



## *Phytophthora* spp. Interspecific Hybrids and Their Danger for Agriculture

BANAFSHEH SAFAIEFARAHANI<sup>1</sup> & REZA MOSTOWFIZADEH-GHALAMFARSA<sup>2</sup>✉

1- Research Assistant Professor, Plant Protection Research Department, Fars Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, AREEO, Shiraz, Iran.

2-Professor Shiraz University, Department of Plant Protection, School of Agriculture, Shiraz University, Shiraz, Iran (✉Corresponding author: rmostofi@shirazu.ac.ir)

Received: 20.01.2016

Accepted: 28.10.2016

Safaiefarahani B. & Mostowfizadeh-Ghalamfarsa R. 2017. *Phytophthora* spp. interspecific hybrids and their danger for agriculture. *Plant Pathology Science* 6(1): 33-46.

**Abstract:** Interspecific hybridization is an important evolutionary process contributing to adaptation and speciation. During the last decade, advances in the molecular taxonomy techniques have led to increasing the number of descriptors interspecific hybrids in the genus *Phytophthora*. In *Phytophthora* hybrids, inheriting and recombining genes from both parents may result in increased aggressiveness and broader host range compared with either parent. Some *Phytophthora* natural hybrids have also been reported in Iran to date. Consequently, identification, pathogenicity and host range tests of these hybrids as well as preventing the formation of new hybrids before experiencing large economic losses are recommended for management of plant diseases caused by this fungal-like organisms.

**Key words:** *Oomycetes*, Plant pathogen, Interspecific hybridization

## دورگ‌های بین گونه‌ای *Phytophthora* spp. و خطر آن‌ها برای کشاورزی

بنفشه صفایی فراهانی<sup>۱</sup> و رضا مستوفی‌زاده قلمفرسا<sup>۲</sup>✉

۱-استادیار پژوهش، بخش تحقیقات گیاه‌پزشکی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان

فارس، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، شیراز

۲-استاد دانشکده کشاورزی، بخش گیاه‌پزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شیراز

پذیرش: ۱۳۹۵/۰۸/۰۷

دریافت: ۱۳۹۴/۱۰/۳۰

صفایی فراهانی ب. و مستوفی‌زاده قلمفرسا ر. ۱۳۹۵. دورگ‌های بین گونه‌ای *Phytophthora* spp. و خطر آن‌ها برای کشاورزی. *دانش بیماری‌شناسی گیاهی* ۶(۱): ۳۳-۴۶.

**چکیده:** دورگ‌شدن بین گونه‌ای فرآیند تکاملی مهمی است که منجر به سازگاری و گونه‌زایی می‌شود. در دهه‌ی اخیر، پیشرفت در روش‌های رده‌بندی مولکولی منجر به افزایش تعداد دورگ‌های بین گونه‌ای توصیف شده در جنس *Phytophthora* شده است. در دورگ‌های *Phytophthora*، توارث و نوترکیبی ژن‌های دو والد منجر به افزایش تهاجم و وسیع‌تر شدن دامنه‌ی میزبانی در مقایسه با هر یک از والدین می‌شود. تاکنون چندین دورگ بین گونه‌ای *Phytophthora* در ایران گزارش شده است. شناسایی و بررسی بیماری‌زایی و

✉مسئول مکاتبه: rmostofi@shirazu.ac.ir

دامنه‌ی میزبانی دورگ‌های موجود در ایران و پیش‌گیری از تشکیل دورگ‌های جدید پیش از بروز خسارت اقتصادی شدید، برای مدیریت بیماری‌های ناشی از این شبه‌قارچ‌ها پیشنهاد می‌شود.

## واژه‌های کلیدی: آمسیت‌ها، بیمارگر گیاهی، دورگ‌شدن بین‌گونه‌ای

### مقدمه

جنس *Phytophthora* یکی از مهم‌ترین جنس‌های بیماری‌زای گیاهی است که تاکنون نزدیک به ۱۲۰ گونه و ۱۰ تبار فیلوژنتیکی در آن توصیف شده است (Martin *et al.* 2014). گونه‌های *Phytophthora* هر ساله باعث خسارت اقتصادی قابل توجهی در تمام دنیا می‌شوند. تا کنون بیش از هزار گونه‌ی گیاهی به عنوان میزبان گونه‌های *Phytophthora* گزارش شده‌اند. برخی از این گونه‌ها دامنه‌ی میزبانی محدودی دارند، ولی دیگر گونه‌ها طیف وسیعی از گیاهان را بیمار می‌کنند (Erwin & Ribeiro 1996, Kroon *et al.* 2012). گونه‌های *Phytophthora* با استفاده از روش‌های متنوع و انعطاف‌پذیر تولیدمثل قادر هستند به سادگی با محیط زندگی خود سازگار شوند. این انعطاف‌پذیری سبب مقاومت سریع به سموم (Goodwin *et al.* 1996) و غلبه بر مقاومت گیاهی (Fry 2012) آنها شده است.

