دانش بیماری‌شناسی گیاهی
سال ۱۳، جلد ۱، پاییز و زمستان ۱۴۰۲
Plant Pathology Science
Vol. 13(1), 2024
(eISSN:2588-6290, pISSN:2251-9270)
Website: http://yujs.yu.ac.ir/pps/

Applied Article

The role of fungal volatile organic compounds in plant disease management

Donya Abshang, Maryam Mirtalebi✉
Department of Plant Protection, College of Agriculture, Shiraz University, Shiraz, Iran

Received: 2024.01.31 Accepted: 2024.06.02
Abshang, A., & Mirtalebi, M. (2024). The role of fungal volatile organic compounds in plant disease management. *Plant Pathology Science, 13(1),* 65-74.

Abstract

Volatile organic compounds (VOCs) are carbon-based organic chemicals derived from primary or secondary metabolism which are released as gases from different solids and liquids. Many intra- and inter-kingdom ecological interactions between living organisms take place through VOCs. The volatile organic compounds released by pathogenic fungi have a negative effect on the growth of plants. The release of volatiles by these fungi in the soil inhibits growth and results in a decrease in shoot length, root surface area, and plant biomass. In addition to negatively impacting plant development, these compounds generated by pathogenic fungi can also serve as growth regulators, modifying plant architecture and stimulating growth. The promotion of plant growth can, consequently, be beneficial for pathogens by offering a larger habitat for surface colonization and increasing their survival. These compounds also increase the biosynthesis of strigolactones and root growth in interaction with fungi, facilitating the identification of mycorrhizal fungi for the roots, increasing the colonization of fungi on the roots. The antibiotic effects of VOCs are involved in the inhibition of many plant pathogens. Some of these fungal compounds have inhibitory activity in the soil and some have insect repellent and nematicidal properties.

Keywords: Biological control, Promotion of plant growth, Signaling dialogue

✉ Corresponding author:
mmirtalebi@shirazu.ac.ir

مقاله کاربردی

نقش ترکیب‌های آلی فرار قارچ‌ها در مدیریت بیماری‌های گیاهی

دنیا آبشنگ، مریم میرطالبی✉

گروه گیاه‌پزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شیراز، شیراز، ایران

دریافت: ۱۳/ ۰۳/ ۱۴۰۲ پذیرش: ۱۱/ ۱۱/ ۱۴۰۲

آبشنگ، د.، میرطالبی، م. (۱۴۰۲). نقش ترکیب‌های آلی فرار قارچ‌ها در مدیریت بیماری‌های گیاهی. *دانش بیماری‌شناسی گیاهی، ۱۳ (۱)*، ۷۴-۶۵.

چکیده

ترکیب‌های آلی فرار، مواد شیمیایی آلی مبتنی بر کربن هستند که از متابولیسم اولیه یا ثانویه مشتق شده‌اند و به صورت گاز از جامدات و مایعات مختلف آزاد می‌شوند. بسیاری از برهمکنش‌های بوم‌شناختی درون و بین سلسله‌ای در بین موجودات زنده از طریق ترکیب‌های آلی فرار رخ می‌دهد. ترکیب‌های آلی فرار قارچ‌های بیمارگر، اثر منفی بر رشد گیاهان دارند. آزاد شدن مواد فرار توسط این قارچ‌ها در خاک، رشد گیاه را مهار می‌کند و منجر به کاهش طول شاخه، سطح ریشه و زیست‌توده گیاه می‌شود. علاوه بر تأثیر منفی بر رشد گیاه، این ترکیب‌های تولید شده توسط قارچ‌های بیمارگر نیز می‌توانند به‌عنوان تنظیم کننده رشد، معماری گیاه را تغییر دهند و باعث تحریک رشد گیاه شوند. در نتیجه افزایش رشد گیاهان به دلیل ایجاد زیستگاه بزرگتر برای استقرار سطحی و افزایش بقای آن‌ها می‌تواند برای بیمارگرها مفید باشد. همچنین این ترکیب‌ها در برهمکنش با قارچ‌ریشه‌ها، سنتز زیستی استریگولاکتون‌ها و رشد ریشه را افزایش می‌دهند و شناسایی قارچ‌ریشه را برای ریشه‌ها آسان می‌کنند و باعث افزایش استقرار قارچ‌ریشه روی ریشه‌ها می‌شوند. اثرات آنتی‌بیوتیکی این ترکیب‌ها در مهار بسیاری از بیمارگرهای گیاهی دخیل است. برخی از این ترکیب‌های فرار قارچی فعالیت بازدارندگی در خاک و برخی خاصیت دورکنندگی حشرات و نماتدکشی دارند.

واژگان کلیدی: مهارزیستی، تحریک رشد گیاه، گفتگوی سیگنالی

مقدمه

شناسایی ترکیب‌های آلی فرار (VOCs= Volatile organic compounds)، یک زمینه تحقیقاتی نوظهور با اثرات فراوان در پزشکی، کشاورزی، زیست‌فناوری و علوم‌پایه است (Lemfack et al. 2018). ترکیب‌های آلی فرار، جامدات و مایعات مبتنی‌بر کربن هستند که به آسانی با تبخیر در فشار یک صدم کیلو پاسکال و دمای ۲۰ درجه سلسیوس وارد فاز گاز می‌شوند. بیشتر آن‌ها محلول در چربی هستند و در نتیجه، حلالیت آن‌ها در آب کم است. ترکیب‌های آلی فرار دارای وزن مولکولی کم، فشار بخار بالا و دمای جوش پایین هستند. این ویژگی‌ها، تبخیر و انتشار در

سطح زمین و زیرزمین را از طریق منافذ پر از گاز و آب در خاک و محیط‌های قارچ‌ریشه تسهیل می‌کند. این ترکیب‌ها توسط طیف گسترده‌ای از جانداران مانند قارچ‌ها تولید می‌شوند (Effah et al. 2019).

ترکیب‌های آلی فرار قارچ‌ها

تقریباً ۲۵۰ ترکیب آلی فرار از قارچ‌ها شناسایی شده‌اند که به صورت مخلوطی از هیدروکربن‌های ساده، آلکن‌ها، کتون‌ها، ترپن‌ها، بنزنوئیدها، پیرازین‌ها، اسیدها، هتروسیکل‌ها، آلدئیدها، الکل‌ها، فنل‌ها، تیول‌الکل‌ها و تیواسترها وجود دارند. ترکیب‌های آلی فرار قارچی از هر دو مسیر متابولیسم اولیه و ثانویه مشتق می‌شوند که عمدتاً از اکسیدشدن گلوکز از واسطه‌های مختلف تشکیل می‌شوند (Korpi et al. 2009). بسیاری از این ترکیب‌ها بوهای متمایزی دارند، بنابراین علاقه به ترکیب‌های آلی قارچی احتمالاً با قارچ‌هایی مانند دنبلانها که در آشپزی بسیار ارزشمند هستند، آغاز شده است. این قارچ‌ها ترکیب‌های آلی فرار شامل الکل‌ها، آلدئیدها، ترپن‌ها، آروماتیک‌ها و تیول‌ها را از خود منتشر می‌کنند (Fraatz & Zorn 2011).

روش جداسازی و تشخیص ترکیب‌های آلی فرار قارچی

مشخصات این ترکیب‌های در یک گونه یا سویه معین بسته به بستر، مدت زمان نهفتگی، نوع مواد غذایی، دما و سایر پارامترهای محیطی متفاوت خواهد بود. در حال حاضر، طیف‌سنجی جرمی - کروماتوگرافی‌گازی (Gas Chromatography–Mass Spectrometry)، به دلیل قدرت بالای جداسازی و تشخیص، روش اصلی برای تشخیص ترکیب‌های آلی فرار قارچی است. با این حال، یکی از محدودیت‌های این روش این است که نمی‌توان آن‌را برای شناسایی ترکیب‌های جدید به کار برد. ریزاستخراج با فاز جامد (Solid Phase Microextraction) از روش‌های دیگری است که برای جذب و تشخیص این ترکیب‌ها در فضای بالای کشت می‌توان از آن استفاده کرد. بینی‌الکترونیکی (Electronic Nose) نیز یک پیشرفت جدید امیدوارکننده در تشخیص ترکیب‌های فرار قارچی است (Zhao et al. 2022).

اثر ترکیب‌های آلی فرارِ تولیدشده توسط بیمارگرهای قارچی بر گیاهان

ترکیب‌های فرار منتشر شده توسط قارچ‌های بیماری‌زا با ترکیب‌های منتشر شده از ریشه گیاه متفاوت است. این ترکیب‌های تولیدشده توسط بیمارگر تنوع شیمیایی کمی دارند و به احتمال زیاد به‌عنوان اطلاعات شیمیایی یا محرک‌های شیمیایی برای جذب یا دفع ارگانیسم‌های در حال برهمکنش کاربرد

