Iranian Journal of Plant ProtectionScience
Vol 51, No 2, Autumn and winter 2020 (221-233)
DOI: 10.22059/ijpps.2020.299744.1006934

دانش گیاهپزشکی ایران
دورۀ ۵۱، شمارۀ ۲، پاییز و زمستان ۱۳۹۹ (۲۳۳-۲۲۱)

کاهش برازندگی شب‌پرۀ مینوز گوجه‌فرنگی با القای تغییرات سیستمیک در شاخسار هورمون پاشی‌شدۀ گیاه ناشی از برهم‌کنش‌های رقم و هورمون

عظیم نعمتی[۱]، بابک ظهیری[۲*]، محمد خانجانی[۳]
۱، ۲ و ۳. دانش‌آموخته کارشناسی ارشد، استادیار و استاد گروه گیاه‌پزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه بوعلی‌سینا، همدان
(تاریخ دریافت: ۹۹/۰۱/۲۱ - تاریخ پذیرش: ۹۹/۰۵/۰۷)

چکیده

آسیب‌های ناشی از عوامل زیستی و غیر زیستی تغییراتی را در سوخت‌وساز ترکیبات شیمیایی اولیه و ثانویۀ گیاه ایجاد می‌نمایند. هورمون‌های گیاهی از ترکیباتی هستند که به دنبال حملۀ گیاه‌خواران افزایش یافته و توانایی دفاعی گیاه را بالا می‌برند. ایدۀ کاربرد خارجی هورمون روی محصولات گیاهی به‌منظور القای مقاومت به حشرات گیاه‌خوار با بررسی واکنش‌های رفتاری و فیزیولوژیک شب‌پرۀ مینوز گوجه‌فرنگی، ***Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae)** روی سه رقم گوجه‌فرنگی شامل دهقان، فلات-۱۱۱ و موبیل در پاسخ به تیمارهای هورمونی اسید جاسمونیک و اسید سالیسیلیک با اندازه‌گیری ترجیح تخم‌گذاری حشرات ماده، زنده‌مانی و مدت نمو هر یک از مراحل نارس و مقدار کربوهیدرات‌ها و فنل‌های محلول در برگ‌ها مطالعه شد. ترجیح تخم‌گذاری افراد ماده و مدت تکوین جنین روی رقم حساس فلات-۱۱۱ به‌طور قابل‌ملاحظه‌ای در واحدهای آزمایشی اسید جاسمونیک به ترتیب کاهش و افزایش یافتند. نرخ نمو لارو بیشترین واکنش را نسبت به تیمارهای هورمونی در رقم نیمه‌مقاوم دهقان از خود نشان داد. زنده‌مانی و نرخ نمو شفیره‌ها نیز به‌طور قابل‌توجهی تحت تأثیر تیمارهای اسید جاسمونیک روی هر سه رقم کاهش یافت. باوجود تفاوت‌های معنی‌دار در غلظت کربوهیدرات‌ها و فنل‌های محلول برگ رقم‌های گوجه‌فرنگی بین واحدهای آزمایشی شاهد و هورمون‌پاشی‌شده و همچنین باوجود همبستگی مثبت معنی‌دار بین تغییرات غلظت کربوهیدرات‌ها و فنل‌ها در واحدهای آزمایشی، همبستگی معناداری بین محتویات گیاهی اندازه‌گیری‌شده و متغیرهای زیستی شب‌پرۀ مینوز گوجه‌فرنگی مشاهده نشد. نتایج نشان دادند که هورمون‌های یادشده می‌توانند در تلفیق با رقم‌های مناسب گیاهی برای ایجاد تغییرات رفتاری و فیزیولوژیک در این آفت استفاده شوند.

واژه‌های کلیدی: اسید جاسمونیک، اسید سالیسیلیک، ترجیح تخم‌گذاری، زنده‌مانی و مدت تکوین، مقاومت القایی.

Systemic changes in tomato induced by foliar-treated hormone and cultivar interactions reduce the fitness of an invasive specialist herbivore, the tomato leaf miner

Azim Nemati[1], Babak Zahiri[2*], Mohammad Khanjani[3]
Department of Plant Protection, Faculty of Agriculture, Bu-Ali Sina University, Hamedan, Iran
(Received: April 9, 2020 - Accepted: July 28, 2020)

ABSTRACT

Injuries caused by biotic and abiotic factors lead to changes in the metabolism of the primary and secondary plant metabolites. Plant hormones are the compounds that are increased followed by the attack of herbivores to enhance plant defense ability. The idea of external application of hormones on crop plants to induce resistance to herbivores was studied by examining the behavioral and physiological responses of tomato leafminer, *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) on three tomato cultivars including Dehghan, Falat-111, and Mobil in response to jasmonic acid and salicylic acid hormone treatments by measuring the oviposition preference of the females, survivorship and development time of each immature stage and the concentration of soluble carbohydrates and phenols in the leaves. Oviposition preference of females and embryo development time on the susceptible cultivar, Falat-111, were significantly reduced and increased respectively in jasmonic acid treatment units. The larval development rate showed the highest response to hormonal treatments in the semi-resistant cultivar, Dehghan. Survivorship and development rates of the pupae were also significantly reduced under the influence of jasmonic acid treatments on all three cultivars. Despite significant differences in leaf soluble carbohydrates and phenols concentrations between control and sprayed tomato cultivars as well as a significant positive correlation between changes in carbohydrates and phenols concentrations in the experimental units, no significant correlation was observed between the aforementioned plant contents and insect biological variables. Results showed that these hormones, in combination with appropriate plant varieties, can be used to induce behavioral and physiological changes in the pest.

Keywords: Induced resistance, jasmonic acid, oviposition preference, salicylic acid, survivorship and development time.

* Corresponding author E-mail: bzahiri@basu.ac.ir

مقدمه

فرگشت گام‌به‌گام گیاهان با تولید نسبت‌های مؤثری از ترکیبات شیمیایی اولیه و ثانویه و بهینه ساختن ویژگی‌های مورفولوژیک همراه بوده است تا انطباق‌پذیری ضروری آن‌ها را با گسترهٔ وسیعی از تنش‌های زیستی و غیر زیستی در زیستگاه‌هایشان تضمین نماید. توانایی گیاهان در جلوگیری از وارد آمدن آسیب یا ترمیم آن، تابعی از ژنوم و ویژگی‌های محیطی آن‌ها است. برخی سازوکارهای طبیعی دفاعی گیاهان در برابر گیاه‌خواران و بیمارگرها قابلیت فعال یا غیرفعال شدن دارند. فعال شدن مجموعه‌های ژنی و متابولیت‌های آن‌ها در صورت نیاز، راه‌حلی است که گیاهان برای محافظت از خود در برابر تنش‌ها در پیش می‌گیرند تا هزینه‌های متابولیک محافظت در مواقع غیرضروری به حداقل رسانده شود (Hammerschmidt & Nicholson, 1999).

توسعهٔ کشاورزی در دهه‌های گذشته با تغییرات شگرف راژمان های اکولوژیک و درنتیجه بر هم خوردن تعادل طبیعی گونه‌های گیاهی همراه بوده است و طغیان گونه‌های گیاه‌خوار واکنشی است که بوم‌سازگان[1] برای بازگرداندن تعادل طبیعی از خود نشان داده است. رویکرد استفاده از آفت‌کش‌های شیمیایی برای کنترل خسارت ناشی از بیمارگرها و آفات محصولات کشاورزی در دهه‌های اخیر اختلالات پیچیده‌ای را در بوم‌سازگان‌های کشاورزی و طبیعی در پی داشته و گونه‌های غیر هدف ازجمله انسان را در معرض مخاطرات جدی قرار داده است. از پدیدهٔ مقاومت القایی در گیاهان که نخستین بار در سال ۱۹۰۱ توسط Ray و Beauverie شناخته شد می‌تواند به‌عنوان جایگزینی پایدار و ایمن برای استفاده سنتی از آفت‌کش‌های شیمیایی در بوم‌سازگان‌های کشاورزی مورد بهره‌برداری گیرد (Beauverie, 1901; Ray, 1901; Edreva, 2004).

اسید جاسمونیک یک هورمون گیاهی است که از مسیر اکتادکانویید[2] ابتدا در سیتوپلاسم و سپس در پراکسی‌زوم از اسید چرب لینولییک ساخته می‌شود (Davies, 1995). مهم‌ترین نقش اسید جاسمونیک ممانعت از رشد، ایجاد پیری و ریزش برگ گیاه است. هورمون گیاهی اسید سالیسیلیک نیز یک ترکیب فنلی است که از مسیر شیکی‌میت در بافت‌های گیاهی ساخته می‌شود. علاوه بر نقشی که اسید جاسمونیک، اسید سالیسیلیک و اتیلن در رشد و تکوین گیاه دارند، به‌طور پیوسته در تنظیم دفاع نخستین گیاه نیز مؤثرند. آلودگی‌های میکروبی و حملهٔ گیاه‌خواران در بیشتر موارد باعث افزایش تولید این هورمون‌ها و فعال‌سازی هم‌زمان ژن‌های مرتبط با مقاومت می‌شود (Maleck *et al*., 2000; Schenk *et al*., 2000). کاربرد خارجی این ترکیبات نیز سطح مقاومت گیاه در برابر تنش‌ها را بالا می‌برد (van Wees *et al*., 2003).

اسید جاسمونیک یکی از ترکیبات القاکنندهٔ مقاومت در گیاهان و مهم‌ترین هورمون مقاومت به تنش‌های زیستی و غیرزیستی است. این هورمون پس از زخم شدن گیاه به‌سرعت در بافت‌ها انباشته می‌شود (War *et al*., 2011). پژوهش‌های پیشین نشان می‌دهند که مسیر پیام‌دهی اسید سالیسیلیک نیز دارای طیف گسترده‌ای از پاسخ‌های دفاعی است و این هورمون کلید تنظیم‌کنندهٔ مقاومت القایی در برابر بیمارگران است؛ درحالی‌که اسید جاسمونیک و اتیلن بیشتر در مقابله با گیاه‌خواری افزایش می‌یابند (Saikia, 2003). پاسخ‌های دفاعی ناشی از اسید سالیسیلیک در گونه‌های گیاهی مختلف متفاوت است و به‌عنوان‌مثال دفاع ناشی از اسید سالیسیلیک در گیاهانی مانند گوجه‌فرنگی و توتون که از یک خانواده گیاهی هستند، پاسخ‌های متفاوتی را در پی دارد. تابه‌حال گزارش‌های بسیار کمی به نقش اسید سالیسیلیک در ایجاد مقاومت به حشره‌های گیاه‌خوار اشاره کرده‌اند (Martinez-Abarca *et al*., 1998).

کاربرد خارجی اسید جاسمونیک و اسید سالیسیلیک برای القای مقاومت در گوجه‌فرنگی به شب‌پرهٔ مینوز تنها در موارد بسیار کمی مطالعه شده است (Strapasson *et al*., 2014; Fouad *et al*., 2016). بنابراین تغییرات رفتاری و فیزیولوژیک شب‌پرهٔ

1 . Ecosystem
2 .Octadecanoid pathway

مینوز گوجه‌فرنگی، *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) در پاسخ به برهم‌کنش‌های سه رقم گوجه‌فرنگی (دهقان، فلات-۱۱۱، موبیل) و دو هورمون (اسید جاسمونیک و اسید سالیسیلیک) با اندازه‌گیری ترجیح تخم‌گذاری افراد ماده، زنده‌مانی و مدت نمو هر یک از مراحل نارس حشره و مقدار کربوهیدرات‌ها و فنل‌های محلول در برگ‌ها بررسی شدند تا امکان استفاده از هورمون‌های مزبور در القای مقاومت به این آفت مهم ارزیابی شود.

مواد و روش‌ها

پرورش گیاه: رقم‌های گوجه‌فرنگی موردآزمون در این پژوهش شامل موبیل[3]، دهقان[4] و فلات-۱۱۱[5] بر پایهٔ نتایج Irannejad-Parizi *et al.* (2015) انتخاب شدند. بذرهای گوجه‌فرنگی از موسسهٔ تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر در کرج تهیه شده بودند. بذرها در سینی‌های نشا حاوی کوکوپیت و پرلیت کاشته و دو هفتهٔ بعد در مرحلهٔ دو تا سه برگی به گلدان‌هایی با قطر ۱۵ سانتی‌متر دارای مخلوطی از خاک مزرعه و کود دامی پوسیده منتقل شدند. سینی‌های نشا و گلدان‌ها برای جلوگیری از آلوده شدن بوته‌ها به آفات دیگر درون یک قفس توری قرار داده شدند.

پرورش حشره: جمعیت شب‌پرهٔ مینوز گوجه‌فرنگی با جمع‌آوری پس‌ماندهای گیاهی آلوده از یک گلخانه در شهرک گلخانه‌ای امزاجرد در استان همدان در تاریخ ۱۳۹۳/۷/۱۶ و انتقال آن‌ها به داخل قفس توری محتوی گلدان‌های گوجه‌فرنگی رقم نامیب (Namib) در گلخانهٔ پردیس دانشگاه بوعلی سینا پرورش داده شد.

ساخت محلول هورمون: محلول‌های هورمون به روش Thaler *et al.* (1996) با دو غلظت ۰/۵ و ۱/۵ میلی‌مولار با استفاده از اسید جاسمونیک (ساخت شرکت Sigma aldrich) و اسید سالیسیلیک (ساخت شرکت Merck) تهیه و در دو نوبت روی واحدهای آزمایشی پاشیده شدند. محلول‌پاشی نخست در تاریخ ۱۳۹۳/۱۲/۲۶ و محلول‌پاشی دوم به فاصلهٔ یک ماه از محلول‌پاشی نخست در تاریخ ۱۳۹۴/۱/۲۶ با استفاده از افشانه‌های دستی انجام شد.

آزمون تشخیص و پذیرش میزبانی[6]: ترجیح تخم‌گذاری افراد ماده با طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی در پنج تکرار ارزیابی شد. ۱۵ گلدان گوجه‌فرنگی شاهد و تیمار در هر بلوک روی محیط دایره‌ای به قطر ۱ متر درون قفس توری قرار داده شدند و سپس ۳۰ حشرهٔ بالغ تازه ظاهرشده با نسبت جنسی ♀۲ : ♂۱ (ماده : نر) داخل قفس رهاسازی شدند. حشرات کامل با نگهداری شفیره‌های جمع‌آوری‌شده طی روزهای قبل و پرورش آن‌ها در دمای ۲ ± ۲۵ درجهٔ سلسیوس درون انکوباتور هم‌سن شده بودند. چون شب‌پرهٔ مینوز گوجه‌فرنگی بیش‌تر تخم‌های خود را طی سه روز می‌گذارد (Irannejad-Parizi *et al.*, 2015)، تعداد تخم‌های گذاشته‌شده در پایان هر یک از سه روز پس از رهاسازی به‌وسیلهٔ لوپ دستی شمارش، ثبت و سپس از روی گیاه برداشته شدند.

آزمون شایستگی میزبانی[7]: زنده‌مانی و مدت نمو هر یک از مراحل نارس حشره شامل تخم، لارو و شفیره در ۱۰ تکرار ارزیابی شدند. دو عدد تخم روی برگچه‌های مجزای هر یک از واحدهای آزمایشی گذاشته شده و طی روزهای بعد در دو نوبت ۷ صبح و ۷ عصر بازدید شدند. برگچه‌ها درون کیسه‌های توری کوچک محصور شدند تا امکان بازدید لاروها و شفیره‌ها در روزهای بعد امکان‌پذیر باشد.

سنجش ترکیب‌های گیاهی: شاهد نخست در اندازه‌گیری غلظت کربوهیدرات و فنل محلول برگ شامل برگ‌های بوته‌های آلوده نشده با آفت پیش از

3. Mobil
4. Dehghan
5. Falat-111
6. Host Recognition & Host Acceptance
7. Host Suitability

محلول‌پاشی با حلال و شاهد دوم شامل برگ‌های بوته‌های آسیب‌دیده از آفت است که پس از یک ماه برای بار دوم با حلال محلول‌پاشی شده‌اند و پس از ظهور آخرین حشره کامل در آزمون شایستگی میزبانی (تقریباً ۷۰ روز پس از شاهد نخست) از بوته‌ها جدا شده‌اند. غلظت کربوهیدرات‌های محلول برگ رقم‌های گوجه‌فرنگی به روش Irigoyen *et al.* (1992) در سه تکرار اندازه‌گیری شد. مقدار ۰/۱ میلی‌لیتر از عصارهٔ اتانولی ۸۳ درصد برگ نگهداری شده در یخچال با سه میلی‌لیتر محلول آنترون تازه تهیه‌شده (۱۵۰ میلی‌گرم آنترون[8] و ۱۰۰ میلی‌لیتر اسیدسولفوریک[9] ۷۲ درصد) در لوله‌آزمایش مخلوط و برای ایجاد مادهٔ رنگی به مدت ده دقیقه در حمام آب جوش گرما داده شد. میزان جذب نمونه‌ها پس از خنک شدن در طول‌موج ۶۲۵ نانومتر با دستگاه اسپکتروفوتومتر (مدل کری ۱۰۰، ساخت آمریکا) اندازه‌گیری شد. محلول‌های استاندارد گلوکز با غلظت‌های ۲۰، ۴۰، ۶۰، ۸۰، ۱۰۰ و ۱۲۰ میلی‌گرم در لیتر ساخته شده و میزان جذب آن‌ها پس از افزودن آنترون و انجام تیمار گرمایی در طول‌موج ۶۲۵ نانومتر با واحد میلی‌گرم در گرم اندازه‌گیری شد.

غلظت ترکیبات فنلی برگ رقم‌های گوجه‌فرنگی به روش فولین-سیکالته (Singleton & Rossi, 1965) در سه تکرار اندازه‌گیری شد. ۰/۵ گرم برگ در حضور ۳ میلی‌لیتر متانول ۸۵ درصد درون هاون کوبیده شد و ۳۰۰ میکرولیتر از عصارهٔ صاف‌شده (با کاغذ صافی) با ۱۵۰۰ میکرولیتر شناساگر فولین-سیکالته (رقیق‌شده با آب مقطر به نسبت ۱ : ۱۰) مخلوط شد. پس از ۸ دقیقه، ۱۲۰۰ میکرولیتر محلول کربنات سدیم ۷ درصد به آن افزوده شده و با سرعت ۱۲۰ دور در دقیقه روی دستگاه شیکر در شرایط دمای اتاق تاریک تکان داده شد. جذب نمونه‌ها در طول‌موج ۷۶۵ نانومتر با دستگاه اسپکتروفوتومتر تعیین گردید و با استفاده از برنامهٔ Microsoft Excel در معادلهٔ استاندارد قرار گرفت تا غلظت ترکیبات فنلی برحسب میلی‌گرم در صد گرم وزن برگ تازه در هر نمونه محاسبه شود. معادلهٔ استاندارد با تهیهٔ محلول‌های اسید گالیک با غلظت‌های استاندارد و طیف‌سنجی آن‌ها به دست آمده بود. بدین ترتیب که ابتدا ۳۰ میلی‌گرم پودر اسید گالیک در ۳۰ میلی‌لیتر آب مقطر حل شد. سپس ۰، ۱، ۲، ۴، ۶ و ۱۲ میلی‌لیتر از محلول به‌دست‌آمده درون بالن ژوژهٔ ۲۵ میلی‌لیتری با آب مقطر به حجم رسانده شد و به روش آماده‌سازی نمونه‌های برگ، استانداردهایی با غلظت‌های ۰، ۴، ۸، ۱۶، ۲۴ و ۴۸ میلی‌لیتر اسید گالیک تهیه شدند.

تجزیه داده‌ها: داده‌های به‌دست‌آمده پس از تبدیل‌های لازم با استفاده از نرم‌افزار SAS v9.4 تجزیه شده و میانگین‌ها در صورت وجود تفاوت معنی‌دار با آزمون Tukey در سطح معنی‌داری ۰/۰۵ گروه‌بندی شدند.

نتایج

برهم‌کنش رقم‌های گوجه‌فرنگی و سطوح هورمون روی شمار تخم‌های گذاشته‌شده در آزمون تشخیص و پذیرش میزبانی که به روش انتخاب آزاد[10] واحدهای آزمایشی برای ارزیابی رفتار تخم‌گذاری افراد ماده انجام شد، معنی‌دار بود (جدول ۱)، هرچند برش‌دهی[11] برهم‌کنش رقم-هورمون روی رقم نشان داد که سطوح هورمون در رقم دهقان تفاوت معنی‌داری در شمار تخم‌ها ایجاد ننموده و این تفاوت در رقم موبیل تنها در سطح ۰/۰۴۱۵ معنی‌دار است (جدول ۲). برش‌دهی برهم‌کنش رقم-هورمون روی هورمون مشخص کرد که شمار تخم‌های گذاشته‌شده روی رقم‌های گوجه‌فرنگی در تیمارهای شاهد و هر یک از چهار سطح هورمون تفاوت معنی‌داری دارند (جدول ۳) که نشان‌دهنده تفاوت فنوتیپی بالای این رقم‌ها در جلب افراد ماده برای تخم‌گذاری است. بیشترین شمار تخم به ترتیب روی رقم فلات-۱۱۱ شاهد و تیمارشده با اسید سالیسیلیک و کمترین

8. Anthrone
9. H2SO4

10. Free-Choice
11. Slicing

تعداد به ترتیب روی رقم‌های موبیل و دهقان شمارش شدند (جدول ۴). برهم‌کنش رقم-هورمون اثر معنی‌داری بر مدت نمو مراحل زیستی تخم، لارو و شفیره داشت (جدول ۱) و برش‌دهی این برهم‌کنش روی رقم مشخص کرد که سطوح مختلف هورمون توانسته‌اند تفاوت معنی‌داری را در مدت نمو هر یک از مراحل زیستی در هر یک از رقم‌های گوجه‌فرنگی ایجاد نمایند (جدول ۲).

جدول ۱. تجزیهٔ واریانس متغیرهای زیستی شب‌پرهٔ مینوز گوجه‌فرنگی و محتویات محلول برگ رقم‌های گوجه‌فرنگی (دهقان، فلات-۱۱۱، موبیل) تیمارشده با ۰/۵ و ۱/۵ میلی‌مولار اسید جاسمونیک و اسید سالیسیلیک

Table 1. Analysis of variance of biological variables of tomato leaf miner and leaf soluble contents of tomato cultivars (Dehghan, Falat-111, and Mobil) treated with 0.5 and 1.5 mM of jasmonic acid and salicylic acid

Variable	Source of Variation	DF	Sum of Squares	Mean Square	F Value	Pr > F	Model Parameter
Egg Count	Cultivar	2	4570.106667	2285.053333	366.36	<0.0001	R^2 = 0.946293
	Hormone	4	839.653333	209.913333	33.66	<0.0001	CV = 18.07983
	Interaction	8	615.226667	76.903333	12.33	<0.0001	Root MSE = 2.497427
	Block	4	129.12	32.28	5.18	0.0013	
	Error	56	349.28	6.237143			
Egg DT	Cultivar	2	108.21	54.105	446.06	<0.0001	R^2 = 0.891710
	Hormone	4	18.0566667	4.5141667	37.22	<0.0001	CV = 6.186078
	Interaction	8	8.5733333	1.0716667	8.84	<0.0001	Root MSE = 0.348276
	Error	135	16.375	0.1212963			
Larva DT	Cultivar	2	339.8433333	169.9216667	778.93	<0.0001	R^2 = 0.945349
	Hormone	4	130.9233333	32.7308333	150.04	<0.0001	CV = 3.662284
	Interaction	8	38.6566667	4.8320833	22.15	<0.0001	Root MSE = 0.467063
	Error	135	29.45	0.2181481			
Pupa DT	Cultivar	2	139.2533333	69.6266667	498.65	<0.0001	R^2 = 0.957265
	Hormone	4	243.3933333	60.8483333	435.78	<0.0001	CV = 2.959376
	Interaction	8	39.5966667	4.9495833	35.45	<0.0001	Root MSE = 0.37367
	Error	135	18.85	0.1396296			
Carbohydrate	Cultivar	2	0.0219	0.01095	4.76	0.0146	R^2 = 0.903581
	Hormone	5	0.53495	0.10699	46.52	<0.0001	CV = 7.32188
	Interaction	10	0.2191	0.02191	9.53	<0.0001	Root MSE = 0.047958
	Error	36	0.0828	0.0023			
Phenol	Cultivar	2	0.02003333	0.01001667	8.43	0.001	R^2 = 0.844298
	Hormone	5	0.18388333	0.03677667	30.93	<0.0001	CV = 13.12146
	Interaction	10	0.02816667	0.00281667	2.37	0.0284	Root MSE = 0.03448
	Error	36	0.0428	0.00118889			

DT: Development Time

جدول ۲. اثر برهم‌کنش رقم-هورمون برش داده‌شده روی رقم بر متغیرهای زیستی شب‌پرهٔ مینوز گوجه‌فرنگی و محتویات محلول برگ رقم‌های گوجه‌فرنگی تیمارشده با ۰/۵ و ۱/۵ میلی‌مولار اسید جاسمونیک و اسید سالیسیلیک

Table 2. Effect of cultivar-hormone interaction sliced by cultivar on biological variables of tomato leaf miner and leaf soluble contents of tomato cultivars treated with 0.5 and 1.5 mM of jasmonic acid and salicylic acid

Variable	Cultivar	DF	Sum of Squares	Mean Square	F Value	Pr > F
Egg Count	Dehghan	4	43.76	10.94	1.75	0.1511
	Falat-111	4	1344.56	336.14	53.89	<0.0001
	Mobil	4	66.56	16.64	2.67	0.0415
Egg DT	Dehghan	4	2.37	0.5925	4.88	0.001
	Falat-111	4	19.13	4.7825	39.43	<0.0001
	Mobil	4	5.13	1.2825	10.57	<0.0001
Larva DT	Dehghan	4	106.48	26.62	122.03	<0.0001
	Falat-111	4	12.07	3.0175	13.83	<0.0001
	Mobil	4	51.03	12.7575	58.48	<0.0001
Pupa DT	Dehghan	4	67.03	16.7575	120.01	<0.0001
	Falat-111	4	70.28	17.57	125.83	<0.0001
	Mobil	4	145.68	36.42	260.83	<0.0001
Carbohydrate	Dehghan	5	0.2848	0.05696	24.77	<0.0001
	Falat-111	5	0.3616	0.07232	31.44	<0.0001
	Mobil	5	0.10765	0.02153	9.36	<0.0001
Phenol	Dehghan	5	0.05665	0.01133	9.53	<0.0001
	Falat-111	5	0.1014	0.02028	17.06	<0.0001
	Mobil	5	0.054	0.0108	9.08	<0.0001

DT: Development Time

جدول ۳. اثر برهم‌کنش رقم-هورمون برش داده‌شده روی هورمون بر متغیرهای زیستی شب‌پرهٔ مینوز گوجه‌فرنگی و محتویات محلول برگ رقم‌های گوجه‌فرنگی (دهقان، فلات-۱۱۱، موبیل) تیمارشده با ۰/۵ و ۱/۵ میلی‌مولار اسید جاسمونیک و اسید سالیسیلیک

Table 3. Effect of cultivar-hormone interaction sliced by hormon on biological variables of tomato leaf miner and leaf soluble contents of tomato cultivars (Dehghan, Falat-111 and, Mobil) treated with 0.5 and 1.5 mM of jasmonic acid and salicylic acid

Variable	Hormone	DF	Sum of Squares	Mean Square	F Value	Pr > F
Egg Count	Control	2	1598.8	799.4	128.17	<0.0001
	JA 0.5 mM	2	552.5333	276.2667	44.29	<0.0001
	JA 1.5 mM	2	136.9333	68.46667	10.98	<0.0001
	SA 0.5 mM	2	1526.933	763.4667	122.41	<0.0001
	SA 1.5 mM	2	1370.133	685.0667	109.84	<0.0001
Egg DT	Control	2	27.81667	13.90833	114.66	<0.0001
	JA 0.5 mM	2	16.51667	8.258333	68.08	<0.0001
	JA 1.5 mM	2	15.65	7.825	64.51	<0.0001
	SA 0.5 mM	2	24.95	12.475	102.85	<0.0001
	SA 1.5 mM	2	31.85	15.925	131.29	<0.0001
Larva DT	Control	2	23.45	11.725	53.75	<0.0001
	JA 0.5 mM	2	129.2667	64.63333	296.28	<0.0001
	JA 1.5 mM	2	114.6167	57.30833	262.7	<0.0001
	SA 0.5 mM	2	44.51667	22.25833	102.03	<0.0001
	SA 1.5 mM	2	66.65	33.325	152.76	<0.0001
Pupa DT	Control	2	26.81667	13.40833	96.03	<0.0001
	JA 0.5 mM	2	91.81667	45.90833	328.79	<0.0001
	JA 1.5 mM	2	22.05	11.025	78.96	<0.0001
	SA 0.5 mM	2	14.55	7.275	52.1	<0.0001
	SA 1.5 mM	2	23.61667	11.80833	84.57	<0.0001
Carbohydrate	Control I	2	0.023400	0.011700	5.09	0.0113
	Control II	2	0.113400	0.056700	24.65	<0.0001
	JA 0.5 mM	2	0.018200	0.009100	3.96	0.0280
	JA 1.5 mM	2	0.002400	0.001200	0.52	0.5979
	SA 0.5 mM	2	0.011400	0.005700	2.48	0.0981
	SA 1.5 mM	2	0.072200	0.036100	15.70	<0.0001
Phenol	Control I	2	0.000200	0.000100	0.08	0.9195
	Control II	2	0.003200	0.001600	1.35	0.2731
	JA 0.5 mM	2	0.004200	0.002100	1.77	0.1854
	JA 1.5 mM	2	0.005600	0.002800	2.36	0.1093
	SA 0.5 mM	2	0.029400	0.014700	12.36	<0.0001
	SA 1.5 mM	2	0.005600	0.002800	2.36	0.1093

DT: Development Time; Control I: not sprayed plants and not injured, Control II: not sprayed plants and injured; JA: Jasmonic Acid, SA: Salicylic Acid, mM: mili Molar

همچنین برش‌دهی برهم‌کنش رقم-هورمون روی هورمون نشان داد که تفاوت مدت نمو هر یک از مراحل زیستی میان رقم‌ها در تیمارهای شاهد و نیز هر یک از سطوح هورمون با اطمینان بسیار بالایی معنی‌دار است (جدول ۳) که حاکی از بالا بودن تفاوت ذاتی میان رقم‌ها است. طولانی‌ترین مدت نمو مراحل نارس به ترتیب روی رقم‌های دهقان و موبیل تیمارشده با اسید جاسمونیک به ثبت رسید، درحالی‌که مراحل نارس شب‌پرهٔ مینوز گوجه‌فرنگی، نمو خود را روی رقم فلات-۱۱۱ شاهد و تیمارشده با اسید سالیسیلیک با سرعت بیشتری سپری نمودند (جدول ۴). مدل آماری بکار رفته در تجزیهٔ داده‌های مقدار کربوهیدرات‌ها و فنل‌های محلول برگ، اثرات متقابلی را بین رقم‌های گوجه‌فرنگی و غلظت‌های هورمون نشان داد (جدول ۱). تفاوت معنی‌دار مقادیر کربوهیدرات و فنل محلول برگ تحت تأثیر آسیب واردآمده به بوته توسط لاروها و نیز سطوح مختلف هورمون در هر یک از رقم‌های گوجه‌فرنگی با برش‌دهی برهم‌کنش‌ها روی رقم مشاهده شد (جدول ۲).

برش‌دهی برهم‌کنش رقم-هورمون روی هورمون مشخص کرد که مقادیر کربوهیدرات محلول برگ سه رقم گوجه‌فرنگی تنها در شاهد نخست، شاهد دوم، تیمار اسید جاسمونیک ۰/۵ میلی‌مولار و تیمار اسید سالیسیلیک ۱/۵ میلی‌مولار دارای تفاوت معنی‌دار بودند و تفاوت معنی‌دار مقادیر فنل محلول برگ تنها

با تیمار اسید سالیسیلیک ۰/۵ میلی‌مولار میان سه رقم گوجه‌فرنگی مشاهده شد (جدول ۳). افزایش مقدار کربوهیدرات محلول برگ تحت تأثیر آسیب آفت از شاهد نخست به شاهد دوم تنها در رقم‌های فلات-۱۱۱ و موبیل معنی‌دار بود و تفاوت معنی‌داری بین تغییر مقدار کربوهیدرات محلول برگ ناشی از آسیب لاروی در رقم دهقان و همچنین تغییرات مقدار فنل محلول برگ ناشی از آسیب لاروی در هیچ‌یک از سه رقم گوجه‌فرنگی مشاهده نشد (جدول ۵). غلظت‌های چهارگانهٔ هورمونی تفاوت‌های معنی‌داری را در مقادیر کربوهیدرات محلول برگ رقم دهقان نسبت به هر دو شاهد ایجاد نمودند (جدول ۵). مقادیر کربوهیدرات محلول برگ در رقم فلات-۱۱۱ تیمارشده با هر دو غلظت اسید سالیسیلیک به‌طور معنی‌داری نسبت به تیمارهای اسید جاسمونیک بالاتر بود؛ درحالی‌که تفاوت معنی‌داری از این جنبه در رقم‌های دهقان و موبیل دیده نشد (جدول ۵).

کمترین میزان کربوهیدرات محلول برگ در شاهد نخست رقم‌های دهقان و فلات-۱۱۱ مشاهده شد (جدول ۵). تیمارهای اسید سالیسیلیک با غلظت ۰/۵ میلی‌مولار روی رقم دهقان، اسید سالیسیلیک با هر دو غلظت روی رقم فلات-۱۱۱ و اسید سالیسیلیک و اسید جاسمونیک با غلظت ۱/۵ میلی‌مولار روی رقم موبیل منجر به بالا رفتن معنی‌دار مقدار فنل‌های محلول در برگ شدند، هرچند تفاوت معنی‌داری میان تأثیرگذاری غلظت‌های چهارگانه هورمونی بر تغییرات مقدار فنل‌های محلول برگ هر یک از رقم‌های گوجه‌فرنگی وجود نداشت (جدول ۵).

جدول ۴. متغیرهای زیستی شب‌پرهٔ مینوز گوجه‌فرنگی روی رقم‌های گوجه‌فرنگی تیمارشده با ۰/۵ و ۱/۵ میلی‌مولار اسید جاسمونیک و اسید سالیسیلیک

Table 4. Biological variables of tomato leaf miner on tomato cultivars treated with 0.5 and 1.5 mM of jasmonic acid and salicylic acid

Treatment		Egg Count	Development Time (Day) (Mean ± SD)			Corrected Survivorship		
Cultivar	Hormone		Egg	Larva	Pupa	Egg	Larva	Pupa
Dehghan	Control	10.4 ± 1.14^{cd}	6.45 ± 0.44^{bc}	13.15 ± 0.24^{de}	12.15 ± 0.24^{e}	1.00	1.00	1.00
	JA 0.5 mM	07.4 ± 2.07^{d}	7.00 ± 0.33^{a}	15.95 ± 0.55^{b}	14.15 ± 0.34^{b}	0.70	0.86	0.67
	JA 1.5 mM	07.0 ± 1.73^{d}	7.05 ± 0.28^{a}	17.15 ± 0.24^{a}	15.40 ± 0.46^{a}	0.60	0.67	0.75
	SA 0.5 mM	09.6 ± 1.14^{cd}	6.70 ± 0.48^{ab}	13.90 ± 0.46^{c}	12.90 ± 0.21^{cd}	0.80	0.75	0.83
	SA 1.5 mM	09.4 ± 0.55^{cd}	6.75 ± 0.35^{ab}	14.25 ± 0.35^{c}	12.80 ± 0.35^{d}	0.60	0.67	0.75
Falat-111	Control	32.2 ± 5.50^{a}	4.10 ± 0.32^{g}	11.25 ± 0.63^{fg}	09.90 ± 0.21^{i}	1.00	1.00	1.00
	JA 0.5 mM	19.4 ± 4.04^{b}	5.70 ± 0.35^{de}	11.45 ± 0.50^{fg}	11.15 ± 0.24^{gh}	0.70	0.86	0.67
	JA 1.5 mM	13.2 ± 1.92^{c}	5.30 ± 0.35^{ef}	12.55 ± 0.50^{e}	13.45 ± 0.44^{c}	0.80	0.75	0.83
	SA 0.5 mM	30.8 ± 5.63^{a}	4.55 ± 0.55^{g}	11.20 ± 0.63^{fg}	11.25 ± 0.35^{g}	0.90	0.78	0.86
	SA 1.5 mM	28.6 ± 3.36^{a}	4.25 ± 0.35^{g}	11.60 ± 0.52^{f}	10.65 ± 0.41^{h}	0.80	0.63	0.60
Mobil	Control	10.2 ± 1.92^{cd}	5.10 ± 0.21^{f}	11.30 ± 0.35^{fg}	11.50 ± 0.53^{fg}	1.00	1.00	1.00
	JA 0.5 mM	05.8 ± 1.48^{d}	5.25 ± 0.26^{ef}	11.65 ± 0.47^{f}	15.30 ± 0.35^{a}	0.70	0.57	0.75
	JA 1.5 mM	06.6 ± 1.52^{d}	5.95 ± 0.28^{cd}	13.70 ± 0.42^{cd}	15.10 ± 0.32^{a}	0.80	0.63	0.80
	SA 0.5 mM	09.2 ± 2.05^{cd}	5.10 ± 0.21^{f}	11.45 ± 0.37^{fg}	11.70 ± 0.48^{efg}	0.70	0.86	0.71
	SA 1.5 mM	07.4 ± 1.95^{d}	5.20 ± 0.26^{ef}	10.75 ± 0.54^{g}	12.00 ± 0.47^{ef}	0.80	0.88	0.57

JA: Jasmonic Acid, SA: Salicylic Acid, mM: mili Molar; Means within each column followed by the same letter do not differ significantly according to Tukey-HSD test, $p < 0.05$

میانگین‌ها با حروف مشابه در هر ستون تفاوت معنی‌داری ندارند (Tukey-HSD test, $p < 0.05$)

جدول ۵. غلظت ترکیبات محلول برگ رقم‌های گوجه‌فرنگی تیمارشده با ۰/۵ و ۱/۵ میلی‌مولار اسید جاسمونیک و اسید سالیسیلیک

Table 5. Leaf soluble contents of tomato cultivars treated with 0.5 and 1.5 mM of jasmonic acid and salicylic acid

Treatment		Leaf Soluble Content (mg/100gr) (Mean ± SD)	
Cultivar	Hormone	Carbohydrate	Phenol
Dehghan	Control I	0.44 ± 0.04^{g}	0.17 ± 0.02^{d}
	Control II	0.49 ± 0.04^{fg}	0.18 ± 0.03^{d}
	JA 0.5 mM	0.70 ± 0.08^{abcd}	0.27 ± 0.02^{bcd}
	JA 1.5 mM	0.65 ± 0.07^{cde}	0.27 ± 0.04^{bcd}
	SA 0.5 mM	0.81 ± 0.07^{ab}	0.33 ± 0.05^{ab}
	SA 1.5 mM	0.67 ± 0.04^{bcde}	0.27 ± 0.06^{bcd}
Falat-111	Control I	0.41 ± 0.03^{g}	0.17 ± 0.03^{d}
	Control II	0.67 ± 0.02^{bcde}	0.22 ± 0.03^{cd}
	JA 0.5 mM	0.60 ± 0.04^{def}	0.31 ± 0.03^{abc}
	JA 1.5 mM	0.67 ± 0.04^{bcde}	0.31 ± 0.04^{abc}
	SA 0.5 mM	0.82 ± 0.03^{a}	0.40 ± 0.03^{a}
	SA 1.5 mM	0.83 ± 0.05^{a}	0.33 ± 0.04^{ab}
Mobil	Control I	0.53 ± 0.05^{efg}	0.18 ± 0.03^{d}
	Control II	0.76 ± 0.05^{abc}	0.18 ± 0.03^{d}
	JA 0.5 mM	0.69 ± 0.05^{abcd}	0.26 ± 0.03^{bcd}
	JA 1.5 mM	0.69 ± 0.05^{abcd}	0.33 ± 0.04^{ab}
	SA 0.5 mM	0.74 ± 0.05^{abcd}	0.26 ± 0.04^{bcd}
	SA 1.5 mM	0.62 ± 0.05^{cdef}	0.29 ± 0.03^{bc}

Control I: not sprayed and not injured plants, Control II: not sprayed and injured plants; JA: Jasmonic Acid, SA: Salicylic Acid, mM: mili Molar; Means within each column followed by the same letter do not differ significantly according to Tukey-HSD test, $p < 0.05$

میانگین‌ها با حروف مشابه در هر ستون تفاوت معنی‌داری ندارند (Tukey-HSD test, $p < 0.05$)

بحث

گیاهان می‌توانند به‌طور غیرمستقیم واکنش رفتاری گیاه‌خواران را تحت تأثیر جلب‌کننده‌ها، دورکننده‌ها، متوقف‌کننده‌ها، بازدارنده‌ها و محرک‌ها نسبت به خود تغییر دهند تا آن‌ها را از استقرار، تغذیه و تخم‌گذاری منصرف نموده ((Smith, 2005; Sarfraz *et al*, 2006) یا شکارگرها و پارازیتوییدهای گیاه‌خواران را به‌سوی خود بخوانند (Yan *et al*., 2005). ضخامت اپیدرم، لایهٔ مومی و تراکم کرک در برگ و ساقه گیاه نیز از عوامل فیزیکی مهم تأثیرگذار در انتخاب گیاه میزبان برای تخم‌گذاری افراد ماده محسوب می‌شوند. به همین دلیل رفتار تخم‌گذاری افراد ماده در این پژوهش به‌عنوان شاخصی برای ارزیابی اثرات متقابل رقم و هورمون در میزان سازوکار مقاومتی آنتی‌زنوز[۱۲] گیاه میزبان مطالعه شد. شمار بالای تخم روی تیمار شاهد رقم فلات-۱۱۱ نشان از ترجیح بالای افراد ماده برای تخم‌گذاری روی این رقم داشت و تیمارهای هورمونی اسید جاسمونیک توانستند موجب کاهش معنی‌دار شمار تخم‌ها روی این رقم شوند، درحالی‌که شمار پایین تخم روی تیمارهای شاهد رقم‌های دهقان و موبیل نشان‌دهندهٔ وجود سازوکار مقاومتی آنتی‌زنوز تخم‌گذاری در این رقم‌ها است که پیش‌ازاین توسط Irannejad-Parizi *et al*. (2015) گزارش شده بود. شاید به همین دلیل هیچ‌یک از تیمارهای هورمونی اسید جاسمونیک و اسید سالیسیلیک کاهش بیشتری را در شمار تخم‌های گذاشته‌شده روی این رقم‌ها ایجاد ننمودند (جدول ۴). افزایش ترکیباتی مانند گلوکوزینولات‌ها، آنتوسیانین‌ها، ترپنوئیدها و آمینواسیدها در گیاهان تیمار شده با هورمون از دلایلی است که برای کاهش ترجیح تخم‌گذاری سایر حشرات روی سایر گیاهان گزارش شده‌اند (Huang *et al*., 1993; Renwick & Chew, 1994; Soldaat, *et al*., 1996; Agrawal & Kurashige, 2003) پژوهشگران Lu *et al*. (2004) نشان دادند که پاشیدن هورمون‌های گیاهی نقش عمده‌ای در کاهش ترجیح تخم‌گذاری *Plutella xylostella* روی کلم معمولی (*Brassica oleracea*) و کلم چینی (*Brassica campestris*) دارند (Maleck *et al*., 2000). پژوهشگران Bruinsma *et al*. (2007) با پاشیدن متیل‌جاسمونات روی برگ‌های کلم متوجه افزایش

12. Antixenosis

پنج ترکیب از گروه گلوکوزیلات‌ها در گیاه شدند که ترجیح تخم‌گذاری *Pieris rapae* و *Pieris brassicae* را کاهش می‌داد. غلظت گلوکوبراسیسین در کلم‌هایی که با متیل‌جاسمونات تیمار شده بودند نسبت به گیاهان شاهد دو برابر افزایش و غلظت گلوکوبرین و ۴-هیدروکسی گلوکوبراسیسین کاهش یافته بود.

شایستگی گیاه میزبان برای تخم‌گذاری، تغذیه و رشد و نمو نُتاج حشره، نقش تعیین‌کننده‌ای در استقرار جمعیت حشره بر آن دارد که توسط افراد ماده معمولاً به‌درستی تشخیص داده می‌شود (Van Lenteren & Noldus, 1990; Singh, 1997). گیاهان به‌طور مستقیم می‌توانند زنده‌مانی، هضم غذا، اندازه و وزن بدن، رشد و نمو، طول عمر، رفتارهای جفت‌گیری و باروری حشرات گیاه‌خوار را در همان نسل یا نسل بعد با سازوکار آنتی‌بیوز از طریق ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی خود تحت تأثیر قرار دهند (Dent, 2000; Sarfraz *et al*., 2006; Bernays & Chapman, 2007). اثرات کشندهٔ آنتی‌بیوزی به‌صورت حاد، غالباً به‌صورت مرگ تخم‌ها و مراحل نابالغ آفت نمایان می‌شود. آفاتی که از اثرات کشندهٔ آنتی‌بیوز جان به در می‌برند، با اثرات نامطلوب دیگری ازجمله کاهش وزن و جثه، طولانی شدن دوره‌های رشد و نمو و کاهش باروری مواجه خواهند شد. بنابراین زنده‌مانی و مدت نمو شب‌پرهٔ مینوز گوجه‌فرنگی در این پژوهش به‌عنوان شاخص‌هایی از سازوکار مقاومتی آنتی‌بیوز رقم‌های گوجه‌فرنگی، تحت تأثیر نوع و غلظت هورمون‌های القاگر مقاومت بررسی شدند.

نفوذ ترکیبات شیمیایی برگ میزبان به درون تخم‌هایی که روی آن گذاشته شده‌اند می‌تواند دلیل تفاوت در زنده‌مانی و مدت تکوین جنین‌های شب‌پرهٔ مینوز گوجه‌فرنگی میان تیمارهای پانزده‌گانه آزمون باشد که بازتابی از برهم‌کنش‌های بین رقم‌ها و تیمارهای هورمونی هستند. مدت کوتاه تکوین جنین در تیمار شاهد رقم فلات-۱۱۱ که در نتایج Irannejad-Parizi *et al*. (2015) نیز اشاره شده بود، تنها به‌وسیلهٔ تیمارهای اسید جاسمونیک تحت تأثیر قرار گرفتند و تیمارهای اسید سالیسیلیک نتوانستند افزایش معناداری را در مدت تکوین جنین شب‌پرهٔ مینوز گوجه‌فرنگی روی هیچ‌یک از رقم‌ها ایجاد نمایند.

هرچند افزایش اندک مدت نمو تخم روی رقم دهقان تحت تأثیر تیمارهای هورمونی اسید جاسمونیک و افزایش مدت نمو تخم روی رقم موبیل تحت تأثیر اسید جاسمونیک ۱/۵ میلی‌مولار نیز معنادار بود (جدول ۴). Senthil-Nathan *et al*. (2009) اعلام کردند که تیمار اسید جاسمونیک با غلظت ۵ میلی‌مولار به‌طور معنی‌داری میزان تفریخ تخم‌های زنجرک قهوه‌ای برنج را کاهش می‌دهد، درحالی‌که تیمار اسید جاسمونیک با غلظت ۲/۵ میلی‌مولار تأثیر معنی‌داری روی تفریخ تخم‌های آفت نداشت (Soldaat *et al*., 1996). تعاملات شیمیایی لاروهای شب‌پرهٔ مینوز گوجه‌فرنگی با میزبان گیاهی به دلیل فعالیت‌های ایجاد تونل و تغذیهٔ درون برگ بیش از تخم بوده و تأثیرات بیشتری را از ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی برگ می‌پذیرند. نرخ نمو لارو در رقم‌های فلات-۱۱۱ و موبیل تنها با تیمار اسید جاسمونیک ۱/۵ میلی‌مولار کاهش معناداری را نسبت به شاهد نشان داد و سایر تیمارهای هورمونی تأثیر معناداری را در مدت نمو لاروها ایجاد نکردند، درحالی‌که رقم نیمه‌مقاوم دهقان (Irannejad-Parizi *et al*., 2015) بیشترین واکنش را نسبت به تیمارهای هورمونی از خود نشان داد و حتی هر دو غلظت اسید جاسمونیک نیز تفاوت معنی‌داری را در نرخ نمو لاروها نسبت به شاهد ایجاد نمودند (جدول ۴). نتایج Cipollini & Redman (1999) نشان داد که به کار بردن اسید جاسمونیک و اسید سالیسیلیک با غلظت یک میلی‌مولار با بالا بردن میزان پروکسیداز و پلی‌فنل اکسیداز در برگ‌های گوجه‌فرنگی باعث افزایش طول دوره لاروی *Manduca sexta* می‌شود و دراین‌بین تأثیر اسید جاسمونیک بر فعالیت پلی‌فنل‌اکسیداز بیشتر از اسید سالیسیلیک بود (Thaler, *et al*., 1996; Stout *et al*., 1998). در بررسی‌های Thaler (1999b) مشخص شد که تیمار خارجی اسید جاسمونیک نرخ رشد لاروهای شب‌پرهٔ زمستانه را کاهش و طول دوره تخم تا شفیره را افزایش داده است که شانس پارازیته شدن موفق لاروها را بالا می‌برد (فرضیه Slow-

growth High-mortality). هرچند، تیمار خارجی با سه غلظت اسید سالیسیلیک نتوانست تفاوت معنی‌داری را در طول دوره لاروی *Bombyx mori* ایجاد نماید که آن را به عدم تغییر در میزان سنتز هورمون پوست‌اندازی نسبت دادند (Kochi & Kaliwal, 2005). تغذیهٔ افراد در مرحله لاروی می‌تواند تأثیر قابل‌توجهی بر فرایندهای متابولیک و فیزیولوژیک شفیره داشته باشد. زنده‌مانی و مدت نمو شفیره‌ها شاخص‌هایی از ویژگی‌های فیزیولوژیک حشره بودند که به‌طور قابل‌توجهی تحت تأثیر رقم گیاه میزبان و تیمارهای هورمونی این تحقیق قرار گرفتند. تقریباً تمام تیمارهای هورمونی (به‌جز اسید سالیسیلیک در رقم موبیل) منجر به کاهش سرعت نمو شفیره‌ها نسبت به شاهد شدند و بیشترین تغییر نسبت به شاهد به‌وسیلهٔ اسید جاسمونیک روی هر سه رقم ایجاد شد (جدول ۴). اختلاف معنی‌داری میان میزان کربوهیدرات محلول بین گیاهان شاهد و گیاهان آسیب‌دیده یا هورمون‌پاشی‌شده در رقم‌های گوجه‌فرنگی در این پژوهش با نتایج Harpreet *et al.* (2013) هم‌خوانی دارد که اعلام نمودند که پاشش غلظت‌های مختلف اسید جاسمونیک می‌تواند میزان کربوهیدرات گیاه را به‌صورت معنی‌داری افزایش دهد. افزایش یافتن میزان کربوهیدرات محلول در گیاه تحت تأثیر اسید جاسمونیک احتمالاً به دلیل هیدرولیز نشاسته است (Fischer & Höll, 1991). در میان ترکیبات ثانویه، محتوای فنلی موجود در گیاه از مهم‌ترین ترکیبات ایجادکنندهٔ مقاومت بوده و نقش بسیار زیادی در ایجاد HR[13] دارند. نقش فنل در گیاه تنها منحصر به مقاومت در مقابل حشرات نبوده و این ترکیبات عامل مقاومت به میکرواورگانیسم‌ها نیز هستند (War *et al.*, 2012). آسیب لاروهای شب‌پرهٔ مینوز گوجه‌فرنگی به‌تنهایی باعث افزایش معنی‌دار میزان فنل‌های محلول برگ رقم‌های گوجه‌فرنگی نشد، همان‌طور که Coruh & Ercisli (2010) گزارش کردند میزان فنل‌های موجود در برگ رز آلوده به کنهٔ اریوفید و دارای گال از غیر آلوده کمتر است. اگرچه Çetin *et al.* (2011) مشاهده کردند میزان فنل موجود در برگ‌های آلوده‌شده زیتون به کنهٔ اریوفید بیشتر از میزان فنل موجود در برگ‌های غیر آلوده است. بااین‌حال تیمارهای اسید سالیسیلیک ۰/۵ میلی‌مولار روی رقم دهقان، اسید سالیسیلیک ۰/۵ و ۱/۵ میلی‌مولار روی رقم فلات-۱۱۱ و اسید جاسمونیک ۱/۵ میلی‌مولار و اسید سالیسیلیک ۱/۵ میلی‌مولار روی رقم موبیل منجر به بالا رفتن معنی‌دار مقدار فنل محلول در برگ‌ها شدند. Rudell *et al.* (2002) اعلام کردند که تیمارهای مختلف متیل جاسمونات، باعث افزایش محتوای فنل کل و اسید کلروژنیک می‌شود. متیل جاسمونات با پایین آوردن میزان کلسیم در گیاه باعث افزایش تحمل گیاه به استرس‌ها می‌شود. اما ازآنجاکه همبستگی معناداری بین مقدار کربوهیدرات و فنل محلول برگ با متغیرهای زیستی اندازه‌گیری‌شدهٔ شب‌پرهٔ مینوز گوجه‌فرنگی مشاهده نشد، شاید نقش کربوهیدرات‌ها و فنل‌های محلول در سازوکارهای مقاومتی رقم‌های گوجه‌فرنگی به این حشره چندان تعیین‌کننده نباشند.

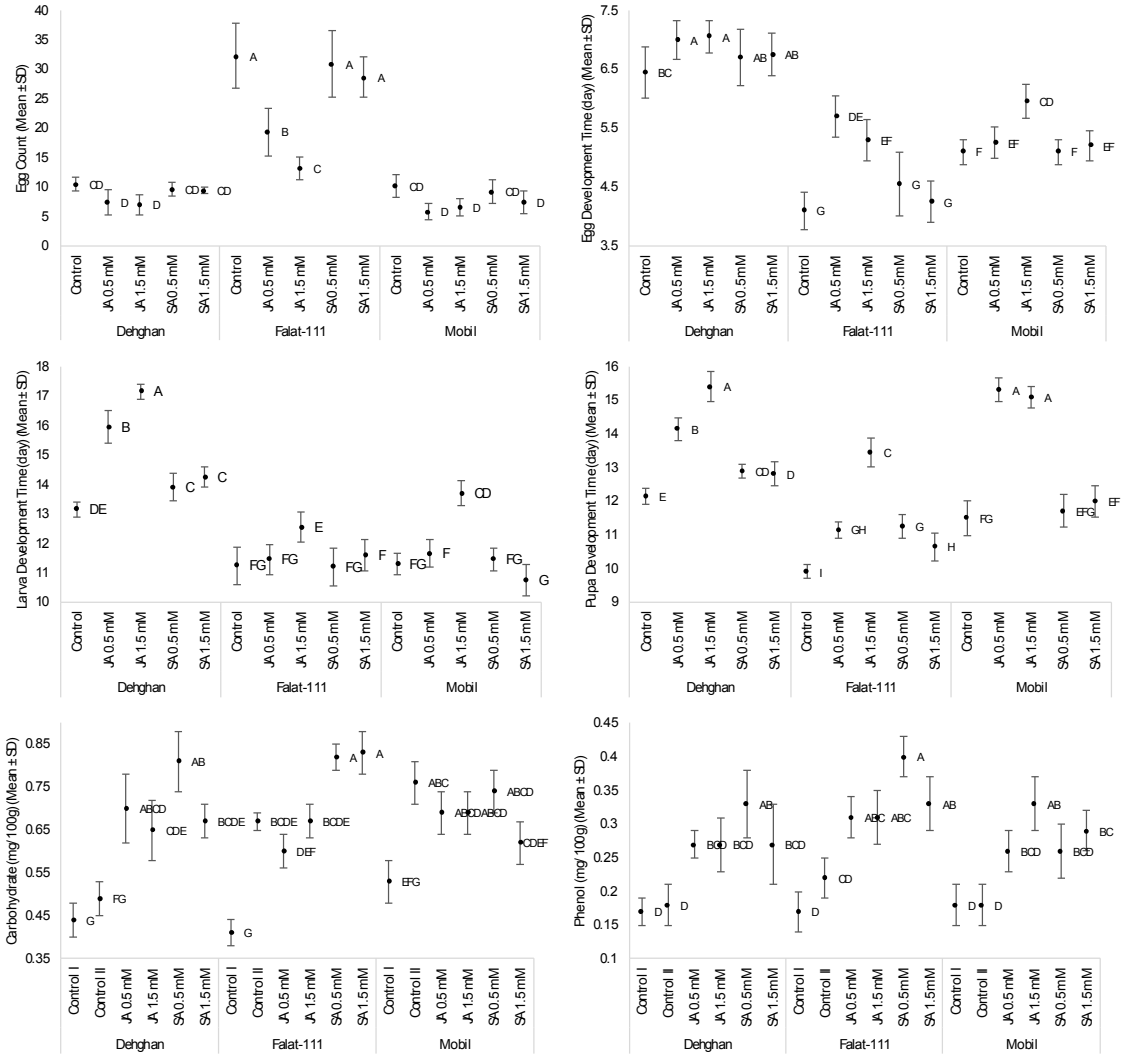
نتیجه‌گیری کلی

اثرات سیستمیک ناشی از پاشش اسید جاسمونیک بر شاخسار رقم حساس فلات-۱۱۱ توانست تشخیص و پذیرش میزبانی شب‌پرهٔ مینوز گوجه‌فرنگی را به‌طور مؤثری مختل نموده و شایستگی گیاه میزبان را برای تکوین جنین آن پایین آورد. تیمارهای هورمونی اسید جاسمونیک و اسید سالیسیلیک توانستند مدت تکوین لارو را در رقم نیمه‌مقاوم دهقان به‌طور قابل‌ملاحظه‌ای افزایش دهند.

زنده‌مانی و نرخ نمو شفیره‌ها نیز به‌طور قابل‌توجهی تحت تأثیر تیمارهای اسید جاسمونیک روی هر سه رقم گوجه‌فرنگی کاهش یافت. بنابراین تغییرات رفتاری و فیزیولوژیک شب‌پرهٔ مینوز گوجه‌فرنگی که درنتیجه تأثیرگذاری سیستمیک هورمون‌های اسید جاسمونیک و اسید سالیسیلیک در رقم‌های گوجه‌فرنگی ایجاد شدند، دورنمای امیدبخشی را در رهیافت گزینش رقم‌های گیاهی و القای مقاومت

13. Hypersensitive cell death Response

به آن‌ها به‌منظور کاهش خسارت ناشی از شب‌پرهٔ مینوز گوجه‌فرنگی در راژمان های کشت محصول می‌گشاید.



شکل ۱. متغیرهای زیستی شب‌پرهٔ مینوز گوجه‌فرنگی و محتویات محلول برگ رقم‌های گوجه‌فرنگی تیمارشده با غلظت‌های ۰/۵ و ۱/۵ میلی‌مولار اسید جاسمونیک و اسید سالیسیلیک (Control I: گیاهان هورمون‌پاشی‌نشده و آسیب‌ندیده، Control II: گیاهان هورمون‌پاشی‌نشده و آسیب‌دیده – JA: اسید جاسمونیک، SA: اسید سالیسیلیک، mM: میلی‌مولار - میانگین‌ها با حروف مشابه در هر نمودار تفاوت معنی‌داری ندارند (Tukey-HSD test, $p < 0.05$)

Figure 1. Biological variables of tomato leaf miner and leaf soluble contents of tomato cultivars treated with 0.5 and 1.5 mM of jasmonic acid and salicylic acid (Control I: not sprayed plants and not injured, Control II: not sprayed plants and injured; JA: Jasmonic Acid, SA: Salicylic Acid, mM: mili Molar; Means within each diagram followed by the same letter do not differ significantly according to Tukey-HSD test, $p < 0.05$)

سپاسگزاری

داده‌های این پژوهش برگرفته از پایان‌نامه کارشناسی ارشد نویسندهٔ نخست است که با استفاده از منابع دانشکده کشاورزی دانشگاه بوعلی سینا انجام و در تاریخ ۲۸ دی ۱۳۹۴ از آن دفاع شده است.

تعارض منافع (Conflict of Interest)

هیچ‌گونه تعارض منافع توسط نویسندگان وجود ندارد.

REFERENCES

1. Agrawal, A. A. & Kurashige, N. S. (2003). A role for isothiocyanates in plant resistance against the specialist herbivore *Pieris rapae*. *Journal of Chemical Ecology*, 29(6), 1403-1415.
2. Beauverie, J. (1901). Essais d'immunisation des végétaux contre les maladies cryptogamiques. *Comptes Rendus de l Académie des Sciences - Series III*, 133, 107-110.
3. Bernays, E. A. & Chapman, R. F. (2007). *Host-plant selection by phytophagous insects* (Vol. 2). Springer Science & Business Media.
4. Bruinsma, M., Van Dam, N. M., Van Loon, J. J. & Dicke, M. (2007). Jasmonic acid-induced changes in *Brassica oleracea* affect oviposition preference of two specialist herbivores. *Journal of Chemical Ecology*, 33(4), 655-668.
5. Çetin, H., Arslan, D. & Musa Özcan, M. (2011). Influence of Eriophyid mites (*Aculus olearius* Castagnoli and *Aceria oleae* (Nalepa)(Acarina: Eriophyidae)) on some physical and chemical characteristics of Ayvalık variety olive fruit. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 91(3), 498-504.
6. Cipollini, D. F. & Redman, A. M. (1999). Age-dependent effects of jasmonic acid treatment and wind exposure on foliar oxidase activity and insect resistance in tomato. *Journal of Chemical Ecology*, 25(2), 271-281.
7. Coruh, S. & Ercisli, S. (2010). Interactions between galling insects and plant total phenolic contents in *Rosa canina* L. genotypes. *Scientific Research and Essays*, 5(14), 1935-1937.
8. Davies, P. (1995). Plant Hormones: Physiology, Biochemistry and Molecular Biology (No. 581.1/D249). Kluwer Academic Publishers.
9. Dent, D. (2000). Host plant resistance. In: D. Dent (Ed), *Insect Pest Management*. (pp. 123-179.) CABI.
10. Edreva, A. (2004). A novel strategy for plant protection: Induced resistance. *Journal of Cell and Molecular Biology*, 3(2), 61-69.
11. Endo, N., Hirakawa, I., Wada, T. & Tojo, S. (2007). Induced resistance to the common cutworm, *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) in three soybean cultivars. *Applied Entomology and Zoology*, 42(2), 199-204.
12. Fischer, C., & Höll, W. (1991). Food reserves of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Trees*, 5(4), 187-195.
13. Fouad, H. A., El-Gepaly, H. M. K. H. & Fouad, O. A. (2016). Nanosilica and jasmonic acid as alternative methods for control *Tuta absoluta* (Meyrick) in tomato crop under field conditions. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 49(13-14), 362-370.
14. Hammerschmidt, R., Nicholson, R. L. (1999). A survey of plant defense responses to pathogens. In: A. A. Agrawal, S. Tuzun. & E. Bent (Eds), *Induced Plant Defenses Against Pathogens and Herbivores*. (pp. 55-71). APS Press, St. Paul, Minnesota.
15. Harpreet, K., Poonam, S. & Geetika, S. (2013). Sugar accumulation and its regulation by jasmonic acid in *Brassica napus* L. under salt stress. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*, 9(4).
16. Huang, X., Renwick, J. A. A., & Sachdev-Gupta, K. (1993). Oviposition stimulants and deterrents regulating differential acceptance of *Iberis amara* by *Pieris rapae* and *P. napi oleracea*. *Journal of Chemical Ecology*, 19(8), 1645-1663.
17. Irannejad-Parizi, L., Zahiri, B., Babolhavaeji, H., Khanjani, M. & Shararbar, H. (2015). Evaluation of twelve tomato cultivars for resistance to tomato leafminer, *Tuta absoluta* (Lep.: Gelechiidae). *Plant Pest Research*, 5, 49-61. (In Farsi with English summary)
18. Irigoyen, J. J., Einerich, D. W. & Sánchez□Díaz, M. (1992). Water stress induced changes in concentrations of proline and total soluble sugars in nodulated alfalfa (*Medicago sativ*a) plants. *Physiologia Plantarum*, 84(1), 55-60.
19. Kochi, S. C. & Kaliwal, B. B. (2005). Effect of Salicylic Acid on Commercial Traits of the Bivoltine Crossbreed Races of the Silkworm, *Bombyx mori* L. *Caspian Journal of Environmental Sciences*, 3(2), 107-115.
20. Kranthi, S. (2002). Wound inducible defense related proteins in cotton against *Helicoverpa armigera*. *Indian Journal of Entomology*, *64*, 73-79.
21. Lu, Y. B., Liu, S. S., Liu, Y. Q., Furlong, M. J. & Zalucki, M. P. (2004). Contrary effects of jasmonate treatment of two closely related plant species on attraction of and oviposition by a specialist herbivore. *Ecology Letters*, 7(4), 337-345.
22. Maleck, K., Levine, A., Eulgem, T., Morgan, A., Schmid, J., Lawton, K. A. & Dietrich, R. A. (2000). The transcriptome of *Arabidopsis thaliana* during systemic acquired resistance. *Nature Genetics*, 26(4), 403-410.
23. Martinez-Abarca, F., Herrera-Cervera, J. A., Bueno, P., Sanjuan, J., Bisseling, T. & Olivares, J. (1998). Involvement of salicylic acid in the establishment of the Rhizobium meliloti-alfalfa symbiosis. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 11(2), 153-155.
24. Panda, N. & Khush, G. S. Host plant resistance to insects. 1995. *CAB International. Wallingford, United Kingdom*.
25. Ray, J. (1901). Les maladies cryptogamiques des végétaux. *Revue Générale de Botanique*, 13, 145-151.
26. Renwick, J. A. A. & Chew, F. S. (1994). Oviposition behavior in Lepidoptera. *Annual Review of Entomology*, 39(1), 377-400.
27. Rudell, D. R., Mattheis, J. P., Fan, X. & Fellman, J. K. (2002). Methyl Jasmonate Enhances Anthocyanin Accumulation and Modifies Production of Phenolics and Pigments in Fuji' Apples. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 127(3), 435-441.

28. Saikia, R., Singh, T., Kumar, R., Srivastava, J., Srivastava, A. K., Singh, K. & Arora, D. K. (2003). Role of salicylic acid in systemic resistance induced by *Pseudomonas fluorescens* against *Fusarium oxysporum* f. sp. ciceri in chickpea. *Microbiological Research*, 158(3), 203-213.
29. Sarfraz, M., Dosdall, L. M. & Keddie, B. A. (2006). Diamondback moth–host plant interactions: implications for pest management. *Crop protection*, 25(7), 625-639.
30. SAS Institute Inc. 2013. Base SAS® 9.4 Procedures Guide. Cary, NC: SAS Institute Inc.
31. Schenk, P. M., Kazan, K., Wilson, I., Anderson, J. P., Richmond, T., Somerville, S. C. & Manners, J. M. (2000). Coordinated plant defense responses in Arabidopsis revealed by microarray analysis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(21), 11655-11660.
32. Senthil-Nathan, S., Kalaivani, K., Choi, M. Y. & Paik, C. H. (2009). Effects of jasmonic acid-induced resistance in rice on the plant brownhopper, *Nilaparvata lugens* Stål (Homoptera: Delphacidae). *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 95(2), 77-84.
33. Singh, A. K. (1997). Effect of leguminous plants on the growth and development of gram pod borer, *Helicoverpa armigera*. *Indian Journal of Entomology*, 59, 209-214.
34. Singleton, V. L. & Rossi, J. A. (1965). Colorimetry of total phenolics with phosphomolybdic-phosphotungstic acid reagents. *American journal of Enology and Viticulture*, 16(3), 144-158.
35. Smith, C. M. (2005). *Plant resistance to arthropods: molecular and conventional approaches*. Springer Science & Business Media.
36. Soldaat, L. L., Boutin, J. P. & Derridj, S. (1996). Species-specific composition of free amino acids on the leaf surface of four Senecio species. *Journal of Chemical Ecology*, 22(1), 1-12.
37. Stout, M. J., Workman, K. V., Bostock, R. M., & Duffey, S. S. (1998). Stimulation and attenuation of induced resistance by elicitors and inhibitors of chemical induction in tomato (*Lycopersicon esculentum*) foliage. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 86(3), 267-279.
38. Strapasson, P., Pinto-Zevallos, D. M., Paudel, S., Rajotte, E. G., Felton, G. W. & Zarbin, P. H. (2014). Enhancing plant resistance at the seed stage: low concentrations of methyl jasmonate reduce the performance of the leaf miner *Tuta absoluta* but do not alter the behavior of its predator *Chrysoperla externa*. *Journal of Chemical Ecology*, 40(10), 1090-1098.
39. Thaler, J. S. (1999). Jasmonate-inducible plant defences cause increased parasitism of herbivores. *Nature*, 399(6737), 686-688.
40. Thaler, J. S., Stout, M. J., Karban, R. & Duffey, S. S. (1996). Exogenous jasmonates simulate insect wounding in tomato plants (*Lycopersicon esculentum*) in the laboratory and field. *Journal of Chemical Ecology*, 22(10), 1767-1781.
41. van Lenteren, J. C. & Noldus, L. P. J. J. (1990). Whitefly-plant relationships: behavioural and ecological aspects. In: D. Gerling (Ed), *Whiteflies: their bionomics, pest status and management*. (pp. 47-49). Intercept Ltd, Andover, Hants, UK.
42. van Wees, S. C., Chang, H. S., Zhu, T. & Glazebrook, J. (2003). Characterization of the early response of Arabidopsis to *Alternaria brassicicola* infection using expression profiling. *Plant Physiology*, 132(2), 606-617.
43. War, A. R., Paulraj, M. G., Ahmad, T., Buhroo, A. A., Hussain, B., Ignacimuthu, S. & Sharma, H. C. (2012). Mechanisms of plant defense against insect herbivores. *Plant Signaling & Behavior*, 7(10), 1306-1320.
44. War, A. R., Paulraj, M. G., War, M. Y. & Ignacimuthu, S. (2011). Jasmonic acid-mediated-induced resistance in groundnut (*Arachis hypogaea* L.) against *Helicoverpa armigera* (Hubner)(Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Plant Growth Regulation*, 30(4), 512-523.
45. Yan, Z., Yan, Y. & Wang, C. (2005). Attractiveness of tobacco volatiles induced by *Helicoverpa armigera* and *Helicoverpa assulta* to Campoletis chlorideae. *Chinese Science Bulletin*, 50(13), 1334-1341.