

Cereal cyst nematodes (*Heterodera* spp.) in Iran: Importance, Distribution, Identification, and Management Strategies

1. Hadi Karimipour Fard¹: Plant Protection Research Department, Kohgyluyeh and Boyer-ahmad Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, Agricultural Research Education and Extension Organization, AREEO, Yasouj, Iran
 2. Alireza Ahmadi²: Plant Protection Research Department, Agricultural and Natural Resources Research Center of Khuzestan Province, AREEO, Ahvaz, Iran
 3. Zahra Majd Taheri³: Iranian Research Institute of Plant Protection, Agricultural Research Education and Extension Organization (AREEO), Tehran, Iran
 4. Zahra Tanha Maafi⁴*: Iranian Research Institute of Plant Protection, Agricultural Research Education and Extension Organization (AREEO), Tehran, Iran
- *Corresponding Author's Email Address: z.tanhamaafi@areeo.ac.ir

Article Type:

Review

How to Cite: Karimipour Fard, H., Ahmadi, A., Majd Taheri, Z., & Tanha Maafi, Z. (2025). Cereal cyst nematodes (*Heterodera* spp.) in Iran: Importance, Distribution, Identification, and Management Strategies. *Iranian Journal of Plant Pathology*, 61(3-4), 115-147.

DOI: 10.22034/IJPP.2026.2021889.509

Abstract:

The *Avenae* group of the cyst nematode genus *Heterodera* Schmidt, 1871, comprises five economically important species that predominantly parasitize monocotyledonous plants and are collectively known as cereal cyst nematodes (CCNs). Among these species, *H. filipjevi*, *H. latipons*, and *H. avenae* are widely distributed throughout the major wheat-growing regions of Iran respectively. These nematodes cause significant yield losses, particularly under rainfed conditions and water stress. However, the extent of damage varies depending on population density, climatic conditions, soil type, host genotype, and other environmental factors. Yield losses caused by these nematodes have been estimated to range from 11 to 55% under microplot conditions and from 11 to 28% under field conditions across different wheat cultivars. Moreover, their interaction with soil-borne fungi responsible for crown and root rot diseases can exacerbate yield losses. Several studies have evaluated the response of commonly cultivated wheat cultivars in Iran and selected germplasm from other countries to *H. filipjevi*, mainly under greenhouse conditions and, in some cases, under field conditions. These studies classified wheat cultivars as resistant, moderately resistant, susceptible, or highly susceptible. This review summarizes the distribution, damage, identification, and integrated management of CCNs in Iran, with particular emphasis on geographic information systems (GIS), SNP-based markers, association mapping, and the molecular and biochemical mechanisms underlying wheat resistance.

Keywords: Cereal cyst nematodes, Genetic resistance, *Heterodera filipjevi*, Integrated management, SNP markers, Wheat



© 2025 the authors. Published by Maher Publishing Institute. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution 4.0 International (CC BY 4.0) License.

Extended Abstract

Introduction

Introduction and Damage

Cereal cyst nematodes (CCNs) are among the most important soil-borne pathogens affecting cereal production worldwide. Their importance has increased in Iran, particularly in wheat-growing areas, owing to continuous cereal cultivation, monoculture systems, and increasing water scarcity. The *Avenae* group within the genus *Heterodera* Schmidt, 1871 comprises species that primarily parasitize monocotyledonous plants. Five species within this group are recognized as economically important and are collectively referred to as CCNs. Among them, *H. filipjevi*, *H. latipons*, and *H. avenae* are widely distributed across the major wheat-growing regions of Iran.

Globally, CCNs are estimated to cause yield losses exceeding 10% in cereal crops (Ali et al., 2019). In Iran, yield losses caused by *H. filipjevi* have been reported to range from 11% to 48% with 2.5 to 20 second-stage juveniles (J2s) per gram of soil under microplot conditions (Hajihassani, Tanha Maafi, & Hajihassani, 2010). Under field conditions, yield reductions of 24.8% were reported in the backcross-derived cultivars backcross-derived Roshan and Pishtaz and 20.4% in the cultivar Parsi (Karimipour Fard et al., 2018). Under field conditions in Behbahan County, Khuzestan Province, damage caused by *H. avenae* at a population density of 62 eggs and J2s per gram of soil was estimated at 11–21% (Ahmadi et al., 2013). In addition to direct damage, CCNs interact synergistically with soil-borne fungi, thereby exacerbating disease severity and yield loss. Several soil-borne fungal pathogens, including *Fusarium culmorum*, *F. pseudograminearum*, *Rhizoctonia cerealis*, and *Bipolaris sorokiniana* were co-isolated with CCNs from 35% of wheat field samples collected across different regions of Iran (Tanha Maafi et al., 2009).

Symptoms and Identification

Cereal cyst nematode infestation typically appears as irregular pale patches in wheat fields. In well-fertilized soils, where plants grow vigorously, infected roots exhibit a characteristic “bushy-knotted” appearance; however, this symptom is usually absent in nutrient-deficient soils. During the heading stage, mature swollen white females are visible on the root surface (Fig. 1). Root shortening and stunted growth are symptoms of infection by *H. filipjevi* (Karimipour Fard et al., 2018). CCNs are identified using both morphological (Fig 3) and molecular approaches. Molecular identification is based on PCR amplification of specific regions of ribosomal genes or the mitochondrial genome using species-specific primers, followed by DNA sequencing. These approaches enable rapid and reliable discrimination among morphologically similar species.

Distribution and the Effects of Water Stress and Initial Population Density on Crop Damage

The most widespread CCN species, *H. avenae* (the oat or European cereal cyst nematode), has been reported from numerous countries worldwide and is the dominant species in temperate regions. *H. filipjevi* is more common in continental climates, whereas *H. latipons* is found in Mediterranean regions. Additionally, Chinese populations formerly identified as *H. avenae* are now recognized as *H. sturhani*, whereas Australian populations are classified as *H. australis*; both are considered CCNs (Smiley et al., 2017).

CCNs occur in wheat fields throughout many provinces of Iran, including Khorasan Razavi, Golestan, Fars, Lorestan, Markazi, Isfahan, and Khuzestan. Field infestation ranged from 13% in Golestan to 63% in Lorestan, and in some fields nematode densities exceeded the economic threshold (Tanha Maafi et al., 2015). Four species belonging to the *H. avenae* group have been reported from cereal-growing areas of Iran, with *H. filipjevi* being the predominant species (Tanha Maafi et al., 2007). *H. avenae* has been found in Khuzestan, Ilam, and Kermanshah provinces. *Heterodera latipons* shows the widest distribution in western provinces, including East Azarbaijan, West Azarbaijan, Ardabil, Zanjan, and Kermanshah. *H.*

hordecalis (barley cyst nematode), morphologically similar to *H. latipons*, has been found only in two regions of Ardabil.

Water stress is a key environmental factor that intensifies nematode damage. Under drought conditions, the average yield reduction caused by *H. filipjevi* in the wheat cultivars backcross-derived Roshan, Pishtaz, and Parsi was 4.3% greater than under normal irrigation (Karimipour Fard et al., 2015). A significant negative linear relationship was observed between initial nematode population density and yield. Initial nematode population density accounted for 66.6% of the yield variation in backcross-derived Roshan and Pishtaz cultivars and 44.5% in the cultivar Parsi (Karimipour Fard et al., 2018). Similar relationships have been confirmed for *H. avenae* under field conditions (Smiley, Whittaker, et al., 2005). A predictive model based on the initial population of eggs and J2s of *H. filipjevi* has been developed for the wheat cultivars backcross-derived Roshan, Pishtaz and Parsi (Karimipour Fard et al., 2018). This model can support decision-making and improve the management of CCN infestations in wheat fields across Iran.

Pathotypes, Host Range, Life Cycle, and Diapause

The use of resistant cultivars has revealed the existence of nematode populations capable of overcoming host resistance. Populations of *H. avenae* and *H. filipjevi* show considerable variation in pathogenicity and reproduction on the same host. These morphologically similar but biologically distinct populations are referred to as pathotypes or races. Several pathotypes and ecotypes have been described for *H. avenae*. At least two pathotypes of *H. filipjevi* (Ha33 and Ha23 from group 3) have been identified (table 1); however, pathotype diversity has not yet been investigated in Iran. The host range of CCNs is limited to plants of the family Poaceae (Gramineae), including wheat, barley, oat, rye, triticale, and grass weeds (Blok et al., 2018). In one study, bread wheat was the most suitable host for reproduction and population increase of *H. filipjevi*, followed by barley and durum wheat, whereas millet and maize were relatively poor hosts for this species (Seifi et al., 2013). This species has also been reported from weed hosts

such as wild oat, ryegrass, *Lolium* spp. (Ahmadi & Tanha Maafi, 2008), *Bromus*, *Agropyron* (Hajihassani, Tanha Maafi, & Hajihassani, 2010), and *Phalaris minor* (Karimipour Fard & Tanha Maafi, 2010).

The life cycles of CCNs are generally similar, with only one generation completed each year. The life cycle of *H. filipjevi* on the wheat cultivar Sardari was completed in 155 days (Hajihassani, TanhaMaafi, et al., 2010). In the wheat cultivar Shiraz grown in the Bajgah region of Fars Province, the life cycle of *H. filipjevi* was completed in 197 days (Seifi et al., 2013). The duration of each generation of *H. avenae* type B on the wheat cultivar Chamran was measured at 81 to 120 days in two consecutive years, corresponding to 557 and 446 degree-days, respectively (Ahmadi & Tanha Maffi, 2016). The life cycle of *H. latipons* on the wheat cultivar Sardari in Arak also lasted 145–150 days (Hajihassani et al., 2011).

Diapause is a survival mechanism in cyst nematodes that enables them to survive in the absence of a host. The Iranian population of *H. filipjevi* exhibits obligatory diapause and requires exposure to 5°C for a six-week period to break dormancy, followed by a maximum hatching rate of approximately 88% over 12 weeks at 15°C (Majd Taheri et al., 2020). To break obligatory diapause in *H. avenae*, temperatures of 11–15°C are required for at least 16–23 days (approximately three weeks) (Ahmadi & Tanha Maffi, 2016). These findings demonstrate the critical role of temperature in regulating the life cycle, diapause, and survival of CCNs, providing valuable information for their effective management under different environmental conditions.

Management of Cereal Cyst Nematodes

The most effective strategy for managing CCNs is the deployment of resistant or tolerant host plants. The identification and deployment of resistant germplasm through host genetic resistance can reduce nematode populations below the economic threshold. All resistance genes reported in commercial wheat cultivars are based on the introgression of single dominant genes. Six *Cre* genes for resistance to *H. avenae* in wheat (*Cre2* to *Cre7*) and the *Rkn2*

gene, which confers resistance to both *H. avenae* and *Meloidogyne naasi*, were derived from species of the genus *Aegilops* (Jahier et al., 1998). Other resistance genes (*Cre1* and *Cre8*) were derived from bread wheat, and *CreR* was derived from *Secale cereale* (Smiley & Nicol, 2009). None of the known *Cre* genes in winter and spring wheat provided complete resistance against the Turkish population of *H. filipjevi* (Dababat et al., 2014). In Iran, a genetic evaluation of 35 cultivars of wheat, barley, rye, and seeds of *Aegilops tauschii* and *A. cylindrica* using specific primers showed that all wheat cultivars possessed the *Cre1* resistance gene, whereas barley and rye lacked this gene. This study highlights the importance of using wheat cultivars carrying the *Cre1* gene for the management of CCNs in Iran (Fallahi et al., 2018).

In Iran, several studies have investigated the reactions of commonly cultivated wheat cultivars and a number of germplasm accessions from Afghanistan, Iran, Pakistan, Syria, Iraq, and Morocco to *H. filipjevi*, mainly under greenhouse conditions and in a few cases under field conditions (Karimipour Fard et al., 2019; Majd Taheri et al., 2019; Panjeke et al., 2020; Yavuzaslanoglu et al., 2016). Screening of 188 wheat genotypes obtained from ICARDA and originating from seven countries using the 152K single nucleotide polymorphism (SNP) chip revealed significant differences in resistance to *H. filipjevi* (Majd Taheri et al., 2019). Screening cultivars using a combination of pot experiments and marker-assisted breeding has been successfully applied in Australia to reduce infestation and damage caused by *H. avenae*, resulting in considerable savings in both cost and time (Ogbonnaya et al., 2001). A similar approach should be adopted for screening wheat cultivars and breeding lines against CCNs in Iran. SNP-based markers have been used to determine the genetic diversity of populations and for mapping studies (Majd Taheri et al., 2024; Pariyar et al., 2016). Using SNP markers, 11 markers representing eight genetic loci associated with resistance to *H. filipjevi* were identified on chromosomes 2A, 3B, 4A, 4B, 5A, 5B, 5D, and 6B among 188 bread wheat

genotypes obtained from ICARDA (Fig. 3; (Majd Taheri et al., 2024)).

Molecular and biochemical studies have shown that resistance to *H. avenae* in wheat involves the activity of three peroxidase genes, including *TaPrx111*, *TaPrx112*, and *TaPrx113*. These peroxidases may play a role in the plant defense response. High concentrations of nano-salicylic acid inhibited the expression of peroxidase genes (*Pox113* and *Pox114*) and phenylalanine ammonia-lyase (PAL) in a wheat cultivar susceptible to *H. filipjevi*. These findings suggest that salicylic acid functions as a signaling molecule during nematode infection, thereby contributing to the activation of plant defense responses (Ghazalbash et al., 2018).

Conclusion and Perspectives

Cereal cyst nematodes (CCNs) are among the most important soil-borne pathogens of wheat and barley worldwide and in Iran, with *H. filipjevi* being the predominant species in the country's wheat-growing regions. Because CCN infection produces no distinctive aboveground symptoms and soil-borne diseases are often overlooked, these nematodes have not yet been fully recognized as important yield-limiting pathogens in Iranian wheat production. Research evidence indicates that these nematodes can play a significant role in reducing wheat yield under dryland farming conditions and drought stress, particularly in the major wheat-producing provinces of Iran. Therefore, accurate monitoring of initial nematode population densities and the estimation of yield loss using predictive models are essential for informed decision-making in cereal production. The use of modern tools such as geographic information systems (GIS), spatial interpolation, and geostatistics can greatly improve the identification of distribution patterns, infestation hotspots, and factors influencing nematode population density. Evaluation of the response of wheat cultivars to the predominant species *H. filipjevi* using conventional screening methods, together with marker-trait association analysis based on SNP markers for genome-wide association

studies (GWAS), has identified valuable sources of resistance in wheat germplasm. Large-scale screening of wheat cultivars and the integration of conventional breeding with modern technologies, including quantitative trait loci (QTL) mapping, gene silencing, and genome editing, are essential for developing high-yielding and nematode-resistant cultivars. The well-documented interaction between CCNs and soil-borne fungi, which intensifies disease severity and yield loss, highlights the importance of incorporating this synergistic relationship into integrated management strategies for wheat production.

Conflict of Interest

There is no conflict of interest in conducting the present study.

Ethical Considerations

All ethical principles and standards were fully observed in the conduct of this research.

Acknowledgments

The authors gratefully acknowledge Prof. Dr. Karegar, Department of Plant Protection, School of Agriculture, Shiraz University for carefully editing of the manuscript and for providing valuable comments that greatly contributed to improving the quality and richness of the article.

نماتدهای سیستمی غلات *Heterodera* spp. در ایران: اهمیت، پراکنش، شناسایی و راهکارهای مدیریت

۱. هادی کریمی پور فرد^{id} بخش تحقیقات گیاهپزشکی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان کهگیلویه و بویراحمد، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، یاسوج، ایران
۲. علیرضا احمدی^{id} بخش تحقیقات گیاهپزشکی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان خوزستان، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، اهواز، ایران
۳. زهرا مجدطاهری^{id} موسسه تحقیقات گیاهپزشکی کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، تهران، ایران
۴. زهرا تنها معافی^{id*} موسسه تحقیقات گیاهپزشکی کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، تهران، ایران
- *پست الکترونیک نویسنده مسئول: z.tanhamaaafi@areeo.ac.ir

نوع مقاله:

چکیده

مروری

نماتدهای سیستمی غلات (CCNs) شامل پنج گونه مهم از گروه *Avenae* در جنس *Heterodera* Schmidt, ۱۸۷۱ هستند که عمدتاً گیاهان تک‌لپه را مورد حمله قرار می‌دهند. در میان این گونه‌ها، *H. latipons*، *H. filipjevi* و *H. avenae* به ترتیب به طور گسترده‌ای در مناطق عمده گندم‌کاری ایران پراکنده‌اند. این نماتدها، به‌ویژه در شرایط دیم و تنش خشکی، موجب کاهش قابل توجه عملکرد گندم می‌شوند. میزان خسارت آن‌ها به عواملی نظیر تراکم اولیه جمعیت، شرایط اقلیمی، نوع خاک، ژنوتیپ میزبان و سایر عوامل محیطی بستگی دارد. میزان کاهش عملکرد ناشی از این نماتدها در شرایط میکروپلات بین ۱۱ تا ۵۵ درصد و در شرایط مزرعه، بسته به رقم گندم بین ۱۱ تا ۲۸ درصد گزارش شده است. علاوه بر خسارت مستقیم، برهم‌کنش نماتدهای سیستمی غلات با قارچ‌های عامل پوسیدگی طوقه و ریشه، موجب تشدید بیماری و افزایش خسارت عملکرد می‌شود. در مطالعات مختلف، واکنش تعدادی از ارقام رایج گندم در ایران و نیز تعدادی ژرم‌پلاس‌های معرفی شده از سایر کشورها نسبت به *H. filipjevi*، عمدتاً در شرایط گلخانه و در برخی موارد در شرایط مزرعه، ارزیابی شده و ژنوتیپ‌ها بر اساس مقاومت، در گروه‌های مقاوم، نسبتاً مقاوم، حساس و بسیار حساس طبقه‌بندی شده‌اند. در این مقاله، پراکنش، خسارت، شناسایی و مدیریت تلفیقی CCNs در ایران مرور شده و بر کاربرد سامانه اطلاعات جغرافیایی (GIS)، نشانگرهای مبتنی بر چندشکلی تک‌نوکلئوتیدی (SNP)، مطالعات نقشه‌یابی ارتباطی و سازوکارهای مولکولی و بیوشیمیایی مقاومت گندم در برابر این نماتدها تأکید شده است.

نحوه استناددهی: کریمی پور فرد، هادی، احمدی، علیرضا، مجدطاهری، زهرا، و تنها معافی، زهرا. (۱۴۰۴). نماتدهای سیستمی غلات *Heterodera* spp. در ایران: اهمیت، پراکنش، شناسایی و راهکارهای مدیریت. بیماری‌های گیاهی، ۶۱(۴-۳)، ۱۱۵-۱۴۷.

DOI:

10.22034/IJPP.2026.2021889.509



مجوز و حق نشر: © ۱۴۰۴ تمامی حقوق انتشار این مقاله متعلق به نویسنده است. انتشار این مقاله توسط انتشارات ماهر به صورت دسترسی آزاد مطابق با گواهی (CC BY 4.0) صورت گرفته است.

کلیدواژه‌گان: مقاومت ژنتیکی، مدیریت تلفیقی، نشانگرهای SNP، نماتدهای سیستمی غلات، *Heterodera filipjevi*

اهمیت غلات و نماتدهای سیستمی غلات

طبق برآورد انجام شده، جمعیت جهان تا سال ۲۰۳۰ به حدود ۸/۶ میلیارد نفر خواهد رسید. بنابراین نیاز غذایی به تولید غلات همچنان روندی افزایشی خواهد داشت. این در حالی است که عوامل خسارت زای زنده و غیرزنده و پدیده‌هایی جهانی مانند تغییرات اقلیمی، گرم شدن کره زمین و خشکسالی، امنیت غذایی را تهدید می‌کند (Fischer et al., 2009; Riley et al., 2009).

غلات شامل گندم، جو، چاودار، یولاف، برنج، ذرت، ارزن و سورگوم هستند. گندم، برنج و جو در مجموع حدود ۵۶ درصد کالری و ۵۰ درصد پروتئین مورد نیاز جیره غذایی انسان را تأمین می‌کنند (Qi et al., 2019). گندم یکی از مهم‌ترین غلات جهان است که در سطح وسیعی کشت شده و عمدتاً به عنوان غذای انسان مصرف می‌شود.

بر اساس داده‌های FAOSTAT، سطح زیر کشت گندم در جهان در سال ۲۰۲۳ بیش از ۲۲۰ میلیون هکتار و میزان تولید آن حدود ۷۹۸ میلیون تن بوده است (Food Agriculture Organization of the United Nations, 2025). در ایران نیز گندم مهم‌ترین محصول زراعی کشور شناخته می‌شود. در سال زراعی ۱۴۰۱-۱۴۰۲ سطح زیر کشت گندم دیم و آبی بالغ بر ۶,۹۰۸,۵۴۵ هکتار و میزان تولید بیش از ۱۳ میلیون تن گزارش شده است (Anonymous, 2023).

آفات، بیماری‌های ناشی از بیمارگرهای مختلف از جمله نماتدها و علف‌های هرز از مهم‌ترین عوامل کاهش تولیدات کشاورزی در جهان هستند (Nicol & Rivoal, 2008). میزان خسارت جهانی ناشی از نماتدهای انگل گیاهی بسته به روش برآورد، بین ۸۰ تا بیش از ۳۵۰ میلیارد دلار در سال گزارش شده است (Abd-Elgawad & Askary, 2015; Kandoth & Mitchum, 2013; Singh et al., 2015; Whitehead, 1997). برای

مدت‌های طولانی بیماری‌های هوازاد گندم، از جمله زنگ‌ها، سیاهک‌ها و لکه‌برگی‌های قارچی، به عنوان مهم‌ترین عوامل خسارت‌زای این محصول شناخته می‌شدند و توجه کم‌تری به بیمارگرهای خاک‌زاد شامل قارچ‌های عامل پوسیدگی طوقه و ریشه و نماتدهای انگل گیاهی معطوف بود. درحالی‌که امروزه عوامل بیمارگر خاک‌زاد، به‌ویژه در شرایط تک‌کشتی، زراعت‌های متوالی، رعایت نکردن تناوب زراعی مناسب و کاهش منابع آب، به یکی از مهم‌ترین چالش‌های تولید غلات، به‌ویژه گندم، تبدیل شده‌اند و پژوهش‌های گسترده‌ای در این زمینه انجام شده یا در حال انجام است.

نماتدهای سیستمی شامل بسیاری از گونه‌های مهم نماتدهای انگل گیاهی هستند که در محصولات مختلفی از جمله غلات، سیب‌زمینی، سویا، پغندر قند و حبوبات خسارت اقتصادی قابل توجهی ایجاد می‌کنند. بسیاری از این نماتدها انتشار جهانی دارند و یکی از مهم‌ترین دلایل موفقیت و گسترش آن‌ها، بقای طولانی مدت تخم‌ها درون سیستم است که علاوه بر تضمین بقا، موجب تسهیل انتشار آن‌ها نیز می‌شود.

نماتدهای سیستمی جنس *Heterodera* Schmidt, 1871 شامل ۸۵ گونه شناخته شده است که بر اساس ویژگی‌های ریخت‌شناختی و مولکولی در نه گروه تاکسونومیکی شامل *Bifenestra Avenae Afenestrata*, *Sacchari*, *Humuli*, *Goettingiana*, *Cyperi*, *Cardiolata* و *Schachtii* طبقه‌بندی شده‌اند (Handoo & Subbotin, 2018; Subbotin et al., 2010).

گروه *Avenae* یکی از بزرگ‌ترین گروه‌های جنس *Heterodera* است و گونه‌هایی را شامل می‌شود که عمدتاً گیاهان تک‌لپه را مورد حمله قرار می‌دهند. این گروه با سیستم‌های لیمویی شکل دارای مخروط انتهایی نسبتاً کوتاه و دوپنجره‌ای (*Bifenestrata*)، شکاف تناسلی کوتاه و وجود یا نبود بوله مشخص می‌شوند. این گروه در حال حاضر دارای ۱۲ گونه است که به‌جز دو گونه *Heterodera latipons* Franklin, 1969 و *H.*

این نماتد شده است (Nicol et al., 2011)، اما در سه استان چین کاهش تولید ناشی از *H. avenae* حدود ۱/۲ میلیون تن برآورد شده و حدود ۲۲ درصد مزارع گندم این مناطق آلوده بوده‌اند (Peng et al., 2009). در شمال غرب ایالات متحده آمریکا نیز میانگین کاهش عملکرد در مزارع گندم آلوده به دو گونه *H. avenae* و *H. filipjevi* حدود ۱۰ درصد برآورد شده است (Smiley & Nicol, 2009). کاهش عملکرد سالیانه ناشی از نماتدهای سیستمی غلات در استرالیا و هند به ترتیب ۷۲ و نه میلیون دلار برآورد شده است (Nicol, 2002). در مناطق معتدل نیمه خشک استرالیا، وجود دو یا ۱۶ تخم و لارو نماتد فوق‌الذکر در هر گرم خاک، به ترتیب موجب ۲۰ و ۴۰ درصد کاهش عملکرد شده است (Meagher & Brown, 1974). همچنین آستانه خسارت *H. avenae* در مناطق نیمه خشک آسیا برای گندم و جو پنج تا ۲۰ تخم و لارو سن دو نماتد در هر گرم خاک گزارش شده است (Dhawan & Nagesh, 1987; Gill & Swarup, 1971).

از اوایل قرن بیست و یکم مشخص شد که پراکنش و خسارت *H. filipjevi* گسترده‌تر از برآوردهای پیشین است. میانگین خسارت این گونه در ترکیه حدود ۴۰ درصد و در ارقام گندم رایج در فلات مرکزی آناتولی تا ۵۰ درصد گزارش شده است (Rivoal & Nicol, 2009; Sahin et al., 2010). در ایران کاهش عملکرد ناشی از *H. filipjevi* در شرایط میکروپلات و با جمعیت ۲/۵ تا ۲۰ لارو سن دو در گرم خاک بین ۱۱ تا ۴۸ درصد گزارش شده است (Hajihassani, Tanha Maafi, & Hajihassani, 2010). در مطالعه دیگر، کاهش عملکرد رقم‌های بک‌کراس روشن، پیش‌تاز و پارسی به طور متوسط به ترتیب ۲۴/۸، ۲۴/۸ و ۲۰/۴ درصد برآورد شده است (Karimipour Fard et al., 2018).

خسارت *H. avenae* در شرایط مزرعه در شهرستان بهبهان استان خوزستان و با تراکم ۶۲ تخم و لارو سن دو در هر گرم خاک، بین ۱۱ تا ۲۱ درصد گزارش شده است (Ahmadi et al., 2013). در آزمایش‌های

hordecalis Andersson, 1975 ۱۰ گونه دیگر به شرح زیر در *H. avenae* complex قرار می‌گیرند:

H. arenaria Cooper, 1955; *H. avenae* Wollenweber, 1924; *H. aucklandica* Wouts & Sturhan, 1995; *H. australis* Subbotin, Sturhan, Rumpfenhorst & Moens, 2002; *H. filipjevi* (Madzhidov, 1981) Stelter, 1984; *H. mani* Mathews, 1971; *H. pratensis* Gäbler, Sturhan, Subbotin & Rumpfenhorst, 2000; *H. riparia* (Kazachenko, 1993) Subbotin, Sturhan, Rumpfenhorst & Moens, 2003; *H. sturhani* Subbotin, 2015; *H. ustinovi* Kirjanova, 1969.

از میان ۱۲ گونه گروه *Avenae* شش گونه تنها گراس‌های غیرزراعی را پارازیت کرده و اهمیت اقتصادی کم‌تری دارند، درحالی‌که شش گونه دیگر از عوامل مهم بیماری‌زای غلات محسوب می‌شوند. پنج گونه *H. avenae* (نماتد سیستمی اروپایی غلات)، *H. filipjevi* (نماتد سیستمی فیلیپین)، *H. sturhani* و *H. australis* (نماتدهای سیستمی چینی و استرالیایی غلات) و *H. latipons* (نماتد سیستمی مدیترانه‌ای غلات) تحت عنوان نماتدهای سیستمی غلات (Cereal cyst nematodes; CCNs) شناخته می‌شوند، درحالی‌که *H. hordecalis* با نام عمومی نماتد سیستمی جو شناخته می‌شود (Smiley et al., 2017). در میان این گونه‌ها، *H. avenae*، *H. filipjevi* و *H. latipons* از مهم‌ترین عوامل محدودکننده تولید گندم و جو در مناطق مدیترانه‌ای، خاورمیانه، غرب آسیا و شمال آفریقا محسوب می‌شوند.

نماتدهای سیستمی غلات از مهم‌ترین عوامل خسارت‌زای غلات دانه‌ریز مانند گندم و جو هستند و خسارت ناشی از آن‌ها در جهان حدود ۱۰ درصد کاهش عملکرد برآورد شده است (Ali et al., 2019). خسارت *H. avenae* به محصول گندم در پاکستان بین ۱۵ تا ۲۰ درصد، در عربستان سعودی ۱۷ تا ۷۷ درصد، در استرالیا روی جو ۲۰ درصد و روی گندم ۲۳ تا ۵۰ درصد گزارش شده است (Ibrahim et al., 1999; Maqbool, 1988). اگرچه استفاده از ارقام مقاوم و متحمل در استرالیا موجب کاهش قابل توجه خسارت

نقش تنش آبی و جمعیت اولیه در میزان خسارت

تنش آبی یکی از مهم‌ترین عوامل محیطی مؤثر در تشدید خسارت ناشی از نماتدهای سیستمی غلات است. میزان خسارت و کاهش عملکرد ناشی از نماتدهای سیستمی غلات، در شرایط دیم و تنش خشکی، نسبت به شرایط آبیاری معمول، بیش‌تر است (Smiley, Gourlie, et al., 2005). مقایسه کاهش عملکرد ناشی از *H. filipjevi* در شرایط تنش خشکی و آبیاری معمول طی دو سال آزمایش نشان داد که درصد کاهش عملکرد در شرایط تنش خشکی، در رقم بک‌کراس روشن ۴/۷۲ درصد و در دو رقم پیشناز و پارسى به‌ترتیب ۲/۵۲ و ۵/۷۳ درصد بیش‌تر از شرایط بدون تنش بود. به‌طور میانگین، کاهش عملکرد ناشی از *H. filipjevi* در شرایط تنش خشکی در هر سه رقم ۴/۳ درصد بیش‌تر از شرایط آبیاری معمول بود (Karimipour Fard et al., 2015). در مزارع گندم در ترکیه نیز تشدید خسارت ناشی از این گونه در شرایط تنش خشکی گزارش شده است (Rivoal & Nicol, 2009).

بررسی رابطه بین تراکم جمعیت اولیه *H. filipjevi* در خاک با عملکرد محصول در سه رقم در استان اصفهان نشان داد که بین این دو متغیر رابطه خطی و معکوس وجود دارد و ۶۶/۶ درصد تغییرات مربوط به عملکرد دو رقم بک‌کراس روشن و پیشناز و ۴۴/۵ درصد تغییرات در رقم پارسى توسط جمعیت اولیه خاک تبیین می‌شود (Karimipour Fard et al., 2018). در پژوهش دیگری نیز، بین تراکم جمعیت اولیه و عملکرد رقم سرداری در شرایط میکروپلات، رابطه خطی و معکوس مشاهده شد (Hajihassani, Tanha Maafi, & Hajihassani, 2010). همچنین اسمایی و همکاران نشان دادند که بین جمعیت اولیه گونه *H. avenae* و عملکرد دانه در شرایط مزرعه رابطه معکوس و خطی وجود دارد (Smiley, Gourlie, et al., 2005). با تعیین جمعیت اولیه نماتد سیستمی غلات در یک منطقه و استفاده از مدل‌های مناسب رگرسیونی، می‌توان عملکرد دانه و میزان خسارت احتمالی

میکروپلات نیز بیش‌ترین جمعیت اولیه *H. filipjevi* (۲۰ تخم و لارو سن دو در گرم خاک) موجب کاهش ۴۸ و ۴۰ درصدی عملکرد دانه و وزن خشک اندام‌های هوایی رقم سرداری شد (Hajihassani, Tanha Maafi, & Hajihassani, 2010). در مقابل، در شرایط مزرعه و با جمعیت اولیه ۱۲ تا ۲۸ تخم و لارو سن دو *H. filipjevi* در گرم خاک، کاهش عملکرد دانه در رقم‌های بک‌کراس روشن، پیشناز و پارسى به‌طور متوسط طی دو سال آزمایش، بین ۲۰ تا ۲۸ درصد و کاهش وزن خشک اندام‌های هوایی بین ۱۲ تا ۱۹ درصد برآورد شد (Karimipour Fard et al., 2018). این اختلاف به استفاده از خاک پاستوریزه در آزمایش‌های میکروپلات نسبت داده شده است. به نظر می‌رسد در خاک طبیعی، عوامل مختلفی ازجمله فعالیت آنتاگونیستی ریزموجودات خاک در کاهش جمعیت و خسارت نماتد نقش داشته باشند. ازاین‌رو نتایج آزمایش‌های مزرعه‌ای به شرایط واقعی مزارع گندم نزدیک‌تر است.

میزان خسارت *H. latipons* در شرایط مزرعه در قبرس ۵۰ درصد و در سوریه روی گندم دوروم و جو تا ۲۴ درصد گزارش شده است (Philis, 1988). در ایران نیز این گونه در شرایط میکروپلات و با جمعیت‌های ۲/۵ و ۲۰ تخم و لارو در هر گرم خاک، به‌ترتیب ۱۳ و ۵۵ درصد کاهش عملکرد ایجاد کرده است (Hajihassani, Tanha Maafi, Nicol, et al., 2010).

با توجه به پراکنش و دامنه میزبانی گسترده، توان بقای طولانی‌مدت در خاک و خسارت اقتصادی قابل توجه نماتدهای سیستمی غلات، شناسایی دقیق گونه‌های این گروه، تعیین پراکنش جغرافیایی آن‌ها و به‌کارگیری راهکارهای مدیریتی مؤثر، از ارکان اصلی مدیریت پایدار بیماری در مزارع غلات به‌شمار می‌رود. ازاین‌رو، در بخش‌های بعدی مقاله، وضعیت پراکنش، روش‌های شناسایی و راهکارهای مدیریت این نماتدها در ایران بررسی می‌شود.

را برآورد کرد. در این مدل‌ها، ضریب تبیین و عملکرد بالقوه هر رقم گندم نیز در نظر گرفته می‌شود. بر این اساس، مدلی برای پیش‌بینی کاهش عملکرد دانه و برآورد خسارت پایه جمعیت اولیه تخم و لارو سن دو گونه *H. filipjevi* در سه رقم گندم شامل بک‌کراس روشن، پیش‌تاز و پارسا در شرایط مزرعه در منطقه کبوترآباد شهرستان اصفهان، ارائه شده است (Karimipour Fard et al., 2018). این مدل می‌تواند به عنوان الگویی برای برآورد خسارت، پیش‌بینی کاهش عملکرد و برنامه‌ریزی مدیریت نماتدهای سیستمی غلات در سایر مزارع گندم آلوده کشور مورد استفاده قرار گیرد.

پراکنش نماتدهای سیستمی غلات در جهان

نماتدهای سیستمی غلات در اغلب مناطق گندم‌خیز جهان پراکنش گسترده‌ای دارند. گونه *H. avenae* (نماتد سیستمی یولاف یا نماتد سیستمی اروپایی غلات) شایع‌ترین گونه این گروه است. این گونه از بسیاری از کشورها از جمله استرالیا، کانادا، اسرائیل، آفریقای جنوبی، ژاپن، بیش‌تر کشورهای اروپایی، هند و کشورهای شمال آفریقا و غرب آسیا مانند مراکش، تونس، پاکستان و لیبی گزارش شده و مهم‌ترین گونه نماتد سیستمی غلات در مناطق معتدله جهان محسوب می‌شود (Evans & Rowe, 1998; Rivoal & Cook, 1993). این گونه عمدتاً در مناطق معتدل با زمستان‌های نسبتاً مرطوب غالب است.

گونه *H. filipjevi* بیش‌تر در شرایط آب‌وهوایی قاره‌ای گسترش دارد و از روسیه، تاجیکستان، ایران، ترکیه، سوئد، نروژ، هندوستان، شمال‌غربی ایالات متحده آمریکا و یونان گزارش شده است (Rumpenhorst et al., 1996; Subbotin et al., 1996; Tanha Maafi et al., 2007). برای نخستین بار، مجیدوف (Madzhidov, 1981) در بررسی‌های نماتدشناسی مزارع غلات تاجیکستان، گونه‌ای از نماتد سیستمی غلات را مشاهده کرد که علی‌رغم شباهت زیاد، از نظر برخی ویژگی‌های ریخت‌شناختی با *H.*

avenae تفاوت داشت و بر اساس این تفاوت‌ها نماتد مورد نظر *H. filipjevi* معرفی شد. بعدها بررسی‌های جامع‌تری با استفاده از ویژگی‌های بیوشیمیایی، مولکولی و ریخت‌سنجی روی جمعیت‌های متعدد *H. avenae* و جمعیت‌های نزدیک به آن از مناطق جغرافیایی مختلف انجام شد. نتایج این مطالعات نشان داد که پاتوتیپ انگلیسی شماره ۳ *H. avenae* و نژاد گوتلند *H. avenae* که پیش‌تر از سوئد گزارش شده بود و در اسپانیا و آلمان با نام *H. mani* شناخته می‌شد، در واقع متعلق به گونه *H. filipjevi* تشخیص داده شد (Ferris et al., 1999). این گونه در حال حاضر یکی از نماتدهای مهم سیستمی غلات در سطح جهان محسوب می‌شود (Smiley et al., 2008). گونه *H. filipjevi* بیش‌تر در اقلیم‌های قاره‌ای نیمه‌خشک و مناطق مرتفع غرب آسیا انتشار دارد.

گونه *H. latipons* که در ناحیه مدیترانه گسترش دارد و به عنوان نماتد سیستمی مدیترانه‌ای شناخته می‌شود، از کشورهای سوریه، تونس، اسرائیل، ترکیه، قبرس، ایتالیا، لیبی، اروپای شمالی و ایران گزارش شده است (Evans & Rowe, 1998; Nicol et al., 2003; Noori et al., 1980; Talatchian et al., 1976; Tanha Maafi et al., 2003). این گونه بیش‌تر در اقلیم مدیترانه‌ای و مناطق گرم‌تر گسترش یافته است.

جمعیت چینی *H. avenae* که قبلاً به عنوان تیپ "C" این گونه شناخته می‌شد بعد از مطالعات دقیق به عنوان یک گونه مجزا با نام *H. sturhani* شناسایی شد (Riley & Qi, 2015; Subbotin, 2015). نماتد سیستمی غلات در ابتدا در استان هوپی چین گزارش شد. مطالعات بعدی نشان داد که این نماتد در اکثر استان‌های چین پراکنش دارد و گونه‌های *H. avenae*، *H. filipjevi* و *H. australis* در این کشور شناسایی شده‌اند. با این حال، جمعیت‌های چینی *H. avenae* از نظر ویژگی‌های مولکولی، پروفیل پروتئینی (IEF) و برخی صفات ریخت‌شناختی، از جمله اندازه کوچک‌تر سیستم‌ها و کوتاه‌تر بودن طول پنجره خروجی لارو با جمعیت‌های اروپایی

تعدادی از این گونه‌ها تنها بر اساس ویژگی‌های سیستم و مخروط انتهایی آن شناسایی شده‌اند.

اولین گزارش از وجود گونه *H. avenae* در ایران مربوط به مزارع گندم هرات و مروست استان یزد است (Barooti & Loof, 1990)، که بعدها با بررسی‌های تکمیلی ریخت‌شناختی و مولکولی جمعیت‌ها، گونه *H. filipjevi* تشخیص داده شد (Rumpenhorst et al., 1996; Sturhan, 1996). ادامه بررسی نماتدهای سیستمی کشور منتج به شناسایی گونه *H. avenae* تیپ B در استان ایلام شد (Subbotin et al., 2003). بررسی‌های جامع سال‌های اخیر نشان داد که این گونه در استان‌های خوزستان، ایلام و کرمانشاه وجود دارد (Ahmadi & Tanha Maafi, 2009, 2014). بررسی‌های مولکولی و فیلوژنتیکی بعدی با استفاده از ژن ITS-rRNA و انجام RFLP روی این ناحیه بیانگر آن بود که جمعیت‌های جمع‌آوری شده *H. avenae* سه تیپ را تشکیل می‌دهند: تیپ A شامل جمعیت‌های اروپایی، تیپ B جمعیت‌های آسیایی و آفریقایی، تیپ C که شامل جمعیت‌هایی از چین است. این سه تیپ ژنتیکی تا حد زیادی با تیپ‌های ریخت‌شناختی متناظر مطابقت دارند (Subbotin et al., 1996; Subbotin et al., 2003).

چهار گونه از اعضای گروه *Avenae* از مزارع غلات ایران گزارش شده‌اند که از میان آن‌ها *H. filipjevi* گونه غالب است (Tanha Maafi et al., 2007).

در بررسی پراکنش گونه *H. filipjevi* در استان‌های اصفهان و چهارمحال و بختیاری، با استفاده از درون‌یابی (Interpolation)، نقشه پهنه‌بندی تراکم تخم و لارو سن دو نماتد تهیه شد. در این روش، آلودگی و تراکم جمعیت در نقاط نمونه‌برداری نشده بر اساس مقادیر اندازه‌گیری شده در نقاط مجاور برآورد شد. نتایج راستی‌آزمایی مدل نیز نشان داد که پیش‌بینی‌های حاصل از مدل درون‌یابی با وضعیت واقعی آلودگی در هر دو استان مطابقت داشت و

تفاوت داشتند. بر همین اساس، این جمعیت‌ها به عنوان گونه جدید *H. sturhani* معرفی شدند (Subbotin, 2015). با این حال، برخی پژوهشگران چینی تفاوت‌های بین جمعیت‌های *H. avenae* در چین و *H. avenae* در دیگر کشورها را برای معرفی این جمعیت‌ها به عنوان گونه *H. sturhani* کافی نمی‌دانند (Peng et al., 2013). با این وجود مطالعات دیگری نشان داده است که جمعیت‌های چینی از جمعیت‌های اروپایی متمایز هستند و به پاتوتیپ‌های متمایز تعلق دارند (Cui et al., 2015; Peng & Cook, 1996).

در مجموع، پراکنش گونه‌های مختلف نماتدهای سیستمی غلات به شدت تحت تأثیر شرایط اقلیمی، نوع میزبان و تاریخچه کشت غلات در هر منطقه است؛ به گونه‌ای که *H. avenae*، *H. filipjevi* و *H. latipons* هر یک الگوی پراکنش جغرافیایی و بوم‌شناختی نسبتاً مشخصی دارند.

پراکنش نماتدهای سیستمی غلات در ایران

نتایج چندین پروژه تحقیقاتی در ایران نشان داده است که مزارع گندم در بسیاری از استان‌های کشور از جمله خراسان رضوی، گلستان، فارس، لرستان، مرکزی، اصفهان، خوزستان و کهگیلویه و بویراحمد، به نماتدهای سیستمی غلات آلوده هستند. این گروه از نماتدها پراکنش وسیعی در مزارع گندم کشور دارند و درصد آلودگی مزارع از ۱۳ درصد در استان گلستان تا ۶۳ درصد در استان لرستان متغیر است. همچنین تراکم جمعیت نماتد در خاک برخی مزارع از آستانه خسارت اقتصادی این نماتدها فراتر است (Karimipour Fard et al., 2015; Tanha Maafi et al., 2025).

گونه *H. avenae* از گروه *Avenae* از چند دهه قبل از ایران گزارش شده است (Barooti & Loof, 1990; Hojat Jalali, 1991; Noori et al., 1976; Talatchian et al., 1980). ولی صفات ریخت‌شناختی و ریخت‌سنجی در شناسایی دقیق آن‌ها به ندرت مورد استفاده قرار گرفته بود و

وجود آلودگی به *H. filipjevi* در مناطق دارای تراکم بالای پیش‌بینی شده تأیید شد (Karimipour Fard et al., 2017b).

پراکنش جغرافیایی نماتدها از جمله نماتدهای سیستمی غلات تابع عوامل متعددی از جمله تنوع خاک، شرایط اقلیمی، الگوی کشت و مدیریت زراعی است. الگوی پراکنش این نماتدها معمولاً غیریکنواخت و لکه‌ای است که از ویژگی‌های زیستی، دامنه‌میزی و نیازهای اکولوژیکی آن‌ها ناشی می‌شود (Liu et al., 2019).

مقایسه نقشه‌های پهنه‌بندی تراکم جمعیت تخم و لارو سن دو *H. filipjevi* با نقشه‌های پهنه‌بندی میانگین بلندمدت دما، بارندگی، درصد رطوبت نسبی و مدل ارتفاعی استان اصفهان، همراه با بررسی همبستگی بین تراکم جمعیت این گونه و عوامل آب‌وهوایی و ارتفاع از سطح دریا، نشان داد که دما با تعداد تخم و لارو نماتد سیستمی همبستگی مثبت دارد؛ به گونه‌ای که در مناطق گرم‌تر استان، تراکم جمعیت نماتد بیش‌تر بود. در مقابل، بارندگی، رطوبت نسبی و ارتفاع از سطح دریا با تراکم جمعیت این نماتد همبستگی منفی نشان دادند، به‌طوری‌که در مناطقی از استان اصفهان که میانگین بارندگی سالیانه، درصد رطوبت نسبی و ارتفاع از سطح دریا بیش‌تر بود، تراکم جمعیت کم‌تری از *H. filipjevi* مشاهده شد.

بررسی مزارع گندم مناطق مختلف استان اصفهان نشان داد که تراکم گونه *H. filipjevi* در مناطق شمالی و شرقی استان اصفهان از جمله شهرستان‌های اردستان، نطنز، کاشان، آران و بیدگل، مبارکه، نائین بیش‌تر از سایر مناطق است. این شهرستان‌ها در مناطق کویری استان واقع شده و بافت خاک در این مناطق عمدتاً سبک و ماسه‌ای است (Karimipour Fard et al., 2017a). نوع خاک محدودیت زیادی برای نماتدهای سیستمی غلات ایجاد نمی‌کند، ولی خسارت در خاک‌هایی با بافت سبک و زهکشی خوب مانند خاک‌هایی با بافت ماسه‌ای اغلب بیش‌تر است (Bonfil et al., 2004).

گونه *H. latipons* از نخستین گونه‌های گروه *Avenae* بود که از مزارع چغندرقد در استان‌های غربی ایران گزارش شد (Noori et al., 1980; Talatchian et al., 1976). احتمالاً این مزارع در تناوب زراعی با گندم قرار داشته‌اند. در پژوهش‌های بعدی مشخص شد این گونه بیش‌ترین پراکنش را در استان‌های غربی کشور شامل آذربایجان شرقی، آذربایجان غربی، اردبیل، زنجان، کرمانشاه، لرستان، همدان دارد. علاوه بر آن، در استان‌های مرکزی و سمنان نیز مشاهده شده است (Tanha Maafi et al., 2007).

گونه *H. hordecalis* (نماتد سیستمی جو) از نظر مشخصات ریخت‌شناختی شباهت بسیار زیادی به گونه *H. latipons* دارد و از بسیاری از کشورهای اروپایی و نیز کشورهای غرب و مرکز آسیا عمدتاً از چمن‌زارها، جنگل‌ها و مناطق ساحلی و مزارع غلات گزارش شده است (Subbotin et al., 2010). در ایران این گونه در دو منطقه از استان اردبیل (از خاک مزرعه گندم و خاک تاکستان در مشکین‌شهر با علف هرز ستاریا) یافت شده است. با توجه به انتشار بسیار محدود این گونه در کشور، اهمیت اقتصادی آن بررسی نشده است. در دنیا نیز اطلاعاتی در ارتباط با خسارت آن روی جو و یا سایر غلات در دست نیست (Tanha Maafi & Kheiri, 2018). باین‌حال، در محل نخستین شناسایی این گونه یعنی در استان هالند سوئد آلودگی روی جو شدید بود (Andersson, 1975).

نتایج مطالعات انجام‌شده در ایران نشان می‌دهد که نماتدهای سیستمی غلات، به‌ویژه گونه *H. filipjevi*، در بسیاری از مناطق گندم‌خیز کشور پراکنش گسترده داشته و از عوامل مهم کاهش عملکرد گندم محسوب می‌شوند. باین‌حال، به دلیل نبود علائم اختصاصی بیماری در اندام‌های هوایی گیاه و آگاهی محدود کارشناسان و بهره‌برداران بخش کشاورزی، این نماتدها همچنان در مقایسه با بیماری‌های برگ‌گندم کم‌تر مورد توجه قرار می‌گیرند. این در حالی است که مطالعات متعدد، پراکنش گسترده و خسارت‌زایی قابل‌توجه این نماتدها، به‌ویژه در مزارع دیم و مناطق تحت تنش خشکی را

بروز می‌کند. آلودگی گندم به نماتدهای سیستی غلات، هم‌مانند آلودگی ناشی از بسیاری از نماتدهای انگل گیاهی، فاقد علائم اختصاصی در اندام‌های هوایی گیاه است. از این رو، نشانه‌های آن‌ها به‌سادگی با علائم ناشی از کمبود عناصر غذایی یا توزیع نامتوازن آن‌ها در خاک اشتباه گرفته می‌شود. معمولاً آلودگی به صورت لکه‌های رنگ پریده در اندازه‌های مختلف در مزارع بروز می‌کند. بوته‌های گندم در این لکه‌ها دارای برگ‌های پایینی متمایل به رنگ زرد و پنجه‌های کمتری هستند. در خاک‌های غنی از نظر مواد غذایی، ریشه‌های گیاهان آلوده ظاهر پرپشت و گره‌خورده (bushy-knotted) پیدا می‌کنند. ولی این علائم در خاک‌های فقیر از نظر مواد غذایی دیده نمی‌شود. هم‌زمان با ظهور خوشه‌ها، ماده‌های بالغ و متورم سفیدرنگ روی سطح ریشه‌ها قابل مشاهده هستند که با رسیدگی خوشه‌ها به سیستم‌های قهوه‌ای تبدیل می‌شوند (شکل ۱).

تأیید کرده‌اند. با توجه به خشک‌سالی در سال‌های اخیر در بسیاری از استان‌های گندم‌خیز کشور، از جمله خوزستان، فارس و اصفهان و همچنین سهم قابل‌توجه کشت دیم در این مناطق، به نظر می‌رسد *H. filipjevi* نقش مهمی در کاهش عملکرد گندم، به‌ویژه در کشت دیم و شرایط تنش خشکی، ایفا کند. اگرچه پراکنش و فراوانی نماتدهای سیستی غلات در بخش عمده‌ای از کشور مورد بررسی قرار گرفته است، استفاده از سامانه‌های اطلاعات جغرافیایی (GIS) و روش‌های ژئواستاتیستیک می‌تواند در شناسایی مناطق پرخطر، تبیین عوامل مؤثر بر پراکنش، تراکم جمعیت نماتد و در نهایت تدوین برنامه‌های مدیریت پایدار این گروه از نماتدها در مزارع گندم و جو کشور نقش مؤثری داشته باشد.

علائم بیماری

شدت علائم بیماری به گونه نماتد، تراکم جمعیت اولیه، رقم گندم، شرایط خاک و میزان رطوبت بستگی دارد و در شرایط تنش خشکی معمولاً شدیدتر



شکل ۱. ماده‌های بالغ سفیدرنگ *Heterodera filipjevi* روی ریشه گندم در مرحله آغاز خوشه‌دهی، همراه با ظاهر پرپشت و گره‌خورده ریشه.

به گونه *H. latipons* روی گندم با گونه‌های دیگر متفاوت است، زیرا لاروهای سن دو این گونه در فاصله دورتری از نوک ریشه وارد بافت ریشه می‌شوند. به همین جهت حالت پرپشت و گره‌خورده مشاهده نمی‌شود و حتی

در آلودگی‌های شدید، ریشه‌ها به‌شدت آسیب دیده و گیاهان دچار کوتولگی، کاهش پنجه‌زنی، کوچک شدن خوشه‌ها، چروکیدگی دانه‌ها و راست ایستادن خوشه‌ها می‌شوند؛ درحالی‌که خوشه‌های سالم به دلیل وزن بیش‌تر، معمولاً اندکی خمیده هستند (Smiley et al., 2017). علائم آلودگی

علائم برگ‌گی به صورت خفیف‌تر از حمله گونه‌های *H. avenae* و *H. filipjevi* بروز می‌کند (Mor et al., 1992).

کوتاهی و کاهش رشد ریشه‌ها از مهم‌ترین علائم آلودگی گندم به گونه *H. filipjevi* است (Karimipour Fard et al., 2018). کاهش رشد ریشه‌ها می‌تواند با ایجاد اختلال در جذب آب و مواد غذایی، موجب بروز علائم هوایی از جمله کاهش ارتفاع، کاهش تعداد پنجه‌ها و در نهایت کاهش عملکرد دانه گردد. گزارش‌های دیگر نیز نشان داده‌اند که آلودگی گندم به گونه *H. avenae* موجب اختلال در رشد و ویژگی‌های فیزیولوژیکی گیاه می‌شود. این اختلالات شامل کاهش رشد ریشه، کاهش ارتفاع گیاه و طول خوشه، کاهش پنجه‌زنی، کاهش غلظت نیتروژن، آهن، منگنز و مس در اندام‌های هوایی گیاه، کاهش جذب نور و کارایی فتوسنتز، کاهش محتوای کلروفیل و اختلال در جذب آب و عناصر غذایی است (Al-Yahya et al., 1998; Nagesh & Dhawan, 1988; Shahina & Maqbool, 1990).

زیست‌شناسی و چرخه زندگی

نماتدهای سیستمی غلات انگل‌های داخلی ساکن ریشه‌های غلات هستند. لاروهای سن دو، مرحله آلوده‌کننده این نماتدها بوده که پس از ورود به ریشه و یافتن محل مناسب، در مجاورت سلول‌های آوندی مستقر می‌شوند. پس از انتخاب سلول مناسب، محل تغذیه اختصاصی از نوع هم‌یاخته (syncytium) القا می‌کنند که منبع تغذیه برای رشد نماتد است. این محل تغذیه تا پایان رشد نماتد فعال باقی مانده و تمام نیاز غذایی نماتد را تأمین می‌کند. پس از استقرار در محل تغذیه، لارو سن دو تحرک خود را از دست داده و با ادامه تغذیه، به تدریج متورم می‌شود. این روند در طول سنین سوم و چهارم لاروی ادامه می‌یابد و در نهایت به تشکیل افراد بالغ نر یا ماده منجر می‌شود. در سن سوم لاروی تمایز جنسی آغاز شده و افراد نر و ماده از یک‌دیگر قابل تشخیص هستند. پس از آخرین جلداندازی، ماده‌ها متورم و لیمویی‌شکل تشکیل

می‌شوند و تا آخر عمر، درحالی که سر و گردن آن‌ها درون بافت ریشه قرار دارد، بخش متورم بدن در سطح ریشه باقی می‌ماند. در پایان زندگی، کوتیکول بدن سخت شده، تغییر رنگ داده و به سیست تبدیل می‌شود که از ریشه جدا و در داخل خاک می‌افتد. تغذیه لاروهای سن سه که به افراد نر تبدیل می‌شوند تا انتهای این سن ادامه پیدا می‌کند. چهارمین پوست‌اندازی درون کوتیکول لارو سن سه انجام می‌شود. پس از آخرین پوست‌اندازی، نرها گرمی‌شکل از ریشه خارج شده، پس از ورود به خاک به جستجوی ماده‌ها می‌پردازند. پس از جفت‌گیری و تخم‌گذاری، رشد و نمو جنینی درون تخم انجام شده و لارو سن یک تشکیل می‌شود که بعد از اولین پوست‌اندازی وارد سن دو لاروی شده و بسته به گونه نماتد و فراهم بودن شرایط محیطی مناسب، به‌ویژه دما و رطوبت خاک، از تخم خارج می‌شود. لاروهای سن دوم حاصل، پس از خروج از تخم، با یافتن ریشه میزبان، چرخه زندگی نسل بعد را آغاز می‌کنند.

نماتدهای سیستمی غلات چرخه زندگی مشابهی دارند و در سال فقط یک نسل تولید می‌کنند. چرخه زندگی گونه‌های مهم نماتدهای سیستمی غلات در ایران در شرایط اقلیمی مختلف بررسی شده است. نتایج مطالعه چرخه زندگی گونه *H. filipjevi* روی گندم رقم سرداری در استان مرکزی طی سال‌های ۱۳۸۷ و ۱۳۸۸ و در شرایط میکروپلات و دیم نشان داد که نفوذ لارو سن دو در اواخر آبان و اوایل آذر رخ می‌دهد. این مرحله در سال اول و دوم به‌ترتیب در دمای حدود ۱۰ و ۱۰/۴ درجه سلسیوس خاک اتفاق افتاد. ماده‌های سفیدرنگ در اواخر اسفند تا اوایل فروردین، در دماهای ۱۳/۳ و ۱۲ درجه سلسیوس به‌ترتیب طی سال اول و دوم تشکیل و سیست‌ها یک ماه بعد ظاهر شدند. چرخه زندگی این گونه در ۱۵۵ روز کامل شد و برای تشکیل ماده‌های بالغ و تخم‌های حاوی جنین، به‌ترتیب به ۲۰۹ و ۳۵۸ درجه-روز (با دمای پایه ۸ درجه سلسیوس) نیاز بود (Hajihasani, TanhaMaafi, et al., 2010). در مطالعه چرخه زندگی *H. filipjevi* در ریشه‌های گندم رقم شیراز

اقليمی متفاوت، متغير است، زمان‌بندی مراحل مختلف رشد آن‌ها به‌طور کلی با مراحل فنولوژیک گندم هماهنگی نزدیکی دارد.

چرخه زندگی نماتدهای سیستمی غلات در مناطق مختلف جهان توسط پژوهشگران متعددی بررسی شده است. نتایج این مطالعات نشان می‌دهد که الگوی کلی چرخه زندگی نماتدهای سیستمی غلات در مناطق مختلف جهان، با وجود تفاوت‌های ناشی از شرایط اقلیمی، دما و گیاه میزبان مشابه است (Baldwin & Mundo-Ocampo, 1991; Rivoal & Cook, 1993; Scholz & Sikora, 2004; Simonetti et al., 2010; Turner & Rowe, 2013; Wu et al., 2014). برای مثال چرخه زندگی گونه *H.*

avenae در دمای ۵ تا ۱۵ درجه سلسیوس و رطوبت بالای خاک سه تا چهار ماه گزارش شده است (Smiley & Nicol, 2009). چرخه زندگی جمعیت چینی *H. avenae* یا *H. sturhani* در استان شادونگ چین روی گندم زمستانه طی سال‌های ۲۰۱۰ و ۲۰۱۱، به‌ترتیب در ۹۹ و ۸۳ روز تکمیل شده است (Wu et al., 2014). در اسلواکی چرخه زندگی گونه *H. avenae* روی یولاف بهاره طی ۵۶ روز تکمیل شد، درحالی‌که روی گندم در سال‌های ۱۹۸۱ و ۱۹۸۲، به‌ترتیب در ۸۴ و ۶۳ روز به طول انجامید (Sabova et al., 1988).

به‌طور کلی، این مطالعات نشان می‌دهند که طول و زمانبندی چرخه زندگی نماتدهای سیستمی غلات تحت تأثیر گونه نماتد، گیاه میزبان و شرایط محیطی، به‌ویژه دما و رطوبت خاک قرار دارد و در مناطق مختلف اقلیمی متغیر است.

پاتوتیپ و دامنه میزبانی

با استفاده از ارقام مقاوم در مدیریت نماتدهای سیستمی غلات، به‌تدریج وجود جمعیت‌هایی که قادر به شکستن مقاومت این ارقام بودند، مشخص شد (Cook & Rivoal, 1998). جمعیت‌هایی از *H. avenae* و *H. filipjevi* تنوع قابل‌توجهی در بیماری‌زایی و توان تولیدمثلی در مناطق مختلف، حتی روی یک میزبان نشان می‌دهند (Rivoal et al., 2001). این جمعیت‌ها از

در منطقه باجگاه استان فارس، تفریخ تخم‌ها در ۲ تا ۶ درجه سلسیوس به وقوع پیوست و لاروهای سن دو در شرایط میکروپلات در متوسط دمای ۱۳ درجه سلسیوس در ریشه‌ها مشاهده شدند. لاروهای سن سوم و چهارم به ترتیب طی ۱۱۰ تا ۱۲۰ روز بعد از نفوذ، در ریشه‌ها دیده شدند. ماده‌های بالغ سفیدرنگ متصل به ریشه‌ها و نرها در خاک به ترتیب ۷ تا ۱۴ روز بعد از مشاهده لارو سن چهارم قابل رویت بودند. سیستم‌ها حدود دو ماه بعد از ظهور ماده‌های سفیدرنگ تشکیل شدند و چرخه زندگی *H. filipjevi* در مجموع طی ۱۹۷ روز کامل شد (Seifi et al., 2013). مقایسه این دو مطالعه نشان می‌دهد که اگرچه زمان ظهور مراحل مختلف رشد *H. filipjevi* در مناطق مختلف کشور تا حدودی متفاوت است، ترتیب مراحل چرخه زندگی و الگوی کلی رشد این گونه ثابت بوده و اختلاف‌های مشاهده‌شده عمدتاً ناشی از تفاوت شرایط اقلیمی، به‌ویژه دمای خاک است.

چرخه زندگی گونه *H. avenae* تیپ B روی گندم رقم چمران نیز در بهبهان (استان خوزستان) طی سال‌های ۱۳۸۹ و ۱۳۹۰ بررسی شد. طول هر نسل ۸۱ تا ۱۲۰ روز و نیاز حرارتی برای تکمیل چرخه زندگی، به‌ترتیب ۵۵۷ و ۴۴۶ درجه-روز برآورد شده است. انطباق چرخه زندگی این گونه با مراحل رشدونمو گندم نشان داد که نفوذ لاروهای سن دو به ریشه در مرحله پنجه‌زنی اولیه اتفاق می‌افتد. ماده‌های سفیدرنگ در مرحله ساقه رفتن ظاهر می‌شوند، نرها از مرحله آغاز غلاف‌بندی تا ظهور سنبله مشاهده می‌شوند و سیستم‌های قهوه‌ای‌رنگ در فاصله ظهور سنبله تا مرحله دانه‌بندی تشکیل می‌شوند (Ahmadi & Tanha Maffi, 2016). در مطالعه دیگری، چرخه زندگی

گونه *H. latipons* روی گندم رقم سرداری در اراک نیز بررسی شد و مشخص گردید که تکمیل چرخه زندگی این گونه ۱۴۵ تا ۱۵۰ روز به طول می‌انجامد (Hajihassani et al., 2011). این نتایج نشان می‌دهد که اگرچه طول چرخه زندگی گونه‌های مختلف نماتدهای سیستمی غلات در شرایط

به عنوان گونه مستقل *H. sturhani* از پاتوتیپ‌های *H. avenae* جدا شد (Subbotin, 2015). پاتوتیپ گونه *H. avenae* در ایران شناخته نشده است، ولی بررسی جمعیت‌های جدا شده از منطقه هرات مروست یزد با استفاده از ارقام استاندارد بین‌المللی (Andersen & Andersen, 1982) نشان داد که پاتوتیپ نماتد هرات یزد با پاتوتیپ‌های اروپایی گونه *H. avenae* تفاوت دارد (Damadzadeh et al., 1993). البته بررسی‌های بعدی نشان داد که جمعیت مروست به گونه *H. filipjevi* تعلق دارد. این موضوع نشان می‌دهد که شناسایی دقیق گونه، پیش‌نیاز تعیین صحیح پاتوتیپ است و خطا در شناسایی گونه می‌تواند به تفسیر نادرست نتایج بیماری‌زایی منجر شود. حداقل دو پاتوتیپ، شامل Ha33 و Ha23 از گروه سه (جدول ۱) برای گونه *H. filipjevi* شناخته شده است (Subbotin et al., 2010; Toktay et al., 2013). پاتوتیپ این گونه نیز در ایران بررسی نشده است.

نظر صفات ریخت‌شناختی تفاوت قابل‌توجهی ندارند، اما از نظر بیماری‌زایی و توانایی تکثیر روی ژنوتیپ‌های مختلف گیاه میزبان با یکدیگر متفاوت هستند و بر همین اساس به عنوان پاتوتیپ (pathotype) یا نژاد شناخته می‌شوند. گونه *H. avenae* دارای پاتوتیپ و اکوتیپ‌های متعددی است. الگوی تعیین پاتوتیپ در گونه *H. avenae* بر اساس توانایی تکثیر و تولیدمثل جمعیت‌های نماتد روی مجموعه‌ای از میزبان‌های افتراقی شامل ۱۲ ژنوتیپ جو، شش ژنوتیپ یولاف و پنج ژنوتیپ گندم است. این تقسیم‌بندی عمدتاً بر پایه واکنش این ژنوتیپ‌ها، به‌ویژه ارقام جو حامل ژن‌های مقاوم *Rha1*، *Rha2* و *Rha3* انجام می‌شود. پاتوتیپ‌های این گونه به گروه یک (Ha1) شامل Ha11، Ha21، Ha31، Ha41، Ha51، Ha61، Ha71، و گروه دو (Ha2) شامل تنها یک پاتوتیپ (Ha12) تقسیم‌بندی می‌شوند (Perry & Moens, 2006). گروه سه (Ha3) شامل سه پاتوتیپ Ha13، Ha23 و Ha33 است که بعدها Ha33 بر اساس مطالعات ریخت‌شناختی و مولکولی،

جدول ۱. گروه‌بندی پاتوتیپ‌های *Heterodera filipjevi* بر اساس مجموعه استاندارد بین‌المللی ارقام افتراقی غلات (Subbotin et al., 2010).

Table 1. Pathotype groups of *Heterodera filipjevi* based on the International Test Assortment of Cereal Cultivars (Subbotin et al., 2010).

Differential species and cultivar (resistance gene; where known)	<i>Heterodera filipjevi</i> pathotypes	
	Ha23	Ha33
Barley		
Varde	+	+
Emir (<i>Rha</i> "E")	(+)	+
Ortolan (<i>Rha1</i>)	+	+
Morocco (<i>Rha3</i>)	-	-
Siri (<i>Rha2</i>)	+	+
KVL 191 (<i>Rha2</i>)	"	"
Bajo Aragon (<i>Rha2</i>)	+	+
Herta	"	"
Martin 403 (<i>Rha3</i>)	+	+
Dalmatische	(-)	+
La Enstuanzuela	(-)	"
Harlan 43	-	+

Oat		
Nidar	+	+
Sol II	+	+
Pura Hybrid BS1	-	+
<i>Avena sterilis</i> 1376	-	-
Silva	(-)	+
IGV.H. 72-646	+	+
Wheat		
Capa	+	+
AUS10894 (<i>Cre1</i>)	+	+
Loro x Koga (<i>Cre1</i>)	+	+
Psathias	+	-
Iskamish K-2 Light	+	+

+ = susceptible; - = resistant; () = intermediate; " = no observations

وجود پاتوتیپ‌های مختلف در نماتدهای سیستمی غلات و تفاوت آن‌ها در بیماری‌زایی، همراه با دامنه میزبانی نسبتاً محدود این نماتدها، اهمیت شناسایی دقیق گونه و پاتوتیپ را در برنامه‌های اصلاح ارقام مقاوم، انتخاب گیاهان مناسب در تناوب زراعی و مدیریت تلفیقی بیماری نشان می‌دهد.

دیپوز

دیپوز یکی از مهم‌ترین سازوکارهای بقا در نماتدهای سیستمی غلات است که به آن‌ها امکان می‌دهد در غیاب میزبان زنده باقی بمانند. در این مرحله رشد جنین متوقف یا به‌شدت کند شده و تخم‌های موجود در سیستم‌ها تا زمان دریافت محرک مناسب قادر به تفریح نیستند (Masler & Perry, 2018). دیپوز به دو صورت اجباری و اختیاری رخ می‌دهد. دیپوز اجباری بخشی برنامه‌ریزی‌شده از چرخه زندگی نماتد است، درحالی‌که دیپوز اختیاری در پاسخ به شرایط محیطی القا شده و با تغییر این شرایط شکسته می‌شود (Perry, 2002). وجود دیپوز اجباری در گونه‌های *H. avenae* و *H. latipons* گزارش شده است (Fushtey & Johnson, 1966; Scholz & Sikora, 2004) و شکستن دیپوز در این گونه‌ها مستلزم قرارگرفتن

نماتدهای سیستمی غلات دامنه میزبانی محدودی دارند و عمدتاً به گیاهان خانواده گندمیان (Poaceae) شامل گندم، جو، یولاف، چاودار، تریتیکاله و علف‌های هرز گرامینه حمله می‌کنند (Blok et al., 2018). به‌ترتیب ۲۶ و ۲۰ جنس از علف‌های هرز گندمیان برای گونه‌های *H. avenae* و *H. filipjevi* به عنوان میزبان گزارش شده است (Subbotin et al., 2010). در بررسی تأثیر گیاهان میزبان بر جمعیتی از *H. filipjevi* در شرایط گلخانه‌ای، گندم نان مناسب‌ترین میزبان برای تولیدمثل و افزایش تراکم جمعیت این نماتد بود و پس از آن، جو و گندم دوروم قرار داشتند. درحالی‌که ارزن و ذرت میزبان‌های نسبتاً مقاوم برای این گونه بودند (Seifi et al., 2013). گونه *H. filipjevi* از روی علف‌های هرز یولاف، جودره، چچم (Ahmadi & Hajihasani, Tanha Maafi, 2008)، بروموس، آگروپیروم (Hajihasani, Tanha Maafi, & Hajihasani, 2010) و فالاریس (*Phalaris minor*) گزارش شده است (Karimipour Fard & Tanha Maafi, 2010). گونه *H. latipons* علاوه بر گندم و جو به علف‌های هرز فالاریس، مارام گراس و چاودار نیز حمله می‌کند (Mor et al., 1992).

اثرات متقابل نماتدهای سیستی غلات و قارچ‌های عامل پوسیدگی طوقه و ریشه گندم

بیمارگرهای قارچی خاک‌زاد از مهم‌ترین عوامل محدودکننده تولید غلات دانه‌ریز در جهان به شمار می‌روند و همه‌ساله موجب کاهش قابل‌توجه عملکرد و کیفیت محصول می‌شوند. از مهم‌ترین این بیمارگرها می‌توان به گونه‌های *F. pseudograminearum*, *Fusarium culmorum*, *Gaeumannomyces avenaceum*, *Bipolaris sorokiniana* و *Rhizoctonia solani* اشاره کرد (Burgess et al., 2001; graminis و *F. pseudograminearum* و *culmorum* از مهم‌ترین عوامل پوسیدگی طوقه گندم هستند که در بسیاری از کشورهای تولیدکننده گندم خسارت اقتصادی قابل توجهی ایجاد می‌کنند. کاهش عملکرد ناشی از این بیمارگرها در برخی مناطق آمریکا تا ۳۰ درصد نیز گزارش شده است (Paulitz et al., 2002; Smiley, Gourlie, et al., 2005).

نماتدهای سیستی غلات، علاوه بر خسارت مستقیم به گندم می‌توانند با برهمکنش با قارچ‌های خاک‌زاد عامل پوسیدگی طوقه و ریشه، شدت بیماری و میزان خسارت را افزایش دهند. این برهم‌کنش‌ها با ایجاد اختلال در رشد ریشه، کاهش توان جذب آب و عناصر غذایی و فراهم شدن مسیرهای نفوذ برای عوامل قارچی، موجب تشدید بیماری و کاهش بیش‌تر عملکرد می‌شوند. در ایران، گونه‌های *F. pseudograminearum*, *F. culmorum* و *Rhizoctonia cerealis* و *B. sorokiniana* در حدود ۳۵ درصد از نمونه‌های جمع‌آوری شده از مزارع گندم، همراه با نماتدهای غلات جداسازی و گزارش شده‌اند (Tanha Maafi et al., 2009). برهم‌کنش نماتدهای سیستی غلات و قارچ‌های خاک‌زاد معمولاً به صورت یک بیماری ترکیبی بروز می‌کند که در آن خسارت نهایی از مجموع خسارت هر یک از بیمارگرها به‌تنهایی بیش‌تر است.

سیست‌ها در دمای ۵ تا ۱۰ درجه سلسیوس به مدت هشت هفته است تا تخم‌ها تفریخ شوند. در مقابل، شاهین و همکاران (Sahin et al., 2010) گزارش کردند که جمعیت هایمانا از گونه *H. filipjevi* در ترکیه فاقد دیپوز اجباری است و سیست‌های آن در دمای ۱۰ تا ۱۵ درجه سلسیوس، بدون نیاز به یک دوره سرمایی، تفریخ می‌شوند.

جمعیت ایرانی گونه *H. filipjevi* دارای دیپوز اجباری در مرحله تخم است و برای شکسته شدن دیپوز به یک دوره شش‌هفته‌ای در دمای ۵ درجه سلسیوس نیاز دارد. قرار دادن سیست‌ها ابتدا به مدت شش هفته در دمای ۵ درجه سلسیوس و سپس به مدت ۱۲ هفته در دمای ۱۵ درجه سلسیوس، باعث حداکثر تفریخ به میزان حدود ۸۸ درصد شده است (Majd Taheri et al., 2020). در بررسی چرخه زندگی *H. avenae* تیپ B در شرایط مزرعه، میکروپلات، همچنین ارزیابی واکنش ارقام گندم در شرایط گلخانه در ایران مشخص شد که این گونه نیز دارای دیپوز اجباری است و شکستن آن به قرار گرفتن در دمای ۱۱ تا ۱۵ درجه سلسیوس به مدت حداقل ۱۶ تا ۲۳ روز (حدود سه هفته) نیاز دارد. در دماهای بالاتر از ۲۰ درجه سلسیوس، با وجود حضور لاروهای سن دو فعال در خاک، رطوبت کافی خاک و ترشحات ریشه، نفوذ لاروها به ریشه گندم صورت نگرفت که نشان‌دهنده نقش تعیین‌کننده دما در پایان دیپوز و آغاز آلودگی است (Ahmadi & Tanha Maffi, 2016). این یافته‌ها نشان می‌دهند که دیپوز و شکسته شدن آن به‌شدت تحت تأثیر دما است و این ویژگی نقش مهمی در تنظیم زمان تفریخ تخم‌ها، هم‌زمانی آلودگی با مراحل رشد گیاه میزبان و بقای نماتد در شرایط نامساعد محیطی دارد. ازاین‌رو، شناخت ویژگی‌های دیپوز در گونه‌ها و جمعیت‌های مختلف، برای پیش‌بینی زمان آلودگی و طراحی برنامه‌های مدیریت پایدار نماتدهای سیستی غلات در مناطق مختلف اهمیت فراوانی دارد.

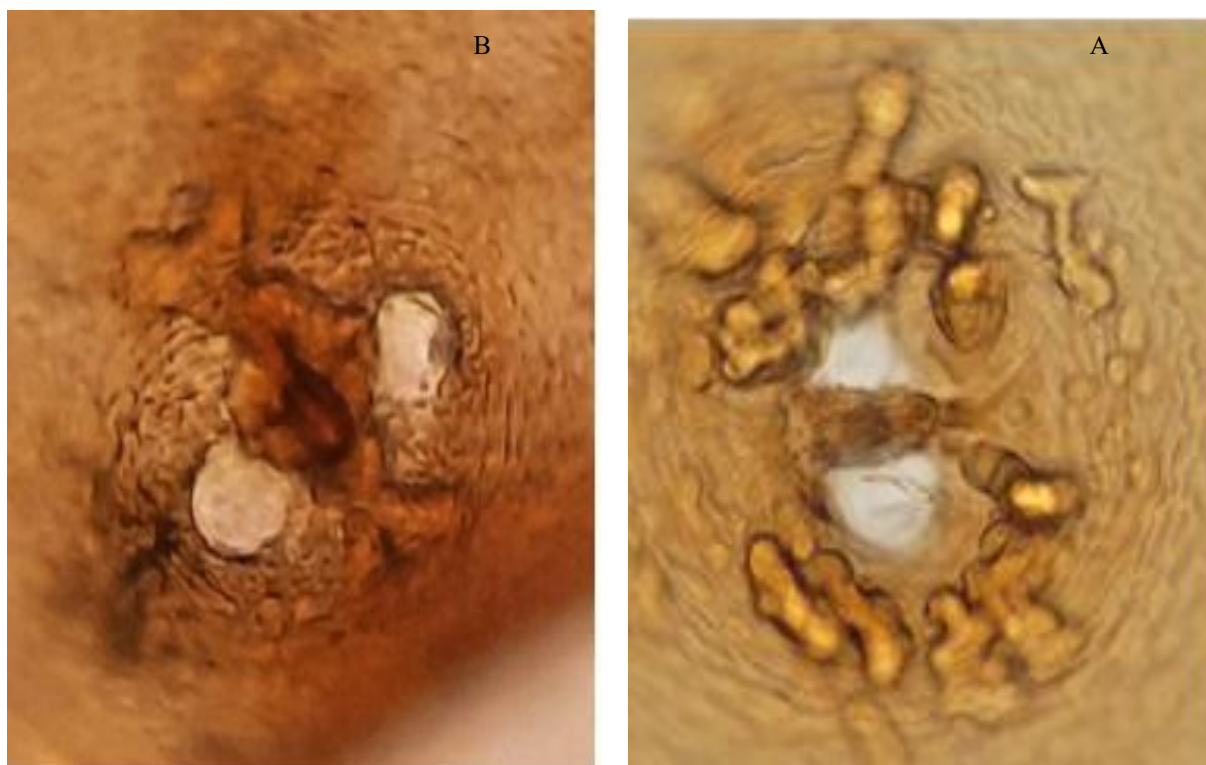
دارای بورس، اسپیکول‌ها قوی، به طول بیش از ۳۰ میکرومتر با انتهای دو شاخه ساده. لاروهای سن دو دارای بدن باریک، مستقیم تا کمی خمیده، ناحیه سر عموماً هم‌طراز با بدن، دیسک لیبی مشخص، استایل‌ت کوتاه‌تر از ۳۰ میکرومتر. غدد مری دارای همپوشانی شکمی نسبت به روده؛ دارای چهار شیار طولی در سطوح جانبی، دم مخروطی با ناحیه شفاف انتهایی مشخص، مخروطی و فاسمیدها نقطه‌ای شکل یا عدسی مانند هستند (Tanha Maafi & Kheiri, 2018).

گونه‌های نماتدهای سیستمی غلات از نظر شکل عمومی شباهت زیادی به یکدیگر دارند و تشخیص آن‌ها عمدتاً بر اساس ویژگی‌های مخروط انتهایی سیستم، ساختار underbridge و صفات ریخت‌سنجی لارو سن دو انجام می‌شود. سیستم‌های *H. filipjevi* از سیستم‌های *H. avenae* عمدتاً به دلیل وجود underbridge کاملاً مشخص در مخروط انتهایی، کوتاه‌تر بودن شکاف تناسلی (۷/۳ در مقابل ۱۲ میکرومتر) و بزرگ‌تر بودن طول پنجره‌ها (fenestra) (۲۸×۵۱ در مقابل ۲۲/۵×۴۳/۵ میکرومتر) قابل تفکیک هستند. گرچه در نمونه‌های ایران به‌جز وجود underbridge تفاوت بارز ریخت‌سنجی بین این دو گونه در ناحیه شکاف تناسلی مشاهده نمی‌شود، ولی لاروهای سن دو *H. filipjevi* از لاروهای *H. avenae* به واسطه دم و ناحیه هیالین انتهایی کوتاه‌تر (به ترتیب ۵۶/۵-۶۳ در مقابل ۶۶-۷۰ میکرومتر و ۳۹/۳۲-۳۷/۹ در مقابل ۴۴-۴۸ میکرومتر) و انتهای دم نسبتاً گرد در مقابل نوک‌تیز قابل تفکیک هستند. سیستم‌های *H. latipons* با داشتن underbridge قوی و ضخامت بسیار مشخص در وسط که در دو انتها دو شاخه است (شکل ۲) از دو گونه قبلی قابل تفکیک است (Tanha Maafi et al., 2007). گونه *H. hordecalis* نیز دارای سیستم‌های لیمویی شکل تا گرد با مخروط انتهایی کوتاه، با underbridge قوی و ضخامت مشخص در وسط و انتهای دو شاخه‌ای است.

بررسی برهم‌کنش گونه *H. filipjevi* با قارچ *B. sorokiniana* (عامل پوسیدگی ریشه گندم) و قارچ *F. culmorum* (عامل پوسیدگی طوقه گندم) در آزمایش‌های گلدانی روی رقم سرداری نشان داد که آلودگی هم‌زمان نماتد و *F. culmorum* موجب کاهش معنی‌دار ارتفاع گیاه، وزن ریشه، وزن اندام‌های هوایی و عملکرد دانه، در مقایسه با آلودگی هر یک از بیمارگرها به‌تنهایی، می‌شود. در مقابل مایه‌زنی هم‌زمان *H. filipjevi* و *B. sorokiniana* کاهش معنی‌داری در عملکرد دانه ایجاد نکرد. همچنین فاکتور تولیدمثل نماتد در تیمارهای آلودگی هم‌زمان یا متوالی با هر یک از دو قارچ، در مقایسه با آلودگی تنها با نماتد، به طور معنی‌داری کاهش یافت. این نتایج نشان می‌دهد که نوع برهم‌کنش نماتدهای سیستمی غلات با قارچ‌های خاک‌زاد به گونه قارچ و شرایط آلودگی بستگی دارد و همه قارچ‌های همراه، اثر یکسانی بر شدت بیماری ندارند. با وجود این، برای تعیین میزان برهم‌کنش این بیمارگرها در شرایط مزرعه، به‌ویژه در سامانه‌های کشت دیم و آبی، انجام مطالعات تکمیلی ضروری است (Hajihassani et al., 2013).

خصوصیات ریخت‌شناختی

ماده‌های بالغ لیمویی شکل با گردنی کوتاه هستند که در پایان زندگی به سیستم‌های با دیواره ضخیم و مقاوم به رنگ‌های زرد تا قهوه‌ای تیره تبدیل می‌شوند. این سیستم‌ها حاوی تخم و لاروهای سن دو بوده و سطح کوتیکول آن‌ها دارای طرح زیگزاگی یا توری شکل است. شیارهای عرضی در ماده‌های بالغ و سیستم‌ها وجود ندارد و در سطح سیستم‌های جوان لایه شبه کریستالی (subcrystalline layer) وجود دارد. شکاف تناسلی و مخرج معمولاً نزدیک به هم و تقریباً در انتهای مخروط انتهایی نسبتاً برجسته قرار گرفته‌اند. نرها کشیده و باریک، سر شیاردار با شبکه کوتیکولی رشدیافته، دارای چهار شیار طولی در سطوح جانبی، دم نیم‌کروی بسیار کوتاه، به‌ندرت بدون دم،



شکل ۲. مخروط انتهایی سیست‌های *Heterodera filipjevi* (A) و *H. latipons* (B)، نشان‌دهنده پنجره خروجی لارو، بوله‌ها، اندربریج و شکاف تناسلی.

Fig. 2. Vulval cone of cysts of *Heterodera filipjevi* (A) and *H. latipons* (B), showing fenestra, bullae, underbridge and vulval slit.

شناسایی مولکولی نماتدهای سیستی غلات

روش‌های شناسایی مولکولی نماتدهای انگل گیاهی، از جمله نماتدهای سیستی، بر پایه تکثیر نواحی اختصاصی ژن‌های ریبوزومی یا ژنوم میتوکندریایی با استفاده از PCR و پرایمرهای اختصاصی و سپس توالی‌یابی آن‌ها استوار است. این روش‌ها امکان شناسایی سریع و دقیق گونه‌هایی را که از نظر ریخت‌شناختی بسیار مشابه هستند فراهم می‌کنند. علاوه بر این، به دلیل تنوع توالی نواحی Internal Transcribed Spacer (ITS) ژن‌های ریبوزومی، هضم آنزیمی محصول PCR این نواحی با استفاده از آنزیم‌های محدودکننده (PCR-Restriction Fragment Length Polymorphism؛ PCR-RFLP) به عنوان روشی مطمئن برای شناسایی بسیاری از گروه‌های نماتدهای انگل گیاهی، از جمله نماتدهای سیستی به کار می‌رود. برای مثال،

گونه *H. latipons* از نظر مشخصات شکل ظاهری شبیه به گونه *hordecalis* و بسیار نزدیک به آن است. هر دو دارای دو پنجره خروجی لارو دایره‌ای هستند که هر یک از دایره‌ها با فاصله زیاد (پل تناسلی) از یکدیگر قرار گرفته‌اند (Tanha Maafi & Kheiri, 2018). ولی تفاوت‌هایی در مشخصات ناحیه مخروط انتهایی و همچنین مشخصات ریخت‌سنجی لارو سن دو وجود دارد که این دو گونه را از هم متمایز می‌کند. در گونه *H. hordecalis* عرض پل تناسلی مخروط انتهایی کم‌تر (۱۳ در مقابل ۲۴ میکرومتر) ولی طول شکاف تناسلی بیش‌تر (۱۸ در مقابل ۶ میکرومتر) است. لاروهای سن دو *H. hordecalis* از لاروهای سن دو *H. latipons* در داشتن دم بلندتر (۶۰-۴۹ در مقابل ۵۶-۴۵ میکرومتر) و همچنین ناحیه هیالین انتهایی بلندتر دم (۳۰-۳۸ در مقابل ۲۴-۳۵ میکرومتر) قابل تفکیک هستند (Tanha Maafi & Kheiri, 2018).

کامل این نماتدها امکان پذیر نیست. از این رو کاهش جمعیت اولیه نماتد تا سطوحی پایین تر از آستانه خسارت اقتصادی، همراه با بهبود رشد گیاه و افزایش عملکرد محصول، هدف اصلی برنامه های مدیریتی محسوب می شود. موفقیت مدیریت درازمدت این نماتدها به عواملی مانند گونه، پاتوتیپ و جمعیت اولیه نماتد و نیز شرایط زراعی مزرعه بستگی دارد. در این میان، به کارگیری راهبردهای تلفیقی شامل تناوب زراعی با گیاهان غیرمیزبان، استفاده از ارقام مقاوم و اجرای آیش از مؤثرترین روش های مدیریت پایدار نماتدهای سیستمی غلات به شمار می رود (Dababat et al., 2015).

پیشگیری از آلودگی

نماتدهای سیستمی غلات عمدتاً از طریق جابجایی خاک آلوده، ماشین آلات کشاورزی، مواد گیاهی، آب آبیاری، باد و فعالیت حیوانات انتشار می یابند. بنابراین اجرای مقررات قرنطینه ای در سطوح ملی و استانی و اصول بهداشت زراعی از مؤثرترین راه کارهای پیشگیری از گسترش این نماتدها به شمار می رود. با این حال، جلوگیری از گسترش موضعی آنها در مزارع به دلیل بقای طولانی مدت سیستم ها در خاک و دشواری حذف کامل منابع آلودگی، در عمل چندان امکان پذیر نیست. از سوی دیگر، از زمان ورود نماتد به مزرعه و استقرار کامل تا بروز علائم قابل مشاهده خسارت، معمولاً به چندین سال نیاز است. در نتیجه، نماتد می تواند پیش از شناسایی، به تدریج در مزرعه و حتی مزارع مجاور گسترش یابد (Smiley et al., 2017).

یکی از راه های انتشار نماتدهای سیستمی غلات، انتقال خاک آلوده همراه با غده های سیب زمینی است. در مزارعی که سیب زمینی پس از غلات کشت می شود، خاک چسبیده به غده ها یا باقیمانده در کف گونی ها و وسایل حمل و نقل می تواند سیستم های نماتد را به مزارع جدید منتقل کند. بنابراین، جلوگیری از جابجایی خاک همراه با غده های سیب زمینی، شست و شوی ادوات و ماشین آلات کشاورزی و استفاده از بذر عاری از خاک، از مهم ترین

گونه های *H. avenae*، *H. avenae*، تیپ B و *H. filipjevi* که در مزارع غلات کشور شیوع دارند، از نظر صفات ریخت شناختی بسیار نزدیک به هم می باشند و تفکیک آنها تنها بر اساس ویژگی های ریخت شناسی و ریخت سنجی به راحتی امکان پذیر نیست. در مقابل تفکیک *H. avenae* و *H. filipjevi* که بسیار به هم شبیه هستند با استفاده از الگوی هضم آنزیمی ITS و آنزیم های برشی *PstI*، *HinfI* و *RsaI* امکان پذیر است (Tanha Maafi & Kheiri, 2018).

پرایمرهای اختصاصی طراحی شده بر اساس نواحی ITS-rDNA، ژن میتوکندریایی سیتوکروم اکسیداز واحد I (Cytochrome c oxidase subunit I; COI) و نشانگرهای SCAR نیز امکان تشخیص دقیق و سریع نماتدهای سیستمی غلات را فراهم کرده اند (Peng et al., 2013; Toumi et al., 2013). به کارگیری این پرایمرها همراه با qPCR، علاوه بر شناسایی اختصاصی، امکان برآورد کمی تراکم نماتد در نمونه های گیاهی و خاک را نیز فراهم می کند (Yan et al., 2013). در ایران، گونه *H. filipjevi* در استان های آذربایجان شرقی و اردبیل با استفاده از روش های ریخت شناختی، پرایمرهای عمومی و اختصاصی و توالی یابی شناسایی شد. همچنین بررسی الگوی آنزیمی محصول PCR نشان داد که بین ۲۰ جمعیت جغرافیایی مختلف این گونه تفاوت ژنتیکی قابل توجهی وجود ندارد. این یافته بیانگر یکنواختی نسبی جمعیت های ژنتیکی و و پراکنش گسترده *H. filipjevi* در مناطق مورد مطالعه است (Zahedi Asl et al., 2018).

مدیریت نماتدهای سیستمی غلات

روش های مختلفی برای مدیریت نماتدهای سیستمی غلات به کار گرفته می شوند که مهم ترین آنها شامل پیشگیری از آلودگی، تناوب زراعی، آیش، استفاده از ارقام مقاوم، تنظیم تاریخ کشت، مهار زیستی و کاربرد نماتدکش های شیمیایی است. با توجه به پایداری طولانی مدت سیستم ها در خاک، حذف

راه‌های پیشگیری برای جلوگیری از انتشار این نماتدها محسوب می‌شود (Tanha Maafi & Kheiri, 2018).

رعایت آیش و تناوب زراعی

اجرای آیش همراه با دو تا سه نوبت شخم سطحی در ماه‌های گرم تابستان، به‌ویژه در تیر و مرداد، و حذف علف‌های هرز میزبان نقش مهمی در کاهش جمعیت نماتدهای سیستمی غلات دارد. شخم تابستانه موجب می‌شود بخش عمده‌ای از سیستم‌های موجود در عمق صفر تا ۱۵ سانتی‌متری خاک در معرض نور مستقیم خورشید، گرما و خشکیدگی قرار گیرند و در نتیجه، درصد قابل‌توجهی از تخم‌ها و لاروهای موجود درون آن‌ها از بین بروند.

با توجه به محدود بودن دامنه میزبانی نماتدهای سیستمی غلات به گندم، جو، یولاف و تعدادی از علف‌های هرز خانواده گندمیان، تناوب زراعی یکی از مؤثرترین روش‌های مدیریت این نماتدها محسوب می‌شود. کارایی این روش به عواملی مانند گونه نماتد، تراکم اولیه جمعیت، وضعیت میزبانی گیاهان مورد استفاده در تناوب و فاصله زمانی بین آخرین کشت گیاه میزبان حساس و کشت مجدد آن بستگی دارد (Tanha Maafi & Kheiri, 2018).

نتایج آزمایش‌های بلندمدت روی غلات نشان داده است که کشت گیاهان غیرمیزبان یا ارقام مقاوم می‌تواند جمعیت نماتدهای سیستمی غلات را تا حدود ۵۰ درصد و در خاک‌های سبک حتی تا ۸۰ درصد کاهش داده و آن‌را به زیر آستانه خسارت اقتصادی برساند (Nicol & Rivoal, 2008). همچنین پایش تناوب‌های ۳۰ ساله گندم دیم در ترکیه نشان داد که تناوب با گیاهانی مانند ماشک، عدس، آفتابگردان و گلرنگ موجب کاهش جمعیت نماتدهای سیستمی غلات می‌شود، درحالی‌که تداوم کشت غلات باعث افزایش جمعیت آن‌ها خواهد شد (Elekcioglu et al., 2004). در بسیاری از کشورهای اروپایی، تناوب چهار ساله یکی از راه‌کارهای رایج مدیریت این نماتدها است، اما اجرای چنین تناوب‌های طولانی به دلیل محدودیت‌های اقتصادی، در بسیاری

از کشورهای نیمه‌گرمسیری و گرمسیری امکان‌پذیر نیست (Nicol & Rivoal, 2008).

در ایران نیز نتایج یک تحقیق چهار ساله در استان خوزستان نشان داد که الگوی تناوب گندم-کنجد همراه با استفاده از روش‌های کم‌خاک‌ورزی مانند روتیواتور، در مقایسه خاک‌ورزی مرسوم موجب کاهش جمعیت گونه *H. avenae* تیپ B و افزایش عملکرد در کشت بعدی گندم شده است (Ahmadi et al., 2019). علاوه بر انتخاب گیاهان غیرمیزبان، حذف علف‌های هرز میزبان مانند چچم، فالاریس، یولاف و جودره نیز از ارکان اساسی موفقیت تناوب زراعی است؛ زیرا در صورت حضور این علف‌های هرز، نماتد می‌تواند چرخه زندگی خود را روی ریشه آن‌ها حفظ کند و اثربخشی تناوب به‌طور قابل توجهی کاهش می‌یابد.

تنظیم تاریخ کاشت

تنظیم مناسب تاریخ کاشت یکی از روش‌های زراعی مؤثر در کاهش خسارت نماتدهای سیستمی غلات است. در مناطقی که شرایط اقلیمی اجازه می‌دهد، کاشت زود هنگام گندم، به‌ویژه در کنار مدیریت مناسب تغذیه گیاه از طریق مصرف متعادل کودهای آلی و شیمیایی، موجب افزایش رشد اولیه، توسعه بهتر ریشه و در نتیجه افزایش تحمل گیاه نسبت به آلودگی نماتد و کاهش خسارت ناشی از آن می‌شود (Ahmadi, 2018). کشت زود هنگام سبب می‌شود که پیش از آغاز فعالیت و نفوذ لاروهای سن دو نماتدهای سیستمی غلات، سیستم ریشه گیاه به‌خوبی استقرار یافته و از رشد کافی برخوردار باشد. در نتیجه، گیاه توانایی بیش‌تری برای تحمل خسارت ناشی از آلودگی داشته و کاهش رشد و عملکرد آن محدودتر خواهد بود (Tanha Maafi & Kheiri, 2018).

مهار زیستی

نماتدهای سیستمی به دلیل تشکیل سیستم‌های حاوی تخم، اهداف مناسبی برای عوامل زیستی آنتاگونیست به‌ویژه قارچ‌ها و باکتری‌ها محسوب می‌شوند. تخم‌های موجود در بدن نماتد ماده، سیستم و همچنین ماده ژلاتینی در معرض حمله طیف وسیعی از قارچ‌ها و باکتری‌های موجود در فراریشه قرار دارند که می‌توانند با پارازیته کردن تخم‌ها یا کاهش زنده‌مانی آن‌ها، در کاهش جمعیت نماتد نقش داشته باشند (Tanha Maafi & Kheiri, 2018).

مطالعات انجام‌شده در اروپا نشان داده است که در برخی مزارع غلات با سابقه تک‌کشتی، جمعیت *H. avenae* به‌طور طبیعی توسط قارچ‌های *Nematophthora gynophila* و *Pochonia chlamydosporia* در سطحی پایین‌تر از آستانه خسارت اقتصادی حفظ شده است (Kerry, 1981).

در ترکیه نیز ۱۰۰ گونه قارچی و ۶۳ جدایه باکتریایی از گونه *H. filipjevi* جداسازی شده است. در بین قارچ‌ها، بیش‌ترین فراوانی به *Paecilomyces* spp.، *Pochonia chlamydosporia* spp. و *Fusarium* spp. و *Acremonium* spp. تعلق داشت. ارزیابی کارایی زیست‌مهار این جدایه‌ها نشان داد که گونه‌های *Fusarium* *Acremonium persicinum*، *Paecilomyces* *Gliomastix murorum* *acuminatum* و *fumosoroseus* و *P. chlamydosporia* قادرند بیش از ۵۰ درصد از جمعیت این نماتد را کاهش دهند. علاوه‌براین از تخم‌های پارازیته شده، قارچ‌های آسکومیستی متعلق به جنس‌های *Ilyonectria* *Arthrobotrys*، *Pochonia*، *Pleospora*، *Periconia*، *Lecanicillium*، *Embellisia* و *Ophiosphaerella* نیز جداسازی شد. در میان باکتری‌ها نیز جدایه‌هایی از باکتری *Bacillus* spp. عمدتاً متعلق به *B. cereus* group و یک گونه از جنس *Enterobacter* موجب کاهش حدود ۳۰ درصدی جمعیت *H. filipjevi* شدند (Ashrafi et al., 2015).

در ایران نیز بررسی سیستم‌ها و تخم‌های *H. filipjevi* در استان خوزستان به جداسازی ۶۴ جدایه قارچی منجر شد. در میان آن‌ها جنس *Fusarium* با فراوانی ۵۲ درصد غالب بود، درحالی‌که جنس‌های *Spadicoides*، *Macrophomina* و *Lecanicillium* هر یک حدود ۳ درصد از جدایه‌ها را تشکیل می‌دادند. ارزیابی کارایی زیست‌مهار ۱۰ جدایه متعلق به گونه‌های مختلف *Fusarium* شامل *F. oxysporum*، *F. beomiforme*، *F. dimerum* و *F. chlamydosporum*، *F. nygamai*، *F. equiseti*، *F. solani* نشان داد که این قارچ‌ها در شرایط آزمایشگاهی و در محیط آب آگار حاوی آنتی‌بیوتیک، قادر بودند ۱۲ تا ۹۰ درصد از تخم‌ها و ۳ تا ۵۴ درصد از لاروهای درون تخم *H. filipjevi* را پارازیته کنند. بیش‌ترین و کم‌ترین میزان پارازیتسم به‌ترتیب مربوط به یکی از جدایه‌های *F. solani* (۸۹ درصد) و *F. nygamai* (۱۳ درصد) بود (Salehi kahrizsangi et al., 2019).

گیاهان مقاوم

استفاده از گیاهان مقاوم و یا متحمل، یکی از مؤثرترین و اقتصادی‌ترین راه‌کارهای مدیریت نماتدهای سیستمی غلات است (Trudgill, 1991). مقاومت به توانایی گیاه در جلوگیری یا کاهش تولیدمثل نماتد اطلاق می‌شود، درحالی‌که تحمل، توانایی گیاه میزبان در حفظ رشد و عملکرد محصول در حضور نماتد است (Cook & Evans, 1987). در عمل، ارقام مقاوم و متحمل، به‌ویژه در تلفیق با سایر روش‌های مدیریتی، می‌توانند با کاهش جمعیت نماتد به زیر آستانه خسارت اقتصادی، نقش مهمی در مدیریت پایدار نماتدهای سیستمی غلات ایفا کنند.

نتایج ارزیابی‌ها نشان می‌دهد که در میان ژنوتیپ‌های غلات، درجات مختلفی از مقاومت نسبت به نماتدهای سیستمی غلات، از نسبتاً مقاوم تا مقاوم وجود دارد. بااین‌حال، ارقامی که در برابر جمعیت‌های یک منطقه مقاوم هستند، ممکن است نسبت به جمعیت‌های مناطق دیگر حساس باشند. این

موضوع بیانگر وجود تنوع بیماری‌زایی در جمعیت‌های نماتدهای سیستی غلات است و مطالعات متعددی تفاوت واکنش ارقام را در برابر جمعیت‌های مختلف این نماتدها در مناطق گوناگون گزارش کرده‌اند (Bonfil et al., 2004; Cook & York, 1988).

در ایران نیز واکنش ارقام متداول گندم و ژرم‌پلاس‌های منشأگرفته از افغانستان، ایران، پاکستان، سوریه، عراق و مراکش نسبت به *H. filipjevi* عمدتاً در شرایط گلخانه و در موارد محدودی در مزرعه، ارزیابی شده است. نتایج این بررسی‌ها ژنوتیپ‌ها را در گروه‌های مقاوم، نسبتاً مقاوم، حساس و بسیار حساس قرار داده است (Karimipour Fard et al., 2019; Majd Taheri et al., 2019; Panjeke et al., 2020; Yavuzaslanoglu et al., 2016). همچنین، غربالگری ۱۸۸ ژنوتیپ گندم دریافت‌شده از مرکز بین‌المللی تحقیقات کشاورزی در مناطق خشک (ICARDA) با استفاده از تراشه SNP 152K، اختلاف معنی‌داری در مقاومت آن‌ها نسبت به *H. filipjevi* نشان داد (Majd Taheri et al., 2019).

در استرالیا نیز طی بیش از ۳۰ سال، غربالگری گسترده لاین‌های گندم، جو، یولاف و تریتیکاله، از آزمایش‌های لوله‌ای تا گلدانی و مزرعه‌ای، به معرفی تعداد زیادی رقم مقاوم و نسبتاً مقاوم در برابر جمعیت‌های استرالیایی *H. avenae* منجر شده است (Lewis et al., 2009).

در سال‌های اخیر، نشانگرهای مولکولی متعددی برای شناسایی ژن‌های مقاومت به *H. avenae* در گندم و جو توسعه یافته‌اند. برخی از این نشانگرها در برنامه‌ها اصلاحی مبتنی بر انتخاب به کمک نشانگر (Marker-assisted selection, MAS) و هرم‌سازی ژن‌های مقاومت (Gene pyramiding) به کار گرفته شده‌اند.

به دلیل زمان‌بر و پرهزینه بودن اصلاح کلاسیک، استفاده از نشانگرهای مولکولی در برنامه‌های اصلاحی مورد توجه قرار گرفته است. در استرالیا، توسعه و اعتبارسنجی نشانگرهای مولکولی غالب و تلفیق غربالگری گلخانه‌ای

با اصلاح به کمک نشانگر (Marker-assisted breeding) با موفقیت در کاهش آلودگی و خسارت نماتدهای سیستی غلات به کار گرفته شده و موجب صرفه‌جویی قابل توجهی در هزینه و زمان شده است (Ogbonnaya et al., 2001). به کارگیری این رویکرد در برنامه‌های غربالگری و اصلاح ارقام و لاین‌های گندم در ایران نیز ضروری به نظر می‌رسد.

منابع متعددی از مقاومت به نماتدهای سیستی غلات در جهان شناسایی شده‌اند، اما کارایی آن‌ها به برهم‌کنش میان ژنوتیپ میزبان و پاتوتیپ نماتد در هر منطقه بستگی دارد (Dababat et al., 2014). بنابراین، در برنامه‌های اصلاحی گندم کشور، ارزیابی مقاومت ژنوتیپ‌ها در برابر جمعیت‌های مختلف *H. filipjevi* ضروری است. به‌علاوه تلاقی لاین‌های مقاوم یا نسبتاً مقاوم با ارقام پرمحصول و سازگار محلی، راهبردی مؤثر برای توسعه ارقام دارای مقاومت پایدار به نماتدهای سیستی غلات به شمار می‌رود (Dababat et al., 2014). در کنار اصلاح کلاسیک، بهره‌گیری از روش‌های نوین مانند مکان‌یابی ژن‌های کنترل‌کننده صفات کمی (QTL)، خاموشی ژن، استفاده از ژن‌های افکتور نماتد، ممانعت‌کننده‌های پروتئیناز و فناوری ویرایش ژنوم، افق‌های جدیدی را برای بهبود مقاومت ژنتیکی در برابر نماتدهای سیستی غلات فراهم کرده است (Ali et al., 2019).

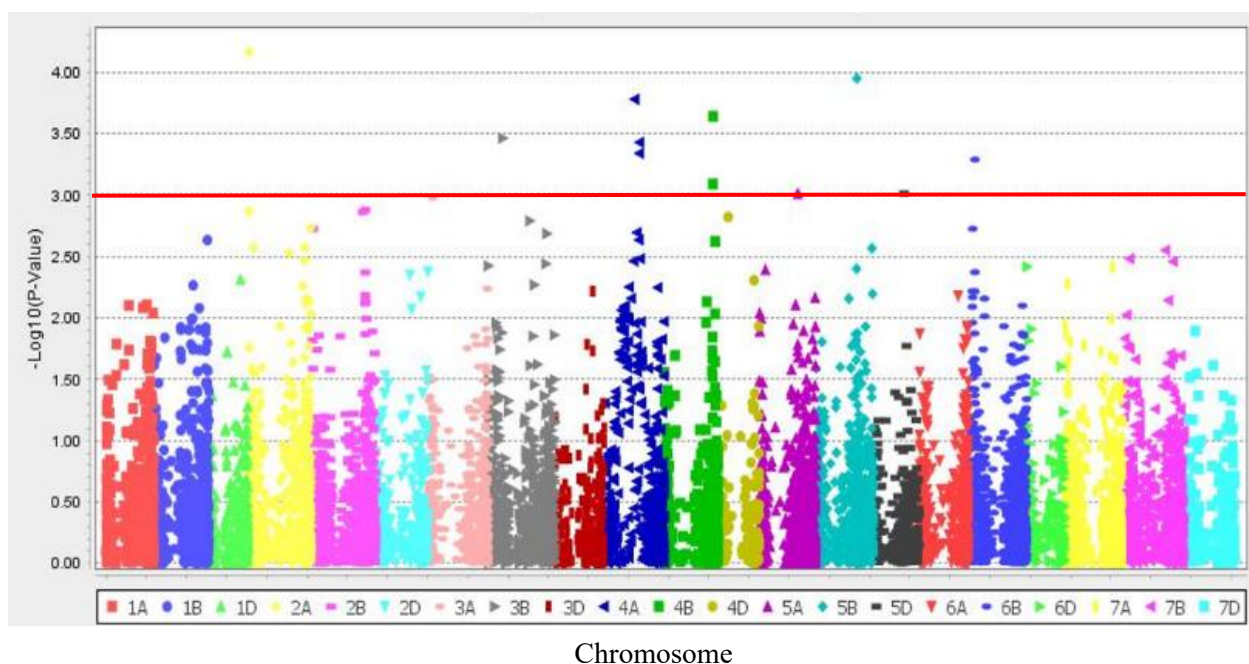
تمام مقاومت‌های گزارش‌شده نسبت به نماتدهای سیستی غلات در ارقام تجاری بر پایه انتقال ژن‌های غالب منفرد (single dominant genes) بوده است (Smiley & Nicol, 2009). تاکنون شش ژن مقاومت (*Cre2* تا *Cre7*) علیه *H. avenae* در گندم و ژن *Rkn2* با مقاومت هم‌زمان به *H. avenae* و *Meloidogyne naasi* از گونه‌های جنس *Aegilops* شناسایی شده‌اند (Jahier et al., 1998). ژن‌های *Cre1* و *Cre8* از گندم نان و ژن *CreR* از *Secale cereale* منشأ گرفته‌اند، درحالی‌که منابع مقاومت دیگری مانند *CreX* و *CreY* نیز معرفی شده‌اند، اما کنترل ژنتیکی و ویژگی‌های مولکولی آن‌ها هنوز به‌طور کامل مشخص نیست (Dababat et al., 2015; Smiley).

ضمن تأکید بر اهمیت ژن *Cre1* در منابع ژنتیکی گندم، ظرفیت گونه‌های خوشاوند وحشی، به‌ویژه *A. tauschii* را به عنوان منابع ارزشمند ژن‌های مقاومت در برنامه‌های اصلاحی و مدیریت نماتدهای سیستمی غلات نشان دادند (Fallahi et al., 2018).

در سال‌های اخیر، نشانگرهای مبتنی بر پلی‌مورفیسم تک‌نوکلئوتیدی (Single Nucleotide Polymorphism; SNP) به‌طور گسترده برای بررسی تنوع ژنتیکی، نقشه‌یابی جایگاه‌های ژنی و شناسایی ژن‌های مقاومت به نماتدهای سیستمی غلات مورد استفاده قرار گرفته‌اند (Majd Taheri et al., 2016; Pariyar et al., 2024). در بررسی ۱۶۱ ژنوتیپ گندم با استفاده از نشانگرهای SNP، ۱۱ نشانگر مرتبط با مقاومت به *H. filipjevi* روی کروموزوم‌های 1AL، 2AS، 2BL، 3AL، 3BL، 4AS، 4AL، 5BL و 7BL شناسایی شدند (Pariyar et al., 2016). همچنین، در مطالعه‌ای دیگر، ارزیابی ۱۸۸ ژنوتیپ گندم نان دریافت‌شده از ICARDA با استفاده از نشانگرهای SNP، به شناسایی ۱۱ نشانگر متعلق به هشت جایگاه ژنی مرتبط با مقاومت به *H. filipjevi* روی کروموزوم‌های 2A، 3B، 4A، 4B، 5A، 5B، 5D و 6B منجر شد (شکل ۳؛ (Majd Taheri et al., 2024)). این یافته‌ها نشان می‌دهند که مقاومت به *H. filipjevi* صفتی چندژنی است و نشانگرهای SNP ابزارهای ارزشمندی برای شناسایی جایگاه‌های ژنی مرتبط با مقاومت و تسریع برنامه‌های اصلاحی مبتنی بر انتخاب به کمک نشانگر محسوب می‌شوند.

(Nicol, 2009 &). بررسی‌ها نشان داده است که کارایی ژن‌های مقاومت به گونه و حتی جمعیت نماتد بستگی دارد؛ به‌طوری‌که *Cre1* در برابر *H. filipjevi* در ترکیه مؤثر است، درحالی‌که *Cre3* اگرچه در برابر جمعیت‌های استرالیایی *H. avenae* کارایی دارد، در برابر جمعیت‌های اروپایی همین گونه و نیز *H. filipjevi* در ترکیه مؤثر نیست (De Majnik et al., 2003; Nicol, 2009; Smiley & Nicol, 2009; Safari et al., 2005; et al., 2003; Vanstone et al., 2008).

در مطالعه‌ای که به منظور شناسایی ژن‌های مقاومت به نماتدهای سیستمی غلات انجام شد، ژن‌های *Cre1*، *Cre3* و *Cre7* به عنوان ژن‌های مؤثر در ایجاد مقاومت به هر دو گونه *H. avenae* و *H. latipons* شناسایی شدند. درحالی‌که ژن‌های *Cre8* و *CreR* فقط با مقاومت در برابر گونه *H. filipjevi* مرتبط بودند (Imren et al., 2012). باین‌حال، بررسی‌های بعدی نشان داد که هیچ‌یک از ژن‌های شناخته‌شده *Cre* در ارقام گندم زمستانه و بهاره قادر به ایجاد مقاومت کامل در برابر جمعیت‌های ترکیه‌ای *H. filipjevi* نبودند (Dababat et al., 2014). ارزیابی ژنتیکی ۳۵ ژنوتیپ شامل ارقام گندم، جو، چاودار و گونه‌های وحشی *Aegilops tauschii* و *A. cylindrica* با استفاده از نشانگرهای مولکولی اختصاصی نشان داد که تمامی ارقام گندم دارای ژن *Cre1* بودند، درحالی‌که این ژن در ارقام جو و چاودار شناسایی نشد. همچنین ژن‌های *Cre3* و *Cre8* در هیچ‌یک از ارقام مورد بررسی یافت نشدند. در مقابل، گونه *A. tauschii* حامل هر سه ژن *Cre1*، *Cre3* و *Cre8* بود، در حالی‌که در *A. cylindrica* تنها ژن *Cre3* شناسایی شد. این یافته‌ها



شکل ۳. پلات منهتن، نشان‌دهنده نواحی ژنومی مرتبط با مقاومت به *Heterodera filipjevi* در ژنوتیپ‌های گندم، بر اساس مدل خطی عمومی (GLM). محور افقی (X) موقعیت نشانگرهای SNP را روی کروموزوم‌های گندم و محور عمودی (Y) مقادیر $-\log_{10}(p\text{-value})$ به ارتباط نشانگر-صفت نشان می‌دهد. خط قرمز، آستانه معنی‌داری در سطح کل ژنوم را نشان می‌دهد.

Fig. 3. Manhattan plot showing genomic regions associated with *Heterodera filipjevi* resistance in wheat genotypes based on the general linear model (GLM). The X-axis represents the position of SNP markers across the wheat chromosomes, and Y-axis shows $-\log_{10}(P\text{-values})$ of marker-trait associations. The red horizontal line indicates the genome-wide significance threshold.

قرار گرفته‌اند (Simonetti, Veronico, Melillo, Bleve-Zacheo, et al., 2009).

همچنین، غلظت‌های بالای نانوسالیسیلیک اسید اثرات بازدارنده‌ای بر سطح بیان ژن‌های پراکسیداز (*Pox113* و *Pox114*) و فنیل آلانین آمونیلیاز (PAL) در رقم حساس گندم به *H. filipjevi* داشت. نتایج این مطالعه نشان داد که سالیسیلیک اسید می‌تواند به عنوان یک مولکول سیگنال‌دهنده در هنگام آلودگی گیاه به نماتد عمل کرده و احتمالاً در پاسخ‌های دفاعی گیاه نقش داشته باشد (Ghazalbash et al., 2018). در مطالعه‌ای دیگر، گندم دوروم تراریخت با انتقال ژن ممانعت‌کننده آنزیم پروتیناز (*Pin2*) از سیب‌زمینی تولید شد که مقاومت قابل‌توجهی نسبت به *H. avenae* نشان داد. این گیاهان علاوه بر افزایش عملکرد و بهبود برخی شاخص‌های رشد، کاهش معنی‌داری در تعداد سیست‌ها و تعداد تخم در هر سیست در گیاهان

مطالعات مولکولی و بیوشیمیایی نشان دادند که مقاومت گندم به *H. avenae* با القای بیان سه ژن پراکسیداز شامل *TaPrx111*، *TaPrx112* و *TaPrx113* همراه است. علاوه بر این، بررسی‌های مبتنی بر هیبریداسیون درجا (in situ hybridization) ژن‌های مذکور نشان داد که شدت سیگنال هیبریداسیون ژن‌های گروه *TaPrx* در سلول‌های مجاور استوانه آوندی و سلول‌های پارانشسیم آوندی گندم‌های مقاوم، در مقایسه با گندم‌های حساس آلوده به نماتد، بیشتر است که بیانگر نقش احتمالی این ژن‌ها در پاسخ‌های دفاعی گیاه است (Simonetti, Veronico, Melillo, Delibes, et al., 2009). افزون بر این، مطالعات مکان‌یابی ژنی روی رقم گندم Chinese Spring نشان داد که ژن‌های گروه *TaPrx* روی بازوی کوتاه کروموزوم 2B

آلوده نشان دادند (Khurana et al., 2009). این یافته‌ها نشان می‌دهند که مقاومت گندم به نماتدهای سیستمی غلات حاصل برهم‌کنش مجموعه‌ای از سازوکارهای ژنتیکی، مولکولی و بیوشیمیایی است و بهره‌گیری از این دانش می‌تواند توسعه ارقام مقاوم از طریق اصلاح کلاسیک، انتخاب به کمک نشانگر و فناوری‌های نوین زیستی را تسهیل کند.

به منظور توسعه راه‌کارهای جدید مهار نماتدهای سیستمی غلات، درک بهتر سازوکارهای مولکولی دخیل در برهم‌کنش میان این نماتدها و گیاه میزبان از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است (Simonetti et al., 2010). با این حال، مطالعه برهم‌کنش‌های مولکولی پیچیده مستلزم وجود یک مدل پاتوسیستم مناسب است. با توجه به این‌که تاکنون هیچ سامانه مناسبی برای خاموشی ژن مبتنی بر RNAi در نماتد سیستمی غلات گزارش نشده است، مطالعه عملکرد ژن‌های این نماتدها عمدتاً بر القاء خاموشی ژن در میزبان (Host-induced gene silencing; HIGS) متکی است (Sindhu et al., 2009). با وجود این، کارایی پایین انتقال ژن در گندم و اندازه بزرگ و پیچیدگی ژنوم آن، استفاده از سامانه HIGS را برای مطالعه عملکرد ژن‌های نماتدهای سیستمی غلات با محدودیت‌هایی مواجه کرده است (Delporte et al., 2012).

گیاه *Brachypodium distachyon* به طور گسترده به عنوان یک گیاه مدل در مطالعات مربوط به غلات و بررسی برهم‌کنش با بیمارگرهای مختلف، از جمله عامل بیماری بلاست برنج (*Magnaporthe oryzae*)، عامل بیماری بلایت خوشه گندم (*Fusarium graminearum*) و عامل بیماری پوسیدگی ریشه گندم (*Rhizoctonia solani*)، مورد استفاده قرار گرفته است. در مطالعه‌ای، از ژنوتیپ Bd21-3 این گیاه به عنوان مدل برای بررسی سازوکارهای مولکولی برهم‌کنش گندم و *H. avenae* استفاده شد، ولی علی‌رغم نفوذ برخی لاروهای سن دو به ریشه این گیاه، پس از ۹۰ روز هیچ سیستمی تشکیل نشد و نماتد قادر به تکمیل چرخه زندگی خود نبود؛ بنابراین، مشخص شد که Bd21-3 میزبان مناسبی برای *H. avenae* نیست.

بررسی‌های تکمیلی نشان داد که سه روز پس از مایه‌زنی نماتد، انواع اکسیژن فعال (Reactive Oxygen Species, ROS) در ریشه‌های Bd21-3 به‌طور قابل توجهی افزایش یافت. همچنین، بیان هفت ژن از ۲۱ ژن پراکسیداز (POX) و دو ژن از نه ژن NADPH oxidase پس از مایه‌زنی با نماتد افزایش یافت که بیانگر نقش احتمالی ژن‌های POX در تولید ROS و القای پاسخ‌های دفاعی گیاه در برابر *H. avenae* است (Kong et al., 2015). همچنین، بروز واکنش ناسازگار در ارقام نسبتاً مقاوم نسبت به *H. filipjevi* نیز گزارش شده است، به‌طوری‌که در این ارقام، نمو و تکامل لاروها با تأخیر همراه بوده و سیستمی تشکیل نشد، درحالی‌که در رقم حساس، نماتدهای بالغ حدود سه هفته پس از آلودگی در سطح ریشه مشاهده شدند (Sağlam et al., 2009). در مجموع، این یافته‌ها نشان می‌دهد که مقاومت به نماتدهای سیستمی غلات حاصل برهم‌کنش مجموعه‌ای از سازوکارهای ژنتیکی، مولکولی، بیوشیمیایی و فیزیولوژیک است و شناخت این فرایندها می‌تواند زمینه را برای توسعه راهبردهای مؤثرتر اصلاحی و مدیریتی در کنترل این نماتدها فراهم سازد.

نتیجه‌گیری و چشم‌انداز

نماتدهای سیستمی غلات یکی از مهم‌ترین عوامل محدودکننده تولید گندم و جو در جهان و ایران هستند و در میان آن‌ها، *H. filipjevi* به عنوان گونه غالب از اهمیت ویژه‌ای در مزارع گندم کشور برخوردار است. به دلیل نبود علائم اختصاصی روی اندام‌های هوایی و کم‌توجهی به بیماری‌های خاک‌زاد، این نماتدها هنوز کمتر از میزان واقعی مورد توجه قرار گرفته‌اند، درحالی‌که شواهد پژوهشی نشان می‌دهد به‌ویژه در شرایط دیم و تنش خشکی، می‌توانند موجب کاهش قابل توجه عملکرد گندم شوند. پایش منظم جمعیت اولیه نماتد، برآورد خسارت با استفاده از مدل‌های پیش‌بینی و بهره‌گیری از سامانه اطلاعات جغرافیایی (GIS)، روش‌های درون‌یابی و ژئواستاتستیکی، نقش مهمی در شناسایی کانون‌های آلودگی و تدوین راهبردهای مدیریتی هدفمند

تعارض منافع

در انجام مطالعه حاضر، هیچ‌گونه تضاد منافی وجود ندارد.

موازين اخلاقی

در انجام این پژوهش تمامی موازين و اصول اخلاقی رعایت گردیده است.

تشکر و قدردانی

نویسندگان از جناب آقای دکتر کارگر بیده، استاد محترم بیماری شناسی گیاهی، بخش گیاه‌پزشکی دانشگاه شیراز بابت ویرایش بسیار دقیق پیش‌نویس مقاله و ارائه نظرات ارزشمند در جهت افزایش کیفیت و غنای مقاله نهایت سپاسگزاری را دارند.

دارد. همچنین، سازگاری *H. filipjevi* با شرایط خشکی و دمای بالا و تأثیر عواملی مانند سابقه و سیستم کشت، رقم، و ویژگی‌های خاک بر تراکم جمعیت آن، ضرورت انجام مطالعات منطقه‌ای را بیش از پیش آشکار می‌سازد. شناسایی منابع مقاومت در ژنوتیپ‌های گندم با استفاده از غربالگری کلاسیک، نشانگرهای مولکولی و مطالعات ارتباط گسترده ژنومی (GWAS)، بستر مناسبی برای توسعه ارقام مقاوم فراهم کرده است. تلفیق این رویکردها با فناوری‌های نوین، ازجمله مکان‌یابی QTL، خاموشی ژن و ویرایش ژنوم، می‌تواند روند تولید ارقام پرمحصول و مقاوم را تسریع کند. علاوه بر این، توجه به برهم‌کنش نماتدهای سیستمی غلات با سایر بیمارگرهای خاکزاد و ادغام این دانش در برنامه‌های مدیریت تلفیقی، برای کاهش خسارت و دستیابی به تولید پایدار غلات ضروری است. این مقاله مروری، ضمن تبیین وضعیت کنونی دانش، می‌تواند مبنایی برای پژوهش‌های آینده و طراحی راهبردهای مدیریتی مؤثر در مهار نماتدهای سیستمی غلات در ایران باشد.

References

- Abd-Elgawad, M. M. M., & Askary, T.H. (2015). Impact of phytonematodes on agriculture economy In: T. H. Askari and P. R. P. Martinelli (Eds). *Biocontrol Agents of Phytonematodes*. CABI, Wallingford UK Pp.3-49. [Link]
- Ahmadi, A. (2018). Final report: Effects of common crop rotations and conservation tillage on the population density of cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*) and wheat yield. *Iranian Research Institute of Plant Protection*, 31 pp.
- Amadi, A., & Tanha Maffi, Z. (2016). Survey on the life cycle of *Heterodera avenae* type B on spring wheat under field conditions in Khuzestan Province. *Iranian Journal of Plant Pathology*, 52(4), 465-475. (In Persian with English abstract). [Link]
- Ahmadi, A. R., & Tanha Maafi, Z. (2008). Occurrence of cereal cyst nematode, *Heterodera avenae*, in cereal fields of Khuzestan province, Proceedings of the 18th Iranian plant protection congress, Volume II plant diseases, University of Bu-Ali Sina, Hamedan, Iran P. 568.
- Ahmadi, A. R., & Tanha Maafi, Z. (2009). Occurrence and distribution of cereal cyst nematodes (*Heterodera avenae* and *H. filipjevi*) in Khuzestan province, Iran. (In: Riley, I.T. Nicol, J.M., & Dababat, A.A. (eds). *Cereal cyst nematodes: Status, research and outlook* Pp. 79-81. [Link]
- Ahmadi, A. R., & Tanha Maafi, Z. (2014). Incidence of cereal cyst nematodes (*Heterodera avenae* type B and *H. filipjevi*) in southwestern of Iran. *Journal of Crop Protection*, 3(1), 75-88. [Link]
- Ahmadi, A. R., Tanha Maafi, Z., & Abeyat, T. (2013). Reaction of some wheat, barley and triticale cultivars to cereal cyst nematode, *Heterodera filipjevi*, under field conditions in Khuzestan province. *Plant Protection Journal (Islamic Azad University, Shiraz Branch)*, 2, 123-132. (In Persian with English summary). [Link]
- Ahmadi, A. R., Tanha Maafi, Z., Habibi Asl, J., & Dababat, A. A. (2019). Use of low tillage and crop rotation methods for managing *Heterodera avenae* in Southwestern of Iran. 7th International Cereal Nematodes Symposium National Academy of Agricultural Sciences, NAS Complex, New Delhi, India, 3-6 November 2019. P 49.
- Al-Yahya, F. A., Alderfasi, A. A., Al-Hazmi, A. S., Ibrahim, A. A. M., & AbdulRazig, A. T. (1998). Effects of cereal cyst nematode on growth and physiological aspects wheat under field conditions. *Pakistan Journal of Nematology*, 16, 55-62. [Link]
- Ali, M. A., Shahzadi, M., Zahoor, A., Dababat, A. A., Toktay, H., Bakhsh, A., Nawaz, M. A., & Li, H. (2019). Resistance to cereal cyst nematodes in wheat and barley: an emphasis on classical and modern approaches. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(2), 432. [Link]
- Andersen, S., & Andersen, K. (1982). Suggestions for determination and terminology of pathotypes and genes for resistance in cyst-forming nematodes, especially *Heterodera avenae*. *EPPO Bulletin*, 12, 379-386. [Link]

- Andersson, S. (1975). *Heterodera hordecalis* n. sp. (Nematoda: Heteroderidae), a cyst nematode of cereals and grasses in southern Sweden. *Nematologica*, 20, 445-454. [Link]
- Anonymous. (2023). Agricultural Statistics Yearbook (Vol. 1: Agricultural Crops 1401–1402). Statistical Office, Information Technology & Communications, Economic Planning Deputy, Ministry of Agriculture-Jahad, Iran, 95 pp. [Link]
- Ashrafi, S., Dababat, A.A., & Maier, W. (2015). Towards harbouring the diversity of micro-organisms associated with eggs and cysts of cereal cyst nematodes for biological control. Pp. 285-288. In: Dababat, A.A., Muminjanov, H., & Smiley, R.W. (eds.). *Nematodes of Small Grain Cereals: Current status and research*. FAO: Ankara, Turkey. [Link]
- Baldwin, J. G., & Mundo-Ocampo, M. (1991). Heteroderinae, cyst and non-cyst forming Nematodes. In *Manual of agricultural nematology* (pp. 275-362). [Link]
- Barooti, S., & Loof, P.A.A. (1990). The cereal cyst nematode *Heterodera avenae* occurring on wheat in Marvast area of Iran. Abstracts of the Second International Nematology Congress. University Wageningen. The Netherlands 25, 376. [Link]
- Blok, V. C., Tylka, G. L., Smiley, R. W., de Jong, W. S., & Daub, M. (2018). Resistance Breeding. In Perry R. N., Moens M., & Jones J. T. (Eds.), *Cyst Nematodes*, CABI, Wallingford, UK, pp. 179. [Link]
- Bonfil, D. J., Dolgin, B., Mufradi, I., & Asido, S. (2004). Bioassay to forecast cereal cyst nematode damage to wheat in field. *Precision Agriculture*, 5, 329-344. [Link]
- Burgess, L. W., Backhouse, D., Summerell, B. A., & Swan, L. J. (2001). Crown rot of wheat. Pp. 271-294. In: B.A. Summerell, J.F. Leslie, D. Backhouse, W.L. Bryden, L.W. Burgess (eds.). *Fusarium*. American Phytopathological Society Press, St. Paul, MN. [Link]
- Cook, R., & Evans, K. (1987). Resistance and tolerance. Pp. 179-231. In: R.H. Brown, and B.R. Kerry (eds.). *Principles and practice of nematode control in crops*. Academic Press, Sydney, Australia. [Link]
- Cook, R., & Rivoal, R. (1998). Genetics of resistance and parasitism. Pp. 322-352. In: S. B. Sharma (Ed.), *The Cyst Nematodes*, Chapman and Hall, London, UK. [Link]
- Cook, R., & York, P. A. (1988). Reaction of some European and Australian oat cultivars to cereal cyst nematode. *Tests Agrochem.*, & *Cultivars 9. Annals of Applied Biology*, 112 (supplement), 84-85. [Link]
- Cui, J. K., Huang, W. K., Peng, H., Liu, S. M., Wang, G. F., Kong, L. A., & Peng, D. L. (2015). A new pathotype characterization of Daxing and Huangyuan populations of cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*) in China. *Journal of Integrative Agriculture*, 14, 724-731. [Link]
- Dababat, A. A., Erginbas-Orakçi, G., Toktay, H., Imren, M., Akin, B., Braun, H. J., Dreisigacker, S., Elekcioglu, I. H., & Morgounov, A. (2014). Resistance of Winter Wheat to *Heterodera filipjevi* in Turkey. *Turkish Journal Of Agriculture And Forestry*, 38, 180-186. [Link]
- Dababat, A. A., Imren, M., Erginbas-Orakci, G., Ashrafi, S., Yavuzaslanoglu, E., Toktay, H., Pariyar, S. R., Elekcioglu, H. I., Morgounov, A., & Tesfamariam Mekete, T. (2015). The importance and management strategies of cereal cyst nematodes, *Heterodera* spp., in Turkey. *Euphytica*, 202, 173-188. [Link]
- Damadzadeh, M., Akhiani, A., & Ahmadi, A. (1993). Identification of *Heterodera avenae* pathotype and its host reaction in Iran. *Proceedings of the 6th International Congress of Plant Pathology*, (p. 204). [Link]
- De Majnik, J., Ogonnaya, F. C., Moullet, O., & Lagudah, E. S. (2003). The *Cre1* and *Cre3* nematode resistance genes are located at homeologous loci in the wheat genome. *Molecular Plant-Microbe Interaction*, 16, 1129-1134. [Link]
- Delparte, F., Jacquemin, J., Masson, P., & Watillon, B. (2012). Insights into the regenerative property of plant cells and their receptivity to transgenesis: Wheat as a research case study. *Plant Signaling & Behavior*, 7(12), 1608-1620. [Link]
- Dhawan, S. C., & Nagesh, M. (1987). On the relationship between population densities of *Heterodera avenae*, growth of wheat and nematode multiplication. *Indian Journal of Nematology*, 17, 231-236.
- Elekcioglu, I. H., Avci, M., Nicol, J. M., Meyveci, K., Bolat, N., Yorgancilar, A., Sahin, E., & Kaplan, A. (2004). The use of crop rotation as a means to control the cyst and lesion nematodes under rain-fed wheat production systems. In 'Proceedings of the first Turkish plant protection congress, 8-11 September 2004, Samsun, Turkey. Pp. 85. (Abstract). [Link]
- Evans, K., & Rowe, J.A. (1998). Distribution and economic importance. In: Sharma, S.B. (Ed.). *The cyst nematodes*. Dordrecht, The Netherlands, Kluwer Academic Publishers pp. 1-30. [Link]
- Fallahi, A., Zahedi Asl, A., & Niknam, G. (2018). Identification of genetic resistance resources against *Heterodera filipjevi* (Madzhidov, 1981) Stelter 1984 in some wheat, barley and rye cultivars. *Proceedings of the 23rd Iranian Plant Protection Congress*, (p. 781). [Link]
- Ferris, V. R., Subbotin, S. A., Ireholm, A., Spiegel, Y., Faghihi, J., & Ferris, J. M. (1999). Ribosomal DNA sequence analysis of *Heterodera filipjevi* and *H. latipons* isolates from Russia and comparisons with other nematode isolates. *Russian Journal of Nematology*, 7, 121-125. [Link]
- Fischer, R.A., Byerlee, D., & Edmeades, G.O. (2009). Can technology deliver on the yield challenge to 2050? FAO expert meeting on how to feed the world in 2050. [Link]
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). (2025). FAOSTAT *Statistical Database*. Retrieved from <https://faostat.fao.org>.
- Fushtey, S. G., & Johnson, P. W. (1966). The biology of the oat cyst nematode, *Heterodera avenae* in Canada. 1. The effect of temperature on the hatchability of cysts and emergence of laevae. *Nematologica*, 12, 313-320. [Link]
- Ghazalbash, N., Panjehkeh, N., Tanhamaafi, Z., Sabbagh, S. K., Salari, M., & Esmaeilzadeh Moghaddam, M. (2018). Influence of salicylic acid nano-formulation on expression of peroxidase (113-114) genes and peroxidase and phenylalanine ammonia lyase in wheat cultivar susceptible to *Heterodera filipjevi*. *Journal of Crop Protection*, 7(4), 447-458. [Link]
- Gill, J. S., & Swarup, G. (1971). On the host range of cereal cyst nematode, *Heterodera avenae*, the casual organism of 'molya' disease of wheat and barley in Rajasthan, India. *Indian Journal of Nematology*, 1, 63-67. [Link]

- Hajihassani, A., Tanha Maafi, Z., Ahmadi, A. R., & Taji, M. (2011). Survey and biology of cereal cyst nematode, *Heterodera latipons*, in rain-fed wheat in Markazi Province, Iran. *International Journal of Agriculture and Biology*, 13, 576-580. [Link]
- Hajihassani, A., Tanha Maafi, Z., & Hajihassani, M. (2010c). The life cycle of *Heterodera filipjevi* in winter wheat under microplot conditions in Iran. *Nematologia Mediterranea*, 38, 53-57. [Link]
- Hajihassani, A., Tanha Maafi, Z., Nicol, J. M., & Seraji, A. (2010). Relationships between population densities of the cereal cyst nematode, *Heterodera latipons* and yield losses of winter wheat in microplots. *Australasian Plant Pathology*, 39, 330-355. [Link]
- Hajihassani, A., Tanha Maafi, Z., Nicole, J. M., & Rezaee, S. (2010). Effect of the cereal cyst nematode, *Heterodera filipjevi*, on wheat in microplot trials. *Nematology*, 12(3), 357-363. [Link]
- Hajihassani, A., Tanha Maafi, Z., & Hosseinienejad, A. (2013). Interactions between *Heterodera filipjevi* and *Fusarium culmorum*, and between *H. filipjevi* and *Bipolaris sorokiniana* in winter wheat. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 120(2), 77-84. [Link]
- Handoo, Z.A., & Subbotin, S.A. (2018). Taxonomy, identification and principal species. In: *Cyst Nematodes* (Perry R.N., Moens M., & Jones J.T. Eds). Pp. 365-397. Wallingford, UK, CAB International. [Link]
- Hojat Jalali, A. A. (1991). An investigation on cereal cyst nematode (CNN) (*Heterodera avenae*) in Bakhtaran Province. *Iranian Journal of Plant Pathology*, 27, 99. [Link]
- Ibrahim, A. A. M., Al-Hazmi, A. S., Al-Yahia, F. A., & Alderfasi, A. A. (1999). Damage potential and reproduction of *Heterodera avenae* on wheat and barley under Saudi field conditions. *Nematology*, 1, 625-630. [Link]
- Imren, M., Toktay, H., Bozbuga, R., Erginbas-Orakci, G., Dababat, A. A., & Elekcioğlu, I. H. (2012). Identification of genetic resistance to cereal cyst nematodes; *Heterodera avenae* (Wollenweber), *H. filipjevi* (Madzhidov) Stelter and *H. latipons* (Franklin) in some international bread wheat germplasms. *Turkish Journal of Entomology*, 37(3), 277-282. [Link]
- Jahier, J., Rivoal, R., Yu, M. Q., Abélard, P., Tanguy, A. M., & Barloy, D. (1998). Transfer of genes for resistance to cereal cyst nematode from *Aegilops variabilis* Eig to wheat. *Journal of Genetics and Breeding*, 52, 253-257. [Link]
- Kandath, P. K., & Mitchum, M. G. (2013). War of the worms: How plants fight underground attacks. *Current Opinion Plant Biology*, 16, 457-463. [Link]
- Karimipour Fard, H., Majd Taheri, Z., & Tanha Maafi, Z. (2025). Occurrence of cereal cyst nematode in Kohgiluyeh and Boyer-Ahmad province, Iran. *Plant Pathology Science*, 14(2), 24-35. [Link]
- Karimipour Fard, H., Pourjam, E., & Tanha Maafi, Z. (2015). Assessment of grain yield reduction caused by *Heterodera filipjevi* in wheat cultivars under normal irrigation and drought stress in natural field conditions. In *Nematodes of Small Grain Cereals: current status and research*. (Dababat, A.A., Muminjanov, H., & Smiley, R.W.) pp. 115-120. (FAO: Ankara, Turkey) [Link]
- Karimipour Fard, H., Pourjam, E., Tanha Maafi, Z., & Safaie, N. (2017a). Cereal cyst nematode, *Heterodera filipjevi* (Madzhidov, 1981) in wheat fields of Chaharmahal and Bakhtiari province, Iran and its distribution based on interpolation by geographic information system. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 19, 1185-1196. [Link]
- Karimipour Fard, H., Pourjam, E., Tanha Maafi, Z., & Safaie, N. (2017b). Distribution of cereal cyst nematode, *Heterodera filipjevi*, in wheat fields of Isfahan province based on interpolation and relationship of climatic factors with its population densities. *Iranian Journal of Plant Pathology*, 52(3), 399-413. [Link]
- Karimipour Fard, H., Pourjam, E., Tanha Maafi, Z., & Safaie, N. (2018). Assessment of yield loss of wheat cultivars caused by *Heterodera filipjevi* under field conditions. *Journal of Phytopathology*, 166(5), 299-304. [Link]
- Karimipour Fard, H., Pourjam, E., Tanha Maafi, Z., & Safaie, N. (2019). Assessment of reaction to Cereal cyst nematodes (*Heterodera filipjevi*) to different bread wheat accessions under greenhouse conditions. *Plant Protection (Scientific Journal of Agriculture)*, 42(1), pp.65-77. [Link]
- Karimipour Fard, H., & Tanha Maafi, Z. (2010). Three years studies on distribution and population density of *Heterodera filipjevi* in cereal fields of Isfahan province, Iran. *30th International Symposium of the European Society of Nematologists (Vienna - Austria)*, P.228 [Link]
- Kerry, B. R. (1981). Fungal parasites: A weapon against cyst nematodes. *Plant Disease*, 65(5), 390-393. [Link]
- Khurana, P., Chhibbar, A.K., Sashi, V., & Umarao. (2009). Nematode resistance in wheat transgenics expressing potato proteinase inhibitor gene (pin2) and its influence on plant yield and nematode fecundity. Pp. 200-203. In: Riley, I.T., Nicol, J.M. and Dababat, A.A. (eds.). *Cereal cyst nematodes: Status, Research and Outlook*. CIMMYT. Ankara, Turkey. [Link]
- Kong, L.A., Wu, D.Q., Cui, J.K., Huang, W.K., Peng, H., & Peng, D.L. (2015). A new candidate pathosystem for investigating the interactions between wheat and the cereal cyst nematode *Heterodera avenae*. Pp. 181-184. In: Dababat A.A., Muminjanov H., & Smiley R.W. (eds.). *Nematodes of Small Grain Cereals: Current status and research*. FAO: Ankara, Turkey. [Link]
- Lewis, J.G., Matic, M., & McKay, A.C. (2009). Success of cereal cyst nematode resistance in Australia: history and status of resistance screening systems. In: Riley IT, Nicol JM, Dababat AA. (eds) *Cereal cyst nematodes: status, research and outlook*. CIMMYT, Ankara, pp 137-142. [Link]
- Liu, T., Hu, F., & Li, H. (2019). Spatial ecology of soil nematodes: Perspectives from global to micro scales. *Soil Biology and Biochemistry*, 137, 107565. [Link]
- Madzhidov, A. R. (1981). New species of *Bidera filipjevi* sp. Nov. (Heteroderina: Tylenchida) from Tadzhikistan. *Izvestiya Akademii Nauk Tadzhikskoi SSR Otdelenie Biologicheskikh Nauk*, 2, 40-44. [Link]
- Majd Taheri, Z., Tanha Maafi, Z., Nazari, K., Zaynali Nezhad, K., Rakhshandehroo, F., & Dababat, A. A. (2019). Combined study on genetic diversity of wheat genotypes using SNP marker and phenotypic reaction to *Heterodera filipjevi*. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 66, 1791-1811. [Link]
- Majd Taheri, Z., Tanha Maafi, Z., Nazari, K., Zaynali Nezhad, K., Rakhshandehroo, F., & Dababat, A.A. (2020). The influence of temperature on breaking of diapause and egg hatching in cereal cyst nematode (*Heterodera filipjevi*). *Applied Entomology and Phytopathology*, 89 (1), 117-123. (In Persian with English summary). [Link]

- Majd Taheri, Z., Tanha Maafi, Z., Nazari, K., Zaynali Nezhad, K., Rakhshandehroo, F., & Dababat, A. A. (2024). Genome-wide association mapping revealed SNP alleles associated with resistance to cereal cyst nematode (*Heterodera filipjevi*) in wheat. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 26(4), 861-872. [Link]
- Maqbool, M.A. (1988). Present status of research on plant parasitic nematodes in Pakistan. Pp. 173-180. In: Saxena, M.C., Sikora, R.A., & Srivastava, J.P. (eds.). Nematodes parasitic to cereals and legumes in temperate semi-arid regions. Aleppo, Syria, ICARDA. [Link]
- Maric, A. (1981). Fusarium diseases of wheat, maize and grain sorghum in eastern Australia. Pp. 77-93. In: Nelson, P.E., Toussoun, T.A., & Cook, R.J. (eds.): Fusarium: Diseases, Biology and Taxonomy, The Pennsylvania State University Press, University Park. [Link]
- Masler, E. P., & Perry, R. N. (2018). Hatch, survival and sensory perception. *Cyst nematode*, Oxford shire: CAB International, pp, 44-73. [Link]
- Meagher, J. W., & Brown, R. H. (1974). Microplot experiment on the effect of plant hosts on populations of the cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*) and on the subsequent yield of wheat. *Nematologica*, 20, 337-346. [Link]
- Mor, M., Cohn, E., & Spiegel, Y. (1992). Phenology, pathogenicity and pathotypes of cereal cyst nematodes, *Heterodera avenae* and *Heterodera latipons* (Nematoda: Heteroderidae) in Israel. *Nematologica*, 38, 494-501. [Link]
- Nagesh, M., & Dhawan, S. C. (1988). Effect of inoculum density of *Heterodera avenae* on photosynthetic efficiency, chlorophyll and mineral contents of wheat. *Indian Journal of Nematology*, 18, 40-43. [Link]
- Nicol, J.M. (2002). Important nematode pests. Pp. 345-366, In: Curtis, B.C. (ed.). Bread wheat: Improvement and production. *FAO plant production and protection series*. Rome, Italy (pp. 345-366). [Link]
- Nicol, J. M., & Rivoal, R. (2008). Global knowledge and its application for the integrated control and management of nematodes on wheat. Pp. 243-287. In: Ciancio, A., & Mukerji, K.G. (eds.). Integrated management and biocontrol of vegetable and grain crops nematodes. *Springer Academic Publishing: Dordrecht, The Netherlands*. [Link]
- Nicol, J.M., Rivoal, R., Taylor, S., & Zaharieva, M. (2003). Global importance of cyst (*Heterodera* spp.) and lesion nematodes (*Pratylenchus* spp.) on cereals: Distribution, yield loss, use of host resistance and integration of molecular tools. *Nematology Monographs and Perspectives*, 2, 1-19. [Link]
- Nicol, J.M., Turner, S.J., Coyne, D.L., Nijs, L.d., Hockland, S., & Tanhamaafi, Z.T. (2011). Current Nematode Threats to World Agriculture. In: Jones, J., Gheysen, G., Fenoll, C. (eds) Genomics and Molecular Genetics of Plant-Nematode Interactions. *Springer, Dordrecht*. [Link]
- Noori, P., Talatchian, P., & Teimoori, F. (1980). Survey on sugar beet fields harmful nematodes in the west of Iran from 1975 to 1978. *Iranian Journal Entomologie et Phytopathologie Appliquées*, 48, 39-41. [Link]
- Ogbonnaya, F. C., Subrahmanyam, N. C., Moullet, O., De Majnik, J., Eagles, H. A., Brown, J. S., Eastwood, R. F., Kollmorgen, J., Apples, R., & Lagudah, E. S. (2001). Diagnostic DNA markers for cereal cyst nematode resistance in bread wheat. *Australian Journal of Agricultural Resources*, 52, 1367-1374. [Link]
- Panjeke, N., Ghazalbash, N., Tanhamaafi, Z., Sabbagh, S. K., & Esmaeilzadeh, M. M. (2020). Evaluation of the resistance of some indigenous wheat genotypes to cereal cyst nematode, *Heterodera Filipjevi*. *Journal of Crop Breeding*, 11(32), 41-48. [Link]
- Pariyar, S. R., Dababat, A. A., Sannemann, W., Erginbas-Orakci, G., Elashry, A., Siddique, S., Morgounov, A., Leon, J., & Grundler, F. M. (2016). Genome Wide Association Study in Wheat Identifies Resistance to the Cereal Cyst Nematode *Heterodera filipjevi*. *Phytopathology*, 106, 1128-1138. [Link]
- Paulitz, T. C., Smiley, R. W., & Cook, R. J. (2002). Insights into the prevalence and management of soilborne cereal pathogens under direct seeding in the Pacific Northwest, USA. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 24, 416-428. [Link]
- Peng, D. L., & Cook, R. (1996). Observation on pathotypes of cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*) in China. *Afro-Asian Journal of Nematology*, 6, 176-178.
- Peng, D.L., Nicol, J.M., Li, H.M., Hou, S.Y., Li, H.X., Chen, S.L., Ma, P., Li, H.L., & Riley, I.T. (2009). Current knowledge of cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*) on wheat in China. In 'Cereal cyst nematodes: status, research and outlook.' (Eds IT Riley, JM Nicol, AA Dababat) pp. 29-34. (CIMMYT: Ankara, Turkey). [Link]
- Peng, H., Qi, X. L., Peng, D. L., Long, H. B., He, X. F., Huang, W. K., & He, W. (2013). Sensitive and direct detection of *Heterodera filipjevi* in soil and wheat roots by species-specific SCARPCR assays. *Plant Disease*, 97, 1288-1294. [Link]
- Perry, R.N. 2002. Hatching. In: Lee, D.L. (Ed.). Biology of nematodes. London, UK, Taylor & Francis pp. 147-169. [Link]
- Perry, R. N., & Moens, M. (2006). *Plant Nematology*. CAB International. [Link]
- Philis, I. (1988). Occurrence of *Heterodera latipons* on barley in Cyprus. *Nematologia Mediterranea*, 16, 223. [Link]
- Qi, T., Guo, J., Peng, H., Liu, P., Kang, Z., & Guo, J. (2019). Host-induced gene silencing: a powerful strategy to control diseases of wheat and barley. *International Journal of Molecular Sciences*, 20, 206: 1-15. [Link]
- Riley, I. T., Nicole, J. M., & Dababat, A. A. (2009). *Cereal cyst nematodes: Status, Research and Outlook*. CIMMYT .Ankara, Turkey. [Link]
- Riley, I. T., & Qi, R. D. (2015). Annotated bibliography of cereal cyst nematodes (*Heterodera avenae* and *H. filipjevi*) in China, 1991 to 2014. *Australasian Nematology Newsletter*, 26(1), 1-46. [Link]
- Rivoal, R., Bekal, S., Valette, S., Gauthier, J., Bel Hadj Fradj, M., Mokabli, A., Jahier, J., Nicol, J., & Yahyaoui, A. (2001). Variation in reproductive capacity and virulence on different genotypes and resistance genes of Triticeae, in the cereal cyst nematode species complex. *Nematology*, 3(6), 581-592. [Link]
- Rivoal, R., & Cook, R. (1993). Nematode pests of cereals. Pp. 259-303. In: K. Evans, D.L. Trudgill., & J.M. Webster (eds.). *Plant parasitic nematodes in temperate agriculture*. CAB International., Wallingford, UK. [Link]

- Rivoal, R., & Nicol, J. M. (2009). Past research on the cereal cyst nematode complex and future needs. In *Cereal cyst nematodes: Status, Research and Outlook* (pp. 3-10). In: Riley, I.T., Nicol, J.M., & Dababat, A.A. (eds.). Cereal cyst nematodes: Status, Research and Outlook. CIMMYT. Ankara, Turkey. [Link]
- Rumpenhorst, H. J., Elekcioglu, I. H., Sturhan, D., Öztürk, G., & Enneli, S. (1996). The Cereal Cyst Nematode *Heterodera filipjevi* (Madzhidov) in Turkey. *Nematologia Mediterranea*, 24, 135-138. [Link]
- Sabova, M., Valocka, B., Liskova, M., & Vargova, V. (1988). The first finding of *Heterodera latipons* Franklin, 1969 on grass stands in Czechoslovakia. *Helminthologia*, 25, 201-206. [Link]
- Safari, E., Gororo, N. N., Eastwood, R. F., Lewis, J., Eagles, H. A., & Ogbonayya, F. C. (2005). Impact of *Cre1*, *Cre8* and *Cre3* genes on cereal cyst nematode resistance in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 110, 567-572. [Link]
- Sağlam, H. D., Çobanoğlu, S., Wesemael, W., Nicol, J. M., Viaene, N., & Dababat, A. A. (2009). Preliminary investigation of resistance of winter wheat to *Heterodera filipjevi* under controlled conditions. In: Riley, I.T., Nicol, J.M., & Dababat, A.A. (eds.). Cereal cyst nematodes: Status, Research and Outlook. CIMMYT. Ankara, Turkey. [Link]
- Sahin, E., Nicol, J. M., Elekcioglu, I. H., & Rivoal, R. (2010). Hatching of *Heterodera filipjevi* in controlled and natural temperature conditions in Turkey. *Nematology*, 12(2), 193-200. [Link]
- Salehi kahrizsangi, H., Ahmadi, A. R., Azami Sardooei, Z., Shetab Booshehri, S. M., & Fekrat, F. (2019). Detection of fungi associated with cereal cyst nematode, *Heterodera filipjevi*, on some wheat fields of Khuzestan and effect of isolated *Fusarium* species on the nematode under in vitro condition. *Biological control of pests and plant disease*, 8(2), 1-12. (In Persian with English summary). [Link]
- Scholz, U., & Sikora, R. A. (2004). Hatching behaviour and life cycle of *Heterodera latipons* Franklin, under Syrian agro-ecological conditions. *Nematology*, 6, 245-256. [Link]
- Seifi, S., Karegar, A., & Banihashemi, Z. (2013). The life cycle of the cereal cyst nematode, *Heterodera filipjevi*, and effect of plant hosts on its population. *World Applied Programming Journal*, 3(4), 164-168. [Link]
- Shahina, F., & Maqbool, M. A. (1990). Effects of different inoculum levelson *Heterodera avenae* on Zea mays and *H. avenae* on Hordeum vulgare. *International Nematology Network Newsletter*, 7, 43-44. [Link]
- Simonetti, E., Alba, E., Montes, M. J., Delibes, A., & Lopez-Brana, I. (2010). Analysis of ascorbate peroxidase genes expressed in resistant and susceptible wheat lines infected by the cereal cyst nematode, *Heterodera avenae*. *Plant Cell Reports*, 29, 1169-1178. [Link]
- Bleve-Zacheo, T., Delibes, A., Fè Andrés, M., & LópezBraña, I. (2009). Chromosomal and cytological localisation of three peroxidase induced by cereal cyst nematode in wheat. Pp. 195-199. In: Riley, I.T., Nicol, J.M., & Dababat, A.A. (eds.). Cereal cyst nematodes: Status, Research and Outlook. CIMMYT. Ankara, Turkey. [Link]
- Simonetti, E., Veronico, P., Melillo, M. T., Delibes, Á., Andrés, M. F., & López-Braña, I. (2009). Analysis of class III peroxidase genes expressed in roots of resistant and susceptible wheat lines infected by *Heterodera avenae*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 22(9), 1081-1092. [Link]
- Sindhu, A. S., Maier, T. R., Mitchum, M. G., Hussey, R. S., Davis, E. L., & Baum, T. J. (2009). Effective and specific in planta RNAi in cyst nematodes: expression interference of four parasitism genes reduces parasitic success. *Journal of Experimental Botany*, 60, 315-324. [Link]
- Singh, S., Singh, B., & Singh, A. P. (2015). Nematodes: a threat to sustainability of agriculture. *Procedia Environmental Sciences*, 29, 215-216. [Link]
- Smiley, R. W., Dababat, A. A., Iqbal, S., Jones, M. G. K., Tanha Maafi, Z., Peng, D., & Waeyenberge, L. (2017). Cereal cyst nematodes: A complex and destructive group of *Heterodera* species. *Plant Disease*, 101, 1692-1720. [Link]
- Smiley, R. W., Gourlie, J. A., Easley, S. A., & Patterson, L. M. (2005b). Pathogenicity of fungi associated with the wheat crown rot complex in Oregon and Washington. *Plant Disease*, 89, 949-957. [Link]
- Smiley, R. W., & Nicol, G. M. (2009). Nematodes which challenge global Wheat production. In *Wheat: Science and Trade* (pp. 171-187). [Link]
- Smiley, R. W., Whittaker, R. G., Gourlie, J. A., Easley, S. A., & Ingham, R. E. (2005a). Plant-parasitic nematodes associated with reduced wheat yield in Oregon: *Heterodera avenae*. *Journal of Nematology*, 37, 297-300. [Link]
- Smiley, R. W., Yan, G. P., & Handoo, Z. A. (2008). First record of the cyst nematode *Heterodera filipjevi* on wheat in Oregon. *Plant Disease*, 92, 1136. [Link]
- Sturhan, D. (1996). Occurrence of *Heterodera filipjevi* (Madzhidov, 1981) Stelter, 1984 in Iran. *Pakistan Journal of Nematology*, 14, 89-93. [Link]
- Subbotin, S. A. (2015). *Heterodera sturhani* sp. n. from China, a new species of the *Heterodera avenae* species complex (Tylenchida: Heteroderidae). *Russian Journal of Nematology*, 23, 145-152. [Link]
- Subbotin, S. A., Mundo-Ocampo, M., & Baldwin, J. (2010). *Systematics of Cyst nematodes (Nematoda: Heteroderinae)*. *Nematology Monographs and perspectives* 8A. Brill. [Link]
- Subbotin, S. A., Rumpenhorst, H. J., & Sturhan, D. (1996). Morphological and electrophoretic studies on populations of *Heterodera avenae* complex from the former USSR. *Russian Journal of Nematology*, 4, 29-38. [Link]
- Subbotin, S. A., Sturhan, D., Rumpenhorst, H. J., & Moens, M. (2003). Molecular and morphological characterization of the *Heterodera avenae* complex species (Tylenchida: Heteroderidae). *Nematology*, 5, 515-538. [Link]
- Talatchian, P., Akhiani, A., Grayeli, Z., Shah-Mohammadi, M., & Teimouri, F. (1976). Survey on cyst forming nematodes in Iran in 1975 and their importance. *Iranian Journal of Plant Pathology*, 12, 73-79. [Link]
- Tanha Maafi, Z., Ahmadi, A., Azadbