, 2017) کنشگری آنزیم پروتوپورفیرینوژن اُکسیداز را بازداری می‌کنند و شاید اثراتی مانند اثرات اُکسادیازون داشته باشند. هنگامی که *B. cinerea* بیشترین کنشپذیری از اُکسادیازون را نشان داد، *F. graminearum* بیشترین پایستگی را در برابر آن نشان داد. با این همه، اندازه رشد بیشتر قارچ زیومهارگر *T. asperelloides* در همسنجی با همه قارچ‌های آزموده شده بیمارگر گیاهان و کنشپذیری اندک آن از اُکسادیازون توانمندی اُکسادیازون و این قارچ زیومهارگر برای مدیریّت تلفیقی بیماری‌های مهمّ کشت‌های یک برنامه گردش زراعی را نشان داد. افزون بر کنشپذیر کنندگان به

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOI: 10.61882/gebsj.13.1.11]

نور، زازکُش‌های بازدارنده پروتوپورفیرینوژن اُکسیداز مانند اُکسادیازون گزینه دیگری را برای تیمار کنش‌گری پویای با نور پادریزی در کشاورزی پیشنهاد می‌کنندکه جنگ‌افزارهای در دسترس برای پاسداری از گیاهان را گسترش می‌دهد. نکته دیگر این که با نگرش به اهمّیّت میتوکندری‌ها در پیدایش پایستگی در برابر آزول‌ها از راه کاروَری در هومئوستازیس (Homeostasis) آهن و زیست‌ساخت چربی‌ها، و با نگرش به اهمّیّت میتوکندری‌ها در آزارش (Virulence) قارچ‌های بیمارگر و رشد در شرایط پُرتنش درون میزبان (Song *et al.*, 2020) هنایش پادقارچی اُکسادیازون بر میتوکندری‌های قارچ‌های بیمارگر می‌تواند از دیدگاه مدیریّت مقاومت قارچ‌های بیمارگر گیاهان به قارچکش‌های آزول بازدارنده زیست‌ساخت استرول‌ها و هم شاید در کاهش آزارش آن‌ها در گیاهان نیز حائز اهمّیّت باشد.

ابزاری مانند COBALT همردیف‌سازی چندگانه پیشرونده توالی-های پروتئینی را انجام می‌دهد که با مجموعه‌ای از جفتی به دست آمده از پایگاه داده‌های دامین‌های حفاظت شده (Conserved domain database)، پایگاه داده‌های موتیف پروتئین (Protein motif database)، و تشابه توالی موضعی با بهره‌گیری از به ترتیب PRS-BLAST، BLASTP، و PHI-BLAST یاری داده می‌شود (Papadopoulos and Agarwala 2007). بررسی درخت COBALT توالی‌های پروتئینی آنزیم‌های پروتوپورفیرینوژن قارچ-های بررسی شده نشان می‌دهد که تفاوت‌های توالی در دامین‌ها و موتیف‌های آنزیم‌های این قارچ‌ها با کنشپذیری‌های ناهمگون آن‌ها از زازکُش اُکسادیازون همخوانی دارند که شاید به دلیل میل ترکیبی متفاوت آن‌ها با اُکسادیازون باشند.

سپاسگزاری: این مقاله بر پایه پروژه کارشناسی دانشجو (نگارنده نخست) تهیّه شده است که در آزمایشگاه بیماری‌شناسی گیاهی گروه گیاهپزشکی دانشکده کشاورزی دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان به انجام رسید.

منابع

References

Alves, E., Faustino, M. A. F, Neves, M. G. P. M. S., Cunha, Â., Nadais, H., & Almeida, A. (2015). Potential applications of porphyrins in photodynamic inactivation beyond the medical scope. Journal of Photochemistry and Photobiology C: Photochemistry Reviews, 22, 34-57. doi: 10.1016/j.jphotochemrev.2014.09.003

Barker, A. L., Barnes, H., & Dayan, F. E. (2020). Conformation of the intermediates in the reaction catalyzed by protoporphyrinogen oxidase: an in silico analysis. International Journal of Molecular Sciences, 21(24), 9495. doi: 10.3390/ijms21249495

Beirão, S., Fernandes, S., Coelho, J., Faustino, M. A. F. F., Tomé, J. P. C. C., et al., (2014). Photodynamic inactivation of bacterial and yeast biofilms with a cationic porphyrin. Photochemistry & Photobiology, 90(6), 1387-1396. doi: 10.1111/php.12331

Brzezowski, P., Ksas, B., Havaux, M., Grimm, B., Chazaux, M., Peltier, G., Johnson, X., & Alric, J. (2019). The function of protoporphyrinogen IX oxidase in chlorophyll biosynthesis requires oxidised plastoquinone in Chlamydomonas reinhardtii. Communications Biology, 2, 159. doi: 10.1038/s42003-019-0395-5

Camadro, J. M., Thome, F., Brouillet, N., & Labbe, P. (1994). Purification and properties of protoporphyrinogen oxidase from the yeast Saccharomyces cerevisiae. Mitochondrial location and evidence for a precursor from the protein. The Journal of Biological Chemistry, 269(51), 32085-32091. doi: 10.1016/S0021-9258(18)31604-1

Chen, L., Zhang, Y., Yu, H., Cui, D., & Li, B. (2017). Tetrahydrophthalimidobenzoates as protoporphyrinogen IX oxidase inhibiting herbicides. Pesticide Biochemistry and Physiology, 139, 40-45. doi: 10.1016/j.pestbp.2017.04.007

Dai, T., Fuchs, B. B., Coleman, J. J., Prates R. A., Astrakas C, st Denis, T. G., Ribeiro, M. S., Mylonakis, E., Hamblin, M. R., & Tegos, G. P. (2012). Concepts and principles of photodynamic therapy as an alternative antifungal discovery platform. Frontiers in Microbiology, 3, 120. doi: 10.3389/fmicb.2012.00120

Dayan, F. E., Romagni, J. G., Duke, S. O., Robert, I. K., & William, C. K. (2001). Protoporphyrinogen Oxidase Inhibitors, Handbook of Pesticide Toxicology.

Devika, O. S., Pail, S., Sarkar, D., Singh, R. R., Singh, S., Parihar, M., Parewa, H. P., Pal, S., Singh, H. B., & Rakshit, A. (2019). Trichoderma: a part of possible answer towards crop residue disposal. Journal of Applied and Natural Science, 11(2), 516-523. doi: 10.31018/jans.v11i2.2090

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOI: 10.61882/gebsj.13.1.11]

Dibona-Villanueva, L., & Fuentealba, D. (2022). Protoporphyrin IX-chitosan oligosaccharide conjugate with potent antifungal photodynamic activity. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 70(30), 9276-9282. doi: 10.1021/acs.jafc.2c01644

Gamelas, S. R. D., Sierra-Garcia, I. N., Tomé, A. C., Cunha, Â., & Lourenço, L. M. O (2023). In vitro photoinactivation of Fusarium oxysporum conidia with light-activated ammonium phthalocyanines. International Journal of Molecular Sciences, 24, 3922. doi: 10.3390/ijms24043922

Heidari, A. (2013). A review on the position of the carcinogenic hazards of pesticides registered in Iran. Plant Protection Journal, 6(1), 1-16. (In Persian)

Hu, M., Lu, X., Qin, S., Liu, R., Wang, Q., Lu, C., & Li, W. (2024). Research progress on the biosynthesis, activity and application of natural tetrapyrrole compounds. Arabian Journal of Chemistry, 17(5), 105736. doi: 10.1016/j.arabjc.2024.105736

Jacobs, J. M., Jacobs, N. J., Sherman, T. D., & Duke, S. O. (1991). Effect of diphenyl ether herbicides on oxidation of protoporphyrinogen to protoporphyrin in organellar and plasma membrane enriched fractions of barley. Plant Physiology, 97(1), 197-203. doi: 10.1104/pp.97.1.197

Larue, C. T., Ream, J. E., Zhou, X., Moshiri, F., Howe, A., Goley, M., Sparks, O. C., et al., (2020). Microbial HemG-type protoporphyrinogen IX oxidase enzymes for biotechnology applications in plant herbicide tolerance traits. Pesticide Management Science, 76(3), 1031-1038. doi: 10.1002/ps.5613

Lipman, D. J., & Pearson, W. R. (1985). Rapid and sensitive protein similarity searches. Science, 227 (4693), 1435-1441. doi: 10.1126/science.2983426

Liu, X., Deng, X. J., Li, C. Y., Xiao, Y. K., Zhao, K., Guo, J., Yang, X. R., et al. (2022). Mutation of protoporphyrinogen IX oxidase gene causes spotted and rolled leaf and its overexpression generates herbicide resistance in rice. International Journal of Molecular Sciences, 23(10), 5781. doi: 10.3390/ijms23105781

Matringe, M., Camadro, J. M., Labbe, P., & Scalla, R. (1989). Protoporphyrinogen oxidase inhibition by three peroxidizing herbicides: oxadiazon, LS 82-556 and M&B 39279. FEBS Letters, 245(1-2), 35-38. doi: 10.1016/0014-5793(89)80186-3

Matringe, M., Camadro, J. M., Labbe, P., & Scalla, R. (1989). Protoporphyrinogen oxidase as a molecular target for diphenyl ether herbicides. The Biochemical Journal, 260(1), 231-235. doi: 10.1042/bj2600231

Mesquita, M. Q., Menezes, J. C. J. M. D. S., Neves, M. G. P. M. S., Tomé, A. C., Cavaleiro, J. A. S, Cunha, Â., Almeida, A., Hackbarth, S., Röder, B., & Faustino, M. A. F. (2014). Photodynamic inactivation of bioluminescent Escherichia coli by neutral and cationic pyrrolidine-fused chlorins and isobacteriochlorins. Bioorganic & Medicinal Chemistry Letters, 24(3), 808-812. doi: 10.1016/j.bmcl.2013.12.097

Molina, A., Volrath, S., & Guyer, D. (1999). Inhibition of protoporphyrinogen oxidase expression in Arabidopsis causes a lesion-mimic phenotype that induces systemic acquired resistance. The Plant Journal, 17 (6), 667-678. doi: 10.1046/j.1365-313X.1999.00420.X

Musavi, M. R. (2013). Herbicides: Knowledge and Application. Marze Danesh Press, Iran. 284 pp. (In Persian)

Pakdaman, B. S., & Mohammadi Goltapeh, E. (2018). Weeds, herbicides and plant disease management, pp. 41-178. In: Lichtfouse, E. (ed). Sustainable Agriculture Reviews 31, Biocontrol. Springer, Germany. doi: 10.1007/978-3-319-94232-2_3

Pakdaman, B. S., & Mohammadi, N. (2020). Creation of Trichoderman: From an idea to realization. Journal of Biotechnology & Bioresearch 2 (3), JBB.000540.2020

Pakdaman, B. S., Mohammadi Goltapeh, E., Soltani, B. M., Talebi, A. A., Naderpoor, M., Kruszewska, J. S., Piłsyk, S., Sarrocco, S., & Vannacci, G. (2013). Toward the quantification of confrontation (dual culture) test: a case study on the biological control of Pythium aphanidermatum with Trichoderma asperelloides. Journal of Biofertilizers & Biopesticides, 4, 2. doi: 10.4172/2155-6202.1000137

Papadopoulos, J. S., & Agarwala, R. (2007). COBALT: constraint-based alignment tool for multiple protein sequences. Bioinformatics, 23, 1073-1079. doi: 10.1039/bioinformatics/btm076

Phoka, N., Suwannarach, N., Lumyong, S., Ito, S., Matsui, K., Arikit, S., & Sunpapao, A. (2020). Role of volatiles from the endophytic fungus Trichoderma asperelloides PSU-P1 in biocontrol potential and in promoting the plant growth of Arabidopsis thaliana. Journal of Fungi, 6, 341. doi: 10.3390/jof6040341

Reithner, B., Ibarra-Laclette, E., Mach, R. L., & Herrera-Estrella, A. (2011). Identification of mycoparasitism-related genes in Trichoderma atroviride. Applied and Environmental Microbiology, 77(13), 4361-4370. doi: 10.1128/AEM.00129-11

Rodrigues, G. B., Dias-Baruffi, M., Holman, N., Wainwright, M., & Braga, G. U. L. (2013). In vitro photodynamic inactivation of Candida species and mouse fibroblasts with phenothiazinium photosensitisers and red light. Photodiagnosis and Photodynamic Therapy, 10(2), 141-149. doi: 10.1016/j.pdpdt.2012.11.004

Singh, R. S. (2001). Plant Disease Management. Science Publishers, United States.

Song, J., Zhou, J., Zhang, L., & Li, R. (2020). Mitochondria-mediated azole drug resistance and fungal pathogenicity: opportunities for therapeutic

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOI: 10.61882/gebsj.13.1.11]

development. Microorganisms, 8(10), 1574. doi: 10.3390/microorganisms8101574

Tamandegani, P. R., Marik, T., Zafari, D., Balázs, D., Vágvölgyi, C., Szekeres, A., & Kredics, L. (2020). Changes in peptaibol production of Trichoderma species during in vitro antagonistic interactions with fungal plant pathogens. Biomolecules, 10(5), 730. doi: 10.3390/biom10050730

Vorobey, A. V., & Pinchuk, S. V. (2008). Photodamage to spores of Fusarium fungi sensitized by protoporphyrin IX. Biophysics, 53, 386-389. doi: 10.1134/S0006350908050114

Wang, D. W., Zhang, R. B., Yu, S. Y., Liang, L., Ismail, I., Li, Y. H., Xu, H., Wen, X., & Xi, Z. (2019). Discovery of novel N-isoxazolinylphenyltriazinones as promising protoporphyrinogen IX oxidase inhibitors. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 67(45), 12382-12392. doi: 10.1021/acs.jafc.9b04844

Zhao, L. X., Peng, J. F., Liu, F. Y., Zou, Y. L., Gao, S., Fu, Y., & Ye, F. (2022). Discovery of novel phenoxypyridine as promising protoporphyrinogen IX oxidase inhibitors. Pesticide Biochemistry and Physiology, 184, 105102. doi: 10.1016/j.pestbp.2022.105102

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOI: 10.61882/gebsj.13.1.11]