دارند (Gulati et al. 2020). قارچ‌های بیمارگر و مواد فرار منتشر شده از این گونه قارچ‌ها بر رشد گیاه تأثیر منفی می‌گذارند. ترکیب‌های آلی فرار قارچی مانند ۱-اکتن-۳-اول، ۲-فنیل اتانول، ۳-متیل-۱-بوتانول، ۱-هگزانول، ۳-اکتانول و ترانس-۲-اکتانول به‌عنوان گیازهر (Phytotoxin) گروه‌بندی می‌شوند. ترکیب ۱-اکتن-۳-اول، رشد ریشه را سرکوب می‌کند و باعث سفیدشدن کوتیلدون‌ها در آرابیدوبسیس از طریق تولید H_2O_2 می‌شود و جوانه‌زنی بذر را مختل می‌کند. ترکیب‌های آلی فرار *Fusarium culmorum* (Wm.G. Sm.) Sacc. با محدود کردن در دسترس بودن عناصری مانند آهن، روی، مس و مولیبدن در ریشه، رشد ریشه و ساقه ذرت را تحت تأثیر قرار می‌دهد (Martín-Sánchez et al. 2020). قارچ *Fusarium acuminatum* Ellis & Everh. مواد فرار را در خاک آزاد می‌کند که باعث کاهش طول ساقه، سطح ریشه و زیست‌توده (Biomass) در گوجه‌فرنگی می‌شود (Gulati et al. 2020). مواد فرار تولید شده توسط *Rhizoctonia solani* J.G. Kühn و *Fusarium oxysporum* f. sp. *raphanin* سرعت رشد ریشه را در گیاهچه تربچه کاهش می‌دهد (Moisan et al. 2021). علیرغم اثر منفی بعضی از این ترکیب‌ها روی گیاهان، بسیاری از ترکیب‌های آلی فرار قارچ‌های بیمارگر مانند الکل‌ها، پیرون‌ها (Pyrons)، فنل‌ها، سزکویی‌ترپن‌ها (Sesquiterpenes)، کتون‌ها و آلدئیدها، رشد گیاهان را افزایش می‌دهند. ترکیب‌های آلی فرار تولید شده توسط یک جدایه *R. solani* با تغییر معماری و افزایش زیست توده ریشه آرابیدوپسیس، باعث افزایش مراحل اولیه رشد آن شد. افزایش رشد می‌تواند از طریق بزرگ کردن زیستگاه، باعث افزایش سطوح گیاه برای استقرار بیشتر بیمارگر و افزایش بقای آن شود. توانایی بیمارگرهای قارچی برای تعدیل رشد گیاه از طریق ترکیب‌های آلی فرار احتمالاً گسترده است، زیرا این ترکیب‌ها به عنوان یک سیگنال هشدار (Alert Signal) برای گیاهان عمل می‌کنند که درحالی که ژن‌های دخیل در سیگنال‌دهی اتیلن یا اسید جاسمونیک را کاهش می‌دهند، با تنظیم مثبت ژن‌های دخیل در سیگنال‌دهی اکسین یا سیتوکینین رشد را تسریع می‌کنند. ترکیب‌های آلی فرار قارچی ازطریق سازوکارهای مختلف با تحریک سیستم‌های دفاعی میزبان و القای مقاومت در برابر بیمارگرها، محافظت از گیاه را افزایش می‌دهند. یکی از سازوکارهای مهم، تغییر تعادل جریان یون K^+ و برهم زدن اسیدیته است که از رشد قارچ‌ها و جوانه‌زنی اسپور جلوگیری می‌کند (Kaddes et al. 2019b). نفتالین و مونوترپن‌های تولیدشده در ریشه گوجه‌فرنگی آلوده به *F. oxysporum* دارای اثر ضد باکتریایی هستند (Gulati et al. 2020).

بعضی قارچ‌های خاکزی می‌توانند به‌طور قابل توجهی مقاومت گیاه را به آفات گیاه‌خوار در بالا و زیر زمین بهبود بخشند. با قرارگرفتن در معرض مواد فرار حاصل ازجدایه‌هایی از *R. solani* و *F. oxysporum*، مقاومت میزبان در برابر مگس ریشه و پروانه سفید بزرگ کلم افزایش یافت. این ترکیب‌ها همچنین بر سرعت رشد مگس ریشه و عملکرد کرم پیله‌ساز تأثیر منفی گذاشتند