روش‌های سنتی شناسایی گونه‌های *Phytophthora* مبتنی بر ویژگی‌های ریخت‌شناختی است (Waterhouse 1963, Stamps *et al.* 1990)، ولی شناسایی گونه‌های این جنس تنها با استفاده از ویژگی‌های ریخت‌شناختی مشکل است، زیرا تعداد نسبتاً اندکی ویژگی ریخت‌شناختی وجود دارد که تشخیص گونه بر پایه‌ی آن انجام می‌شود، همچنین این ویژگی‌ها دارای تنوع زیادی بوده، هم‌پوشانی آنها در گونه‌ها نیز مشاهده شده است (Forster *et al.* 1990, Mills *et al.* 1991). به همین دلیل پیش از شناسایی دورگ‌های طبیعی *Phytophthora* اعتقاد بر این بود که شناسایی دورگ‌های *Phytophthora* حتی اگر وجود داشته باشند، بسیار مشکل خواهد بود (Brasier 1991)، اما در دهه‌ی اخیر استفاده از روش‌های مولکولی منجر به پیشرفت چشم‌گیری در آرایه‌بندی جنس *Phytophthora* شده است به طوری که تعداد گونه‌های توصیف شده تقریباً دو برابر شده و گونه‌های جدید و دورگ‌های جدید به طور مرتب شناسایی می‌شوند (Brasier *et al.* 2004, Ios *et al.* 2006, Man *et al.* 2007, Hurtado-Gonzales *et al.* 2009, Nirenberg *et al.* 2009, Goss *et al.* 2011, Man *et al.* 2012, Bertier *et al.* 2013, Nagel *et al.* 2013, Oh *et al.* 2013, Martin *et al.* 2014, Yang *et al.* 2014, Burgess 2015, Husson *et al.* 2015).

اصطلاح دورگ به معنی گونه حاصل از آمیزش میان دو گونه‌ی مجزا است. دورگ‌شدن بین گونه‌ای در گیاهان یک فرآیند تکاملی مهم است که منجر به سازگاری با محیط می‌شود (Soltis & Soltis 2009)، اما این فرآیند در قارچ‌ها و شبه‌قارچ‌ها کم‌تر شناخته شده است (Schardl & Craven 2003). در جنس *Phytophthora*، دورگ‌شدن بین گونه‌ای در سال‌های اخیر مورد بررسی قرار گرفته است (Bertier et al. 2013, Burgess 2015).

### ۱- دورگ‌های مصنوعی در جنس *Phytophthora*

نخستین دورگ بین گونه‌ای *Phytophthora* در آزمایشگاه و از طریق آمیزش جنسی میان گونه‌های دگرتال *Phytophthora mirabilis* Galindo & H.R. Hohl (1986) و *P. infestans* de Bary (1876) ساخته شد (Goodwin & Fry 1994). پس از آن، دورگ‌های مصنوعی بین دو گونه‌ی هم‌تال *P. soja* Kaufm. & Gerd. (1958) و *P. vignae* Purss (1957) (May et al. 2003) و دو گونه‌ی دگرتال *P. capsici* Leonian (1922) و *P. tropicalis* Aragaki & J.Y. Uchida (2001) نیز از طریق آمیزش جنسی در آزمایشگاه تولید شدند (Donahoo & Lamour 2008). علاوه بر آمیزش جنسی، هم‌جوشی رویشی (Somatic fusion) روشی که در آن دو سلول رویشی برای تشکیل یک سلول دورگ با یکدیگر ادغام می‌شوند) نیز برای دورگ‌سازی بین گونه‌ای *Phytophthora* در آزمایشگاه به کار رفته و منجر به تولید نتاج دورگ بین گونه‌های دگرتال *P. capsici* و *P. nicotiana* Breda de Haan (1896) شده است (Érsek et al. 1995).

### ۲- دورگ‌های طبیعی در جنس *Phytophthora*

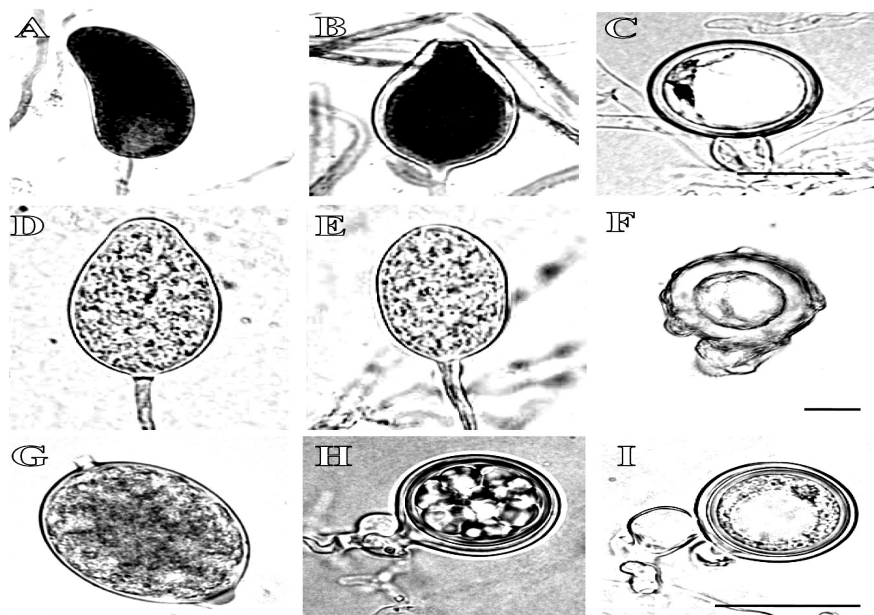
هنگامی که دورگ‌های مصنوعی در آزمایشگاه ساخته شدند، این پرسش مطرح شد که آیا دورگ‌شدن بین گونه‌ای در طبیعت نیز رخ می‌دهد (Goodwin & fry 1994, Érsek et al. 1995)؟ شناسایی دورگ طبیعی بین *P. nicotiana* و *P. cactorum* (Lebert & Cohn) J. Schröt. (1886) دورگ‌های بین‌گونه‌ای *Phytophthora* که روی توسکا بیماری‌زا بودند و سایر دورگ‌های طبیعی بین گونه‌ای *Phytophthora* با قطعیت به این پرسش، پاسخ مثبت داد (Man et al. 1998, Brasier et al. 1999).

تا کنون چندین دورگ بین گونه‌ای طبیعی در جنس *Phytophthora* شناسایی شده است که والدین

تمامی آنها به تبارهای مشابه تعلق دارند. مشهورترین مثال، (2004) *P. alni* Brasier & S.A. Kirk است. این گونه، دورگی از تبار هفت *Phytophthora* است که تصور می‌شود پیش از ورود به محیط طبیعی و ایجاد بیماری جدید روی توسکا، در نهالستان‌ها به وجود آمده است (Brasier et al. 1999, Brasier et al. 2004, ) (Ioos et al. 2006, Husson et al. 2015). گونه‌ی (*P. andina* Adler & Flier (2010) که دورگی بین *P. infestans* و یک گونه‌ی ناشناخته است، به تبار یک *Phytophthora* تعلق دارد (Goss et al. 2011). دورگ بین *P. cactorum* و *P. nicotianae* که امروزه به نام *P. xpelgrandis* شناخته می‌شود (Man et al. 2009, Nirenberg et al. 2009, Hurtado-Gonzales et al. 2009, Bonants et al. 2000) و دورگ بین *P. cactorum* و (*P. hedraiantra* De Cock & Man (2004) که با نام *P. xserendipita* (شکل ۱) توصیف شده است (Man in't Veld et al. 2007, Man et al. 2012) نیز به تبار یک تعلق دارند. همچنین چهار گروه دورگ با والدین (*P. hlamydospore* Brasier & E.M. Hansen (2015) و *P. amnicola* T.I. Burgess & T. Jung (2012) و *P. thermophila* T. Jung & Stukely (2011) در تبار شش *Phytophthora* شناسایی شده‌اند (Nagel et al. 2013). گونه‌ی *P. xstagnum* (شکل ۱) که دورگی بین *P. yhlamydospore* و (*P. mississippiiae* X. Yang, W.E. Copes & C.X. Hong (2013) است نیز به تبار شش تعلق دارد (Yang et al. 2014). اخیراً چندین دورگ در تبار شش *Phytophthora* توصیف شده‌اند که حاصل دورگ‌شدن بین پنج گونه‌ی والدی هستند (Burgess 2015). دورگ‌های بین (*P. cryptogea* Pethybr. & Laff. (1919) و (*P. erythroseptica* Pethybr. (1913) (شکل ۱) نیز به تبار هشت تعلق دارند (Safaiefarahani et al. 2016).

### ۳- فرآیند تشکیل دورگ‌های بین گونه‌ای *Phytophthora* spp.

اغلب گونه‌های قارچی و شبه‌قارچی مناطق جغرافیایی نسبتاً محدودی را اشغال می‌کنند (Giraud et al. 2011; Ellison et al. 2010) اما اگر بتوانند بر موانع انتشار خود غلبه کنند، این قابلیت را دارند که مناطق وسیع‌تری را اشغال نمایند (Springer & Chaturvedi 2010). فعالیت‌های انسانی در زمینه‌ی کشاورزی، احداث نهالستان‌ها و باغ‌های زینتی منجر به انتشار قارچ‌ها و شبه‌قارچ‌های بیماری‌زای گیاهی در مناطق



شکل ۱- گونه دورگ *Phytophthora cryptogea* × *P. pseudocryptogea*: A, B- اسپورانژیوم‌ها، C- آسپور، آگونیوم و آنترییدیوم، خط مقیاس=۲۰ میکرومتر (Safaiefarahani *et al.* 2016)، گونه دورگ *P. x stagnum*: D, E- اسپورانژیوم‌ها، F- آسپور، آگونیوم و آنترییدیوم، خط مقیاس=۱۰ میکرومتر (Yang *et al.* 2014)، گونه دورگ *P. x serendipita*: G- اسپورانژیوم، H, I- آسپور، آگونیوم و آنترییدیوم، خط مقیاس=۲۰ میکرومتر (Man *et al.* 2012).

**Figure 1-** *Phytophthora cryptogea* × *P. pseudocryptogea* hybrid species: A, B- Sporangia, C- Oospore, oogonium and antheridium, Bar = 20 μm (Safaiefarahani *et al.* 2016), *P. x stagnum* hybrid species: D, E- Sporangia, F- Oospore, oogonium and antheridium, Bar = 10 μm (Yang *et al.* 2014), *P. x serendipita* hybrid species: G- Sporangium, H, I - Oospore, oogonium and antheridium, Bar = 20 μm (Man *et al.* 2012).

جغرافیایی جدید و در کنار هم قرار گرفتن گونه‌های خویشاوند شده است که از طریق گونه‌زایی دگر بوم (Allopatric speciation): فرآیندی که در آن گونه‌های جدید از یک جد مشترک در مناطق جغرافیایی متفاوت مشتق می‌شوند) به وجود آمده بودند (Brasier 2008, Stukenbrock *et al.* 2008).

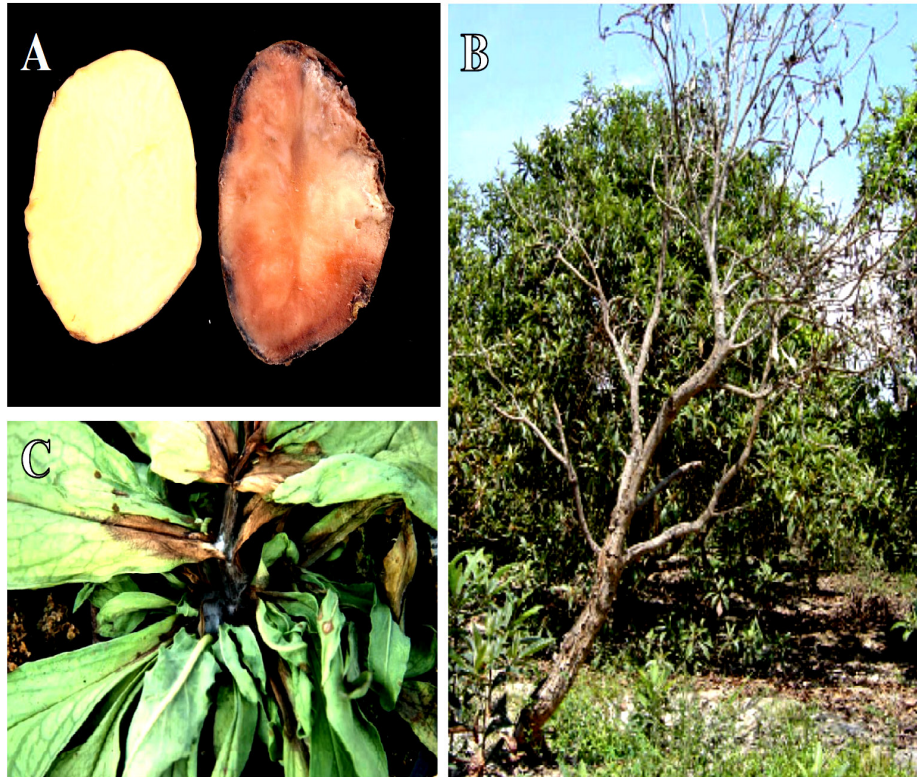
ناتوانی در انجام تولیدمثل جنسی میان گونه‌هایی که از طریق گونه‌زایی دگر بوم به وجود آمده‌اند کم‌تر از گونه‌هایی است از طریق گونه‌زایی هم‌بوم (Sympatric speciation): فرآیندی که در آن گونه‌های جدید از یک جد مشترک در یک منطقه‌ی جغرافیایی مشابه مشتق می‌شوند) تشکیل شده‌اند (Coyne & Orr 1997, Stukenbrock 2013)، بنابراین شگفت‌آور نیست که دورگ‌ها، از طریق آمیزش گونه‌های دگر بوم که اجداد مشترکی دارند و احتمالاً فاقد موانع تولید مثلی ذاتی هستند تشکیل شوند (Ortiz-Barrientos *et al.* 2009).

(Oberhofer & Leuchtman 2012, Stukenbrock 2013). این موضوع به ویژه هنگامی که تعداد کروموزوم‌ها در گونه‌های والدی مشابه است، اهمیت پیدا می‌کند (Gross & Rieseberg 2005). هنگامی که گونه‌زایی به صورت هم‌بوم انجام شده باشد، میزبان‌های جدید که تازه وارد منطقه شده‌اند می‌توانند محلی را برای دورگ‌شدن بیمارگرهایی فراهم کنند که تا کنون از طریق تخصص میزبانی از یک‌دیگر جدا بوده‌اند (Érsek & Man in't Veld 2013). در جنس *Phytophthora* تمام دورگ‌های طبیعی که تاکنون توصیف شده‌اند، حاصل در کنار هم قرار گرفتن گونه‌هایی هستند که پیش از این از طریق گونه‌زایی دگر بوم به وجود آمده‌اند. در واقع فعالیت‌های بشر، محیطی را فراهم کرده که در آن گونه‌های دگر بوم در بافت‌های آلوده گیاهی، خاک، آب و غیره در مجاورت یک‌دیگر قرار می‌گیرند. این محیط به عنوان یک آزمایشگاه طبیعی برای تشکیل و انتخاب دورگ‌ها عمل می‌کند (Brasier *et al.* 1999, Bertier *et al.* 2013, Burgess 2015).

خاستگاه اغلب دورگ‌های بین گونه‌ای *Phytophthora*، گلخانه‌ها، نهالستان‌ها و سایر محیط‌های دست‌کاری شده توسط انسان است. این محیط‌ها بستری لازم برای در کنار هم قرار گرفتن گونه‌های مجزا و خویشاوند را فراهم کرده‌اند (Bertier *et al.* 2013, Burgess 2015). به عنوان مثال گونه‌های رودودندرون (*Rhododendron* spp.) گیاهانی زینتی هستند که در بسیاری از مراکز تجاری پرورش گیاهان کشت می‌شوند. بسیاری از گونه‌های *Phytophthora* قادر هستند به گونه‌های رودودندرون حمله کنند، بنابراین گونه‌های رودودندرون می‌توانند بستری لازم را برای در کنار هم قرار گرفتن گونه‌های *Phytophthora* و تشکیل دورگ‌های بین گونه‌ای فراهم نمایند. دورگ‌های بین گونه‌ای *Phytophthora* که تا کنون از گونه‌های رودودندرون گزارش شده‌اند، نقش این گیاهان را در فرآیند دورگ شدن بین گونه‌ای *Phytophthora* نشان می‌دهند (Leonberger *et al.* 2013, Yakabe *et al.* 2009, Schwingle & Blanchette 2008). علاوه بر گونه‌های رودودندرون بسیاری از گیاهان زینتی، زراعی و باغی که به گونه‌های مختلف *Phytophthora* حساس هستند نیز می‌توانند به عنوان بستری برای در کنار هم قرار گرفتن گونه‌های خویشاوند و دورگ‌شدن بین گونه‌ای عمل نمایند.

#### ۴- خطرات بیماری‌زایی دورگ‌های بین‌گونه‌ای *Phytophthora* spp.

پیش از شناسایی نخستین دورگ طبیعی در جنس *Phytophthora*، پیش‌بینی شده بود که اُبربیمارگرها (Super-pathogens) با دامنه‌ی میزبانی جدید ممکن است از طریق دورگ‌شدن بین گونه‌های آُمیست‌ها تشکیل شوند (Brasier 1995). بسیاری از دورگ‌های بین‌گونه‌ای *Phytophthora* که تا کنون گزارش شده‌اند، بیمارگران گیاهی هستند. این دورگ‌ها، با نوترکیبی آلل‌ها و ژن‌های دو والد و تکامل سریع آن‌ها، نسبت به والدین خود دامنه‌ی میزبانی گسترده‌تری دارند و عامل‌های پرآزاری جدیدی را تولید می‌کنند و در مقایسه با گونه‌های والدی، مهاجم‌تر هستند (Man et al. 2007, Man et al. 2012, Bertier et al. 2013). به عنوان مثال، دورگ *P. ×alni* بیمارگر مخربی است که تنها در سال ۱۹۹۶ بیش از ده هزار درخت توسکا را در اروپا از بین برده است. در حالی که هیچ‌یک از گونه‌های والدی این دورگ قادر به حمله به درخت توسکا نبوده‌اند (Brasier et al. 1999). دورگ *P. ×pelgrandis* گونه‌های گیاهی را در جنس‌های سیکلامن (*Cyclamen* spp.)، ازگیل ژاپنی (*Eriobotrya* spp.)، اسطوخودوس (*Lavandula* spp.)، شمعدانی (*Pelargonium* spp.)، پامچال (*Primula* spp.) و گل چمچمه‌ای (*Spathiphyllum* spp.) در هلند، آلمان، ایتالیا، پرو و تایوان آلوده کرده است (Man et al. 1998, Bonants et al. 2000, Hurtado-Gonzales et al. 2009, Nirenberg et al. 2009, Man et al. 2012). دورگ *P. ×serendipita* از میزبان‌هایی در جنس پیاز (*Lilium* spp.)، *Idesia* spp.، *Penstemon* spp.، *Kalmia* spp. و *Dicentra* spp. در اروپا و ایالات متحد آمریکا جداسازی شده است در حالی که والدین آن تنها گونه‌های خرزهره‌ی هندی (*Rhododendron* spp.) و بداغ (*Viburnum* spp.) را آلوده می‌کنند (Man et al. 2007, Man et al. 2012). دورگ بین آرایه‌های *P. taxon parsley* و *P. porri* نیز به گونه‌های *Allium victorialis*، *Allium grayi*، *Allium sativum* و *Parthenium argentatum* حمله می‌کند در حالی که والدین آن تنها تره‌فرنگی (*Allium porrum*) و جعفری (*Petroselinum hortense*) را آلوده می‌نمایند (Bertier et al. 2013). نشانه‌های بیماری ناشی از برخی گونه‌های دورگ *Phytophthora* در شکل ۲ نشان داده شده است. علاوه بر تغییر دامنه‌ی میزبانی ناشی از نوترکیبی ژنتیکی در گونه‌های دورگ، توارث عامل‌های پرآزاری سبب می‌شود در جمعیت‌های حاصل از دورگ‌شدن بین یک گونه‌ی تازه وارد در منطقه و یک گونه‌ی بومی، عامل‌های پرآزاری جدیدی منتشر شود



شکل ۲- A: پوسیدگی صورتی سیب زمینی ناشی از *Phytophthora cryptogea* × *P. pseudocryptogea* (راست) در مقایسه با سیب زمینی سالم (چپ)، B: خشکیدگی سرشاخه و مرگ از گیل ژاپنی (*Eriobotrya japonica*) ناشی از دورگ *Phytophthora nicotianae* × *P. cactorum* (Érsek & Man in't Veld 2013)، C: پوسیدگی طوقه *Penstemon* sp. ناشی از دورگ *P. hedraiandra* × *P. cactorum* (Érsek & Man in't Veld 2013).

**Figure 2-** A: Potato pink rot caused by *Phytophthora cryptogea* × *P. pseudocryptogea* (right) in comparison with uninfected potato (left), B: Dieback and death of loquat (*Eriobotrya japonica*) caused by *Phytophthora nicotianae* × *P. cactorum* (Érsek & Man in't Veld 2013), C: Crown rot of *Penstemon* sp. caused by *P. hedraiandra* × *P. cactorum* (Érsek & Man in't Veld 2013).

که جمعیت‌های گیاهی محلی به آنها سازگار نشده و فاقد مقاومت هستند (Man et al. 2007). بنابراین، دورگ‌های بین گونه‌ای *Phytophthora* با ایجاد بیماری‌های جدید، تهدیدی جدی برای کشاورزی و زیست‌بوم‌های طبیعی هستند و می‌توانند سبب شیوع بیماری‌های خطرناک و خسارت اقتصادی شدید شوند.

##### ۵- راه‌کارهای مدیریتی برای کمینه‌سازی احتمال تشکیل دورگ‌های بین‌گونه‌ای

###### *Phytophthora* spp.

اغلب جدایه‌های دورگ *Phytophthora* از نظر خصوصیات ریخت‌شناختی و فیزیولوژیکی به گونه‌های والدی خود شباهت دارند، بنابراین تفکیک قابل اعتماد این جدایه‌ها از گونه‌های والدی و سایر گونه‌های مشابه

تنها با استفاده از روش‌های مولکولی شامل توالی‌سنجی و همسانه‌سازی ژن‌های هسته‌ای و میتوکندریایی انجام می‌شود (Man *et al.* 2007, Hurtado-Gonzales *et al.* 2009, Nirenberg *et al.* 2009, Goss *et al.* 2011, Man *et al.* 2012, Bertier *et al.* 2013, Nagel *et al.* 2013, Yang *et al.* 2014, Burgess 2015). راه‌کارهای مختلفی وجود دارد که می‌تواند ورود، استقرار، انتشار و احتمال دورگ‌شدن *Phytophthora* را در مراکز تجاری پرورش گیاهان کاهش دهد. مهم‌ترین راه‌کار، رعایت اصول قرنطینه‌ی داخلی و خارجی است. گیاهان جدید پس از ورود به مراکز باید تحت شرایط قرنطینه‌ای و در مکانی مجزا نگهداری شوند. در طول دوره‌ی قرنطینه باید از تیمارگیاهان با سموم مؤثر روی *Phytophthora* خودداری کرد، زیرا این سموم نشانه‌های بیماری را سرکوب می‌کنند اما قادر به درمان گیاهان بیمار نیستند؛ بنابراین استفاده از این سموم در این مرحله با پوشاندن نشانه‌های بیماری مانع از بین بردن گیاهان آلوده می‌شود. گیاهان قرنطینه شده باید چندین هفته مورد بررسی قرار گرفته، گیاهانی که نشانه‌های بیماری را نشان می‌دهد با سوزاندن از بین بروند. ادوات کشاورزی نیز باید به طور منظم سترون‌سازی شوند (Érsek & Man in't Veld 2013).

#### ۶- دورگ‌های بین‌گونه‌ای *Phytophthora spp.* در ایران

در میان دورگ‌های بین‌گونه‌ای *Phytophthora* تا کنون دورگ‌های بین *P. cryptogea* و *P. erythroseptica* از انبارهای سیب‌زمینی استان فارس و چندین دورگ در میان اعضای تبار هشت *Phytophthora* در سایر نقاط ایران گزارش شده است (Safaiefarahani *et al.* 2016). به دلیل عدم رعایت اصول قرنطینه‌ای، این احتمال وجود دارد که تعداد بیش‌تری دورگ بین‌گونه‌ای *Phytophthora* در ایران وجود داشته باشد که هنوز شناسایی نشده‌اند. با توجه به خطر دورگ‌های بین‌گونه‌ای *Phytophthora* برای زیست‌بوم‌های طبیعی و کشاورزی ایران، لازم است با رعایت اصول قرنطینه‌ای از ایجاد دورگ‌های جدید پیش‌گیری نمود. علاوه بر این، شناسایی دورگ‌های موجود در ایران و بررسی بیماری‌زایی آن‌ها پیش از بروز خسارت اقتصادی شدید و ایجاد همه‌گیری ضروری است.

#### نتیجه‌گیری و پیشنهاد

به طور کلی، دورگ‌های بین‌گونه‌ای در جنس *Phytophthora* بسیار غیرقابل پیش‌بینی هستند. آن‌ها ممکن است تهاجم بیش‌تری را در مقایسه با والدین خود نشان دهند و یا قادر به اشغال زیستگاه‌های جدید و

آلوده کردن میزبان‌های جدید باشند. احتمال دورگ‌شدن بین گونه‌ای با پیدایش کشاورزی مدرن و تجارت جهانی افزایش یافته است. در هر حال، دورگ‌های بین گونه‌ای *Phytophthora*، چه اخیراً به وجود آمده باشند و چه زمان طولانی از تشکیل‌شان گذشته باشد، بخش غالبی از جمعیت گونه‌های *Phytophthora* در برخی مناطق هستند و خطر منحصر به فردی برای کشاورزی و زیست‌بوم‌های طبیعی هستند که می‌توانند سبب شیوع بیماری‌های خطرناکی شوند. بنابراین علاوه بر رعایت اصول پیش‌گیری از تشکیل این دورگ‌ها، شناسایی و بررسی خصوصیات دورگ‌های موجود به منظور پیش‌گیری از بروز خسارت اقتصادی پیشنهاد می‌شود.

## References

## منابع

1. Bertier L., Leus L., D'hondt L., de Cock A. W. & Höfte M. 2013. Host adaptation and speciation through hybridization and polyploidy in *Phytophthora*. *PloS One* 8:e85385.
2. Bonants P. J. M., Hagenaar-de Weerd M., Man in't Veld W.A. & Baayen R. P. 2000. Molecular characterization of natural hybrids of *Phytophthora nicotianae* and *P. cactorum*. *Phytopathology* 90:867–874.
3. Brasier C. M. 1995. Episodic selection as a force in fungal microevolution, with special reference to clonal speciation and hybrid introgression. *Canadian Journal of Botany* 73:1213–1221.
4. Brasier C. M. 2008. The biosecurity threat to the UK and global environment from international trade in plants. *Plant Pathology* 57:792–808.
5. Brasier C. M., Cooke D. E. L. & Duncan J. M. 1999. Origin of a new *Phytophthora* pathogen through interspecific hybridization. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96:5878–5883.
6. Brasier C. M., Kirk S. A., Delcan J., Cooke D. E. L., Jung T. & Man in't Veld W. A. 2004. *Phytophthora alni* sp. nov. and its variants: designation of emerging heteroploid hybrid pathogens spreading on *Alnus* trees. *Mycological Research* 108:1172–1184.
7. Brasier C. M. 1991. Current questions in *Phytophthora* systematics: the role of the population approach. *Phytophthora*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, 104-128.
8. Burgess T. I. 2015. Molecular characterization of natural hybrids formed between five related indigenous clade 6 *Phytophthora* species. *PloS One* 10:e0134225.

9. Coyne J. & Orr H. A. 1997. Patterns of speciation in *Drosophila* revisited. *Evolution* 51:295–303.
10. Donahoo R. S. & Lamour K. H. 2008. Interspecific hybridization and apomixes between *Phytophthora capsici* and *Phytophthora tropicalis*. *Mycologia* 100: 911–920.
11. Ellison C. E., Hall C., Kowbel D., Welch J., Brem R. B., Glass N. L. & Taylor J. W. 2011. Population genomics and local adaptation in wild isolates of a model microbial eukaryote. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108:2831–2836.
12. Érsek T. & Man in't Veld W. A. 2013. Phytophthora species hybrids: a novel threat to crops and natural ecosystems. *Phytophthora: A Global Perspective* 37-47.
13. Érsek T., English J. T. & Schoelz J. E. 1995. Creation of species hybrids of *Phytophthora* with modified host ranges by zoospore fusion. *Phytopathology* 85:1343–1347.
14. Erwin D. C. & Ribeiro O. K. 1996. *Phytophthora Diseases Worldwide*. APS Press, American Phytopathological Society, USA, 562p.
15. Forster H., Oudemans P. & Coffey M. D. 1990. Mitochondrial and nuclear DNA diversity within six species of *Phytophthora*. *Experimental Mycology* 14: 18–31.
16. Fry W. E. 2012. *Principles of Plant Disease Management*. Academic Press, USA, 378p.
17. Giraud T., Gladioux P. & Gavrillets S. 2010. Linking the emergence of fungal plant diseases with ecological speciation. *Trends in Ecology & Evolution* 25:387–395.
18. Goodwin S. B. & Fry W. E. 1994. Genetic analyses of interspecific hybrids between *Phytophthora infestans* and *Phytophthora mirabilis*. *Experimental Mycology* 18:20–32.
19. Goodwin S. B., Sujkowski L. S. & Fry W. E. 1996. Widespread distribution and probable origin of resistance to metalaxyl in clonal genotypes of *Phytophthora infestans* in the United States and western Canada. *Phytopathology* 86:793–799.
20. Goss E. M., Cardenas M. E., Myers K., Forbes G. A., Fry W. E., Restrepo S. & Grünwald N. J. 2011. The plant pathogen *Phytophthora andina* emerged via hybridization of an unknown *Phytophthora* species and the Irish potato famine pathogen, *P. infestans*. *PLoS One* 6:e24543.
21. Gross B. L. & Rieseberg L. H. 2005. The ecological genetics of homoploid hybrid speciation. *Journal of Heredity* 96:241–252.

22. Hurtado-Gonzales O. P., Aragon-Caballero L. M., Flores-Torres J. G., Man in't Veld W. & Lamour K. H. 2009. Molecular comparison of natural hybrids of *Phytophthora nicotianae* and *P. cactorum* infecting loquat trees in Peru and Taiwan. *Mycologia* 101:496–502.
23. Husson C., Aguayo J., Revellin C., Frey P., Ioos R. & Marçais B. 2015. Evidence for homoploid speciation in *Phytophthora alni* supports taxonomic reclassification in this species complex. *Fungal Genetics and Biology* 77:12–21.
24. Ioos R., Andrieux A., Marçais B. & Frey, P. 2006 Genetic characterization of the natural hybrid species *Phytophthora alni* as inferred from nuclear and mitochondrial DNA analyses. *Fungal Genetics and Biology* 43:511–529.
25. Kroon L. P. N. M., Brouwer H., de Cock, A. W. & Govers F. 2012. The genus *Phytophthora* anno 2012. *Phytopathology* 102:348–364.
26. Leonberger A. J., Speers C., Ruhl G., Creswell T. & Beckerman, J. L. 2013. A survey of *Phytophthora* spp. in midwest nurseries, greenhouses, and landscapes. *Plant Disease* 97:635–640.
27. Man W. A., de Cock A. W. & Summerbell R. C. 2007. Natural hybrids of resident and introduced *Phytophthora* species proliferating on multiple new hosts. *European Journal of Plant Pathology* 117:25–33.
28. Man W. A., Rosendahl K. C., & Hong C. 2012. *Phytophthora* *serendipita* sp. nov. and *P. pelgrandis*, two destructive pathogens generated by natural hybridization. *Mycologia*, 104:1390-1396.
29. Man W. A., Veenbaas-Rijks W. J., Ilieva E., de Cock A. W. A. M., Bonants P. J. M. & Pieters R. 1998. Natural hybrids of *Phytophthora nicotianae* and *Phytophthora cactorum* demonstrated by isozyme analysis and random amplified polymorphic DNA. *Phytopathology* 88:922–929.
30. Martin F. N., Blair J. E. & Coffey M. D. 2014. Combined mitochondrial and nuclear multilocus phylogeny of the genus *Phytophthora*. *Fungal Genetics and Biology* 66:19–32.
31. May K. J., Drenth A. & Irwin J. A. G. 2003. Interspecific hybrids between the homothallic *Phytophthora sojae* and *Phytophthora vignae*. *Australasian Plant Pathology* 32: 353–359.
32. Mills S. D., Forster H. & Coffey M. D. 1991. Taxonomic structure of *Phytophthora cryptogea* and *P. drechsleri* based on isozyme and mitochondrial DNA analysis. *Mycological Research* 95:31–48.

33. Nagel J. H., Gryzenhout M., Slippers B., Wingfield M. J., Hardy G. S. J., Stukely M. J. & Burgess T. I. 2013. Characterization of *Phytophthora* hybrids from ITS clade 6 associated with riparian ecosystems in South Africa and Australia. *Fungal Biology* 117:329–347.
34. Nirenberg H. I., Gerlach W. F. & Gräfenhan T. 2009. *Phytophthora xpelgrandis*, a new natural hybrid pathogenic to *Pelargonium grandiflorum* hort. *Mycologia* 101:220–231.
35. Oberhofer M. & Leuchtman A. 2012. Genetic diversity in epichloid endophytes of *Hordelymus europaeus* suggests repeated host jumps and interspecific hybridizations. *Molecular Ecology* 21:2713–2272.
36. Oh E., Gryzenhout M., Wingfield B. D., Wingfield M. J. & Burgess T. I. 2013. Surveys of soil and water reveal a goldmine of *Phytophthora* diversity in South African natural ecosystems. *IMA Fungus* 4:123–131.
37. Ortiz-Barrientos D., Grealy A. & Nosil P. 2009. The genetics and ecology of reinforcement; Implications for the evolution of prezygotic isolation in sympatry and beyond. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1168:156–182.
38. Safaiefarahani B., Mostowfizadeh-Ghalamfarsa R., Hardy G. E. S. J. & Burgess T. I. 2016. Species from within the *Phytophthora cryptogea* complex and related species, *P. erythroseptica* and *P. sansomeana*, readily hybridize. *Fungal Biology* 120:975-987.
39. Schardl C. L. & Craven K. D. 2003. Interspecific hybridization in plant-associated fungi and oomycetes: A review. *Molecular Ecology* 12:2861–2873.
40. Schwingle B. W. & Blanchette R. A. 2008. Host range investigations of new, undescribed, and common *Phytophthora* spp. isolated from ornamental nurseries in Minnesota. *Plant Disease* 92:642–647.
41. Soltis P. S. & Douglas E. S. 2009 The role of hybridization in plant speciation. *Annual Review of Plant Biology* 60:561–588.
42. Springer D. J. & Chaturvedi V. 2010. Projecting global occurrence of *Cryptococcus gattii*. *Emerging infectious diseases* 16:14–20.
43. Stamps D. J., Waterhouse G. M., Newhook F. J. & Hall G. S. 1990. Revised Tabular Key to The Species of *Phytophthora* (ed. 2). CAB-International Mycological Institute, Ferry Lane, Kew, UK. 1-28.
44. Stukenbrock E. H. 2013. Evolution, selection and isolation: a genomic view of speciation in fungal plant pathogens. *New Phytologist* 199:895–907.

45. Waterhouse G. M. 1963. Key to the Species of *Phytophthora* de Bary. CAB International Mycological Institute, USA. 92 p.
46. Yakabe L. E., Blomquist C. L., Thomas S. L. & MacDonald J. D. 2009. Identification and frequency of *Phytophthora* species associated with foliar diseases in California ornamental nurseries. *Plant Disease* 93:883–890.
47. Yang X., Richardson P. A. & Hong C. 2014. *Phytophthora* × *stagnum* nothosp. nov., a new hybrid from irrigation reservoirs at ornamental plant nurseries in Virginia. *PLoS One* 9:e103450.