(Moisan et al. 2021). مـواد فـرار قـارچی همچنـین مـی‌تواننـد تجمـع گلوکوزینـولات را در برگ‌هـا یا ریشه‌های اصلی افزایش دهنـد کـه عملکـرد کـرم پیلـه‌سـاز را کـاهش مـی‌دهـد یـا رشـد لارو را کنـد می‌کند. علاوه بـر ایـن، مـواد فـرار تولیـد شـده توسـط قـارچ‌هـای خـاکزاد مـی‌تواننـد بـر رشـد و رفتـار نماتـد تـأثیر بگذارنـد. مـواد فـرار تولیـد شـده توسـط برخـی از جدایـه‌هـای *F. oxysporum* از خـروج تخـم در نماتـد ریشـه‌گرهـی جلـوگیری مـی‌کنـد و باعـث رشـد آهسـته نماتـد سیسـتی چغندرقنـد می‌شود (Moisan et al. 2021). ترکیـب‌هـای آلـی فـرار بعضـی قارچ‌هـای خـاکزی نـه تنهـا رشـد گیـاه را تعدیل می‌کنند، بلکه دربستر خـاک نیـز منتشـر مـی‌شـوند تـا بـه گیاهـان کمـک کننـد تـا دشـمنان طبیعی عوامل بیماریزا را برای دفاع جذب نمایند.

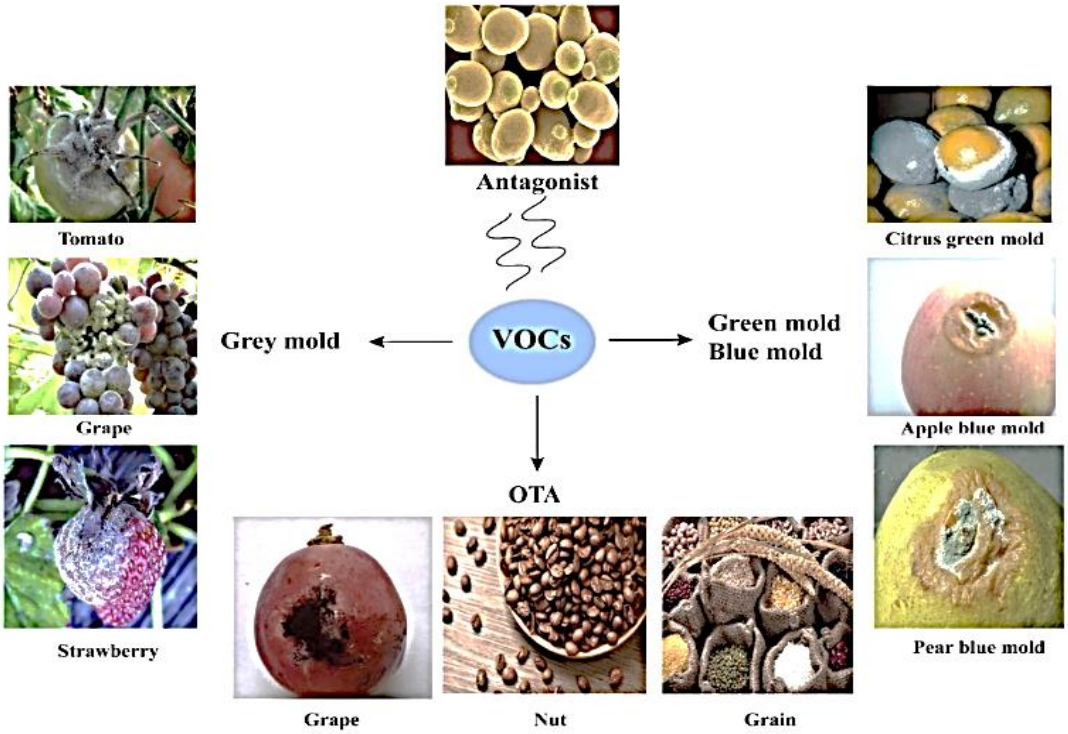
نقش ترکیب‌های آلی فرار در همزیستی قارچ‌ها با ریشه گیاهان

قارچ‌هـای میکـوریز آربوسـکولی در ارتبـاط بـا گیاهـان، از طریـق سـیگنال‌هـای مولکـولی متقابـل یکـدیگر را درک مـی‌کننـد. قبـل از تمـاس فیزیکـی، اسـتریگولاکتونهای (Strigolactones) آزادشـده از ریشـه میزبـان در پاسـخ بـه کمبـود فسـفر باعـث جوانـه‌زنی اسـپور قـارچ، تولیـد ریسـه و انشـعابهای ریسـه‌ها مـی‌شـوند. عـلاوه بـراین، فلاونوییـدها، اسـیدهای چـرب۲-هیدروکسـی، پلـی‌آمـین‌هـا و مونومرهای‌کوتین از جمله ترکیب‌هـای فـرار گیـاهی فعـالی هسـتند کـه بـر طویـل شـدن یـا انشـعابهای ریسـه تـأثیر مـی‌گذارنـد (Gutjahr & Parniske, 2013). اسـپورهـای قـارچ *Gigaspora margarita* W.N. Becker & I.R. Hall. مـواد فـراری منتشـر مـی‌کننـد کـه باعـث افـزایش تـراکم و تعـداد ریشـه های جانبی در آهوماش ژاپنی مـی‌شـود. قـارچ‌هـا همچنـین بـا آزاد کـردن ترکیبهـای آلـی فـرار، زاویـه انشعابات ریشه‌های جـانبی را تغییـر مـی‌دهنـد و جهـت‌گیـری ریشـه‌ی میزبـان را تنظـیم میکننـد و در نتیجه شـانس تمـاس ریسـه‌هـای قـارچ را بـا ریشـه‌هـا در فراریشـه (Rhizosphere) افـزایش مـی‌دهنـد (Sun et al. 2015). ترکیب‌هـای آلـی فـرار قـارچ‌ریشـه، سـنتززیسـتی اسـتریگولاکتون و رشـد ریشـه را افـزایش مـی‌دهـد و ترشـح چنـین ترکیـب‌هـایی در فراریشـه، شناسـایی ریسـه قـارچ را بـرای ریشـه‌هـا تسهیل مـی‌کنـد و اسـتقرار قـارچ روی ریشـه را افـزایش مـی‌دهـد. هورمـون‌هـای گیـاهی، ترکیـب‌هـای آلـی فـرار و ترشـحات‌ریشـه عوامـل مهمـی هسـتند کـه بـرهمکنش بـین گیاهـان میزبـان و قـارچ‌هـای قارچ‌ریشه را تعدیل مـی‌کننـد. گیاهـان مـی‌تواننـد بـین فعـل و انفعـالات همزیسـتی و بیمـاری‌زایـی در مراحـل اولیـه اسـتقرارِ قـارچ، تمـایز قائـل شـوند و بسـته بـه مفیـد یـا بیمـاری‌زا بـودن اسـتقرار، بـا آزادسـازی ترکیـب‌هـای آلـی فـرار مختلـفِ ریشـه پاسـخ دهنـد. همزیسـتی قـارچ‌ریشـه خـارجی (Ectomycorrhizal Symbiosis) یکـی دیگـر از بـرهمکنش‌هـای رایـج قـارچ و گیـاه اسـت. یـک گفتگـوی سـیگنالی (Signaling Dialogue) بـین گیـاه میزبـان و قـارچ بـرای ایجـاد ایـن نـوع

قارچ‌ریشه ضروری است. منوتا و همکاران (2004) نشان دادند که بیست و نه ترکیب فرار از جمله الکل‌ها، آلدئیدها و کتون‌ها درطی برهمکنش بین گیاه میزبان نمدار آمریکایی (*Tilia americana*) و *Tuber borchii* Vittad در مرحله پیش‌همزیستی استقرار قارچ تولید می شوند. ترپنوئیدهایی مانند ۱-پنتانول، ۲،۳-دی متیل دکان و پیزوپروپیل بنزوآلدئید که قابل انتشارترین ترکیب‌ها در خاک هستند در برهمکنش نقش دارند و بنابراین ممکن است کاندیدهای خوبی برای سیگنال‌دهی زیرزمینی در طول برهمکنش‌های گیاه و قارچ باشند. دیتنگو و همکاران (2015) دریافتند که این مواد فرار در ارتباطات پیش‌همزیستی بین ریشه های صنوبر و *Laccaria bicolor* (Maire) P.D.Orton نقش دارند. سزکویی‌ترپن توژوپسن تولیدشده توسط قارچ، تشکیل ریشه‌جانبی صنوبر و همچنین طول آن‌را در مرحله پیش همزیستی افزایش می‌دهد و در نتیجه استقرار قارچ را تسهیل می‌کند. علاوه بر این، توژوپسن باعث ایجاد رادیکال‌های آنیون سوپر اکسید (O_2^-) در ناحیه مریستمی نوک ریشه می‌شود. قارچ *Tricholoma vaccinum* (Schaeff.) P. Kumm. که تشکیل‌دهنده قارچ‌ریشه خارجی از گروه بازیدیومیست‌ها است، می‌تواند ژئوسمین تولید کند که باعث افزایش تولید اسپور و جوانه‌زنی قارچ می‌شود و ممکن است در تشکیل قارچ‌ریشه خارجی نیز مهم باشد (Abdulsalam et al. 2021).

تدخین‌قارچی (Myco-fumigation) و سایر اثرهای پادزیستی ترکیب‌های آلی فرار قارچی

توانایی قارچ‌های مختلفی خصوصاً درون‌رست‌ها برای تولید طیف گسترده‌ای از ترکیب‌های فرار که می‌توانند در مهار زیستی استفاده شوند، آزمایش شده‌اند. جنس‌هایی که برای اهداف زیستی مورد بررسی قرار گرفته‌اند بیشتر گونه‌های مختلف *Muscor* و *Trichoderma* هستند. قارچ *Muscodor albus* Worapong, Strobel & W.M. Hess، جداشده از درخت دارچین، یک قارچ درون‌رُست است که بسیار مورد مطالعه قرارگرفته و ترکیب‌های آلی فرار مختلفی مانند الکل، استر، کتون، ترکیب‌های اسیدی و لیپیدی تولید می‌کند و باعث مهار باکتری‌ها و قارچ‌های بیمارگر گیاهی می‌شود. برای مهار بیماری‌های گیاهی پس‌از برداشت مانند کپک خاکستری، کپک سبز و کپک آبی، ترکیب‌های آلی فرار *M. albus* به‌صورت تدخین‌قارچی مفید هستند (Farbo et al. 2018). برای مهار قارچ‌های بیماری‌زا مانند برخی گونه‌های *Aspergillus* و *Penicillium* که قارچ‌زهر (Mycotoxin) هایی مانند اُکراتوکسین (Ochratoxin) (دومین قارچ‌زهر سرطان‌زای غالب در محصولات‌غذایی) تولید می‌کنند نیز از ترکیب‌های آلی فرار



شکل ۱. اثر بازدارندگی ترکیب‌های آلی فرار روی قارچ‌های بیمارگر گیاهی که باعث پوسیدگی میوه و سبزی‌های مختلف می‌شوند، این ترکیب‌ها همچنین برای بازدارندگی از قارچ‌های تولیدکننده قارچ‌زهرهایی مانند اُکراتوکسین (OTA) به کار برده می‌شوند (Zhao et al. 2022).

Figure 1. The inhibitory effect of volatile organic compounds (VOCs) on plant pathogenic fungi that cause rot in fruits and vegetables; VOCs are also applied to inhibit pathogenic fungi that produce mycotoxins such as ochratoxin (OTA) (Zhao et al. 2022).

قارچی (شکل ۱) به دست آمده از جدایه‌های مختلف *Candida intermedia* (Cif. & Ashford) Langeron & Guerra و *Lachancea thermotolerans* Kurtzman. استفاده شده است(Zhao et al. 2022) . ترکیب‌های آلی فرار *Muscodor crispans* A.M. Mitch., Strobel, W.M. Hess, Pérez-Vargas & Ezra که یک قارچ درون‌رُست جدا شده از آناناس وحشی است علاوه بر مهار بیمارگرهای گیاهی مانند *Phytophthora cinnamomic* Rands و *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary قادر به مهار چندین بیمارگر انسانی مانند *Yersinia pestis*، *Mycobacterium tuberculosis* و *Staphylococcus aureus* نیز می‌باشد. *M. crispans* مواد فرار اسید پروپانوئیک و۳-متیل بوتیل استر تولید می‌کند، که برای مهار سه سویه*M. tuberculosis* (عامل بیماری توبرکولوز در انسان) مقاوم به دارو، مؤثر بوده است (Mitchel et al. 2009).

ترکیب‌های آلی فرار قارچی و بازدارندگی در خاک

ترکیب‌های آلی قارچی فرارِ قارچ‌ایستا (Mycostatic) و بازدارنده که توسط سویه‌های میکروبی روی محیط‌های رشد مصنوعی تولید می‌شوند، زمینه‌ی پژوهش‌هایی را برای تعیین هویت ترکیبهای بازدارنده و سازوکارهای بازدارندگی فراهم آورده‌اند. چندین ترکیب آلی فرار قارچی مانند تری متیل آمین، دی متیل دی سولفید،۳-متیل-۲-پنتانول و متیل پیرازین، برای فعالیت ضدقارچی در خاک مورد آزمایش قرارگرفتند. از بین این ترکیب‌ها، تری متیل آمین و دی متیل دی سولفید اثر بازدارنده قوی بر جوانه‌زنی اسپور قارچ حتی در غلظت‌های پایین داشتند. آمین‌ها و بنزآلدئیدها و چندین آلکان، الکل و کتون درترکیب‌های آلی فرار قارچی از خاک‌های بازدارنده شناسایی شد. سه تا از این ترکیب‌ها (۲-اکتانون، ۲-نونانون و ۲-آندِکانون) دارای فعالیت بازدارندگی از رشد گونه‌های*Pythium* داشتند (Zhao et al. 2022).

ترکیب‌های آلی فرار قارچی و حشرات

حشره‌شناسان کشف کرده‌اند که ترکیب‌های آلی فرار قارچی دارای خواص فرومونی، آلومونی، کایرومونی و غیره هستند. انتشار ترکیب‌های آلی فرار توسط قارچ‌ها ممکن‌است یک راه کارآمد برای دفاع در برابر تغذیه‌کننده قارچ باشد. به عنوان مثال، ۱-اکتن-۳-اول تولیدشده توسط قارچ *Clitopilus prunulus* (Scop.) P. Kumm.، مانع از تغذیه نوعی حلزون از قارچ می‌شود. از سوی دیگر، برخی از این ترکیب‌ها مکان‌یابی را برای انتخاب میزبان در بندپایان قارچ‌خوار فراهم می‌کنند. ۱- اکتن-۳-اول تولیدشده توسط قارچ مولد پوسیدگی سفید چوب به عنوان یک جذب‌کننده برای سوسک‌های قارچ‌خوار عمل می‌کند. همچنین این ماده هنگامی که از پوست انسان منتشر می‌شود، حشرات خونخوار مانند پشه آنوفل را جذب بدن انسان می‌کند. ترکیب‌های آلی فرار قارچی مانند نیتروزوآمید که توسط گونه‌های مختلف *Muscodor* تولید می‌شود حشرات را می‌کشد. قارچ *M. vitigenus* Daisy, Strobel, Ezra & W.M. Hess نفتالین تولید می‌کند که به‌عنوان دافع حشرات عمل می‌کند. علاوه بر این، ترکیب‌های آلی فرار قارچی با بیماری‌زایی قارچ‌های بیمارگر حشرات مانند *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill. مرتبط هستند (Hussain *et al.,* 2010).

فعالیت نماتدکشی ترکیب‌های آلی فرار قارچی

قارچ درون‌رُست *Muscodor albus*، می‌تواند از رشد برخی از گونه‌های نماتدها و بندپایان، و همچنین طیف گسترده‌ای از قارچ‌ها و باکتری‌های بیمارگر جلوگیری کند. ترکیب‌های فرار

M. albus می‌تواند از ریشه گیاه گوجه‌فرنگی در برابر نماتد ریشه گرهی محافظت کند. همچنین، برخی ترکیب‌های آلی فرار *Fusarium oxysporum* برای *Meloidogyne. incognita* کشنده هستند (Freire et al. 2012).

نتیجه‌گیری

برای کشف متابولیت‌های با ارزش دارویی، صنعتی، تجاری و حتی تولید سوخت زیستی، قارچ‌ها خصوصاً در سال‌های اخیر بسیار مورد توجه بوده‌اند. همچنین به دلیل اثرات نامطلوب ترکیب-های شیمیایی روی سلامت انسان و محیط زیست متابولیت‌های قارچی مانند ترکیبهای آلی فرار آن‌ها در مهار زیستی و افزایش رشد گیاه نیز مطرح بوده‌اند و در سالیان گذشته مطالعات زیادی در این خصوص انجام شده است. بیش از ۳۰۰ نوع مختلف ترکیب‌های آلی فرار قارچی شامل آلدئیدها، الکل‌ها، مشتقات بنزن، فنل‌ها، هتروسیکل‌ها، هیدروکربن‌ها، کتون‌ها، سیکلو هگزن‌ها، تیواسترها و تیوالکل‌ها توصیف شده‌اند. استفاده از ترکیب‌های آلی فرار قارچی در برابر بیمارگرهای گیاهی به‌طور بالقوه یک جایگزین سازگار با محیط زیست برای قارچ‌کش‌های شیمیایی است. ترکیب‌های آلی فرار مشتق شده از قارچ‌های بیماری‌زا و مفید خاک، به‌ویژه قارچهای همزیست ریشه، تنظیم کننده فعل و انفعالات گیاه و قارچ است. اثرهای پادزیستی این ترکیب‌ها در مهار بسیاری از بیمارگرهای گیاهی خصوصاً بیمارگرهایی که تولید قارچزهرهایی مانند اُکراتوکسین می‌کنند ثابت شده است.

منابع References

1. Abdulsalam, O., Wagner, K., Wirth, S., Kunert, M., David, A., Kallenbach, M., & Krause, K. (2021). Phytohormones and volatile organic compounds, like geosmin, in the ectomycorrhiza of *Tricholoma vaccinum* and *Norway spruce* (Picea abies). *Mycorrhiza*, *31*, 173-188.
2. Ditengou, F. A., Müller, A., Rosenkranz, M., Felten, J., Lasok, H., Van Doorn, M. M., ... & Polle, A. (2015). Volatile signalling by sesquiterpenes from ectomycorrhizal fungi reprogrammes root architecture. *Nature communications*, *6*(1), 6279.
3. Duc, N. H., Vo, H. T., van Doan, C., Hamow, K. A., Le, K. H., & Posta, K. (2022). Volatile organic compounds shape belowground plant–fungi interactions. *Frontiers in Plant Scienc*e, *13*, 1046685.
4. Effah, E., Holopainen, J. K., & McCormick, A. C. (2019). Potential roles of volatile organic compounds in plant competition. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *38*, 58-63.
5. Farbo, M. G., Urgeghe, P. P., Fiori, S., Marcello, A., Oggiano, S., Balmas, V., ... & Migheli, Q. (2018). Effect of yeast volatile organic compounds on ochratoxin A-producing

Aspergillus carbonarius and *A. ochraceus*. *International Journal of Food Microbiology*, *284*, 1-10.
6. FraatFraatz, M. A., & Zorn, H. (2011). Fungal flavours. *Industrial applications*, 249-268.
7. Freire E.S., V.P. Campos, D.F. Oliveira, A.M. Pohlit, N.P. Norberto & M.R. Faria, 2012. Volatile substances on the antagonism between fungi, bacteria and Meloidogyne incognita and potentially fungi for nematode control. Journal of Nematology, *44*: 321-328.
8. Gulati, S., Ballhausen, M. B., Kulkarni, P., Grosch, R., & Garbeva, P. (2020). A non-invasive soil-based setup to study tomato root volatiles released by healthy and infected roots. *Scientific Reports*, *10*(1), 12704.
9. Gutjahr, C., & Parniske, M. (2013). Cell and developmental biology of arbuscular mycorrhiza symbiosis. *Annual review of cell and developmental biology*, *29*, 593-617.
10. Hussain A., M.Y. Tian, Y.R. He, J.M. Bland & W.X. Gu, 2010. Behavioral and electrophysiological responses of *Coptotermes formosanus* Shiraki towards entomopathogenic fungal volatiles. *Biological Control*, *55* (3): 166-173.
11. Insam, H., & Seewald, M. S. (2010). Volatile organic compounds (VOCs) in soils. *Biology and fertility of soils*, *46*, 199-213.
12. Kaddes, A., Fauconnier, M. L., Sassi, K., Nasraoui, B., & Jijakli, M. H. (2019). Endophytic fungal volatile compounds as solution for sustainable agriculture. *Molecules*, *24*(6), 1065.
13. Karsil, A., & Şahin, Y. S. (2021). The role of fungal volatile organic compounds (FVOCs) in biological control. *Türkiye Biyolojik Mücadele Dergisi, 12*(1), 79-92.
14. Korpi, A., Järnberg, J., & Pasanen, A. L. (2009). Microbial volatile organic compounds. *Critical reviews in toxicology*, *39*(2), 139-193.
15. Lemfack, M. C., Gohlke, B. O., Toguem, S. M. T., Preissner, S., Piechulla, B., & Preissner, R. (2018). mVOC 2.0: a database of microbial volatiles. *Nucleic acids research*, *46*(D1), D1261-D1265.
16. Mitchell, A. M., Strobel, G. A., Moore, E., Robison, R., & Sears, J. (2010). Volatile antimicrobials from *Muscodor crispans*, a novel endophytic fungus. Microbiology, *156*(1), 270-277.
17. Moisan, K., Dicke, M., Raaijmakers, J. M., Rachmawati, E., & Cordovez, V. (2021). Volatiles from the fungus *Fusarium oxysporum* affect interactions of *Brassica rapa* plants with root herbivores. *Ecological Entomology*, *46*(2), 240-248.
18. Schulz-Bohm, K., Martín-Sánchez, L., & Garbeva, P. (2017). Microbial volatiles: small molecules with an important role in intra-and inter-kingdom interactions. *Frontiers in microbiology*, *8*, 2484.
19. Sun, L., Tsujii, Y., Xu, T., Han, M., Li, R., Han, Y., ... & Zhu, B. (2023). Species of fast bulk-soil nutrient cycling have lower rhizosphere effects: A nutrient spectrum of rhizosphere effects. *Ecology*, *104*(4), e3981.
20. Veselova, M. A., Plyuta, V. A., & Khmel, I. A. (2019). Volatile compounds of bacterial origin: structure, biosynthesis, and biological activity. *Microbiology, 88*, 261-274.
21. Zhao, X., Zhou, J., Tian, R., & Liu, Y. (2022). Microbial volatile organic compounds: Antifungal mechanisms, applications, and challenges. *Frontiers in Microbiology*, *13*, 922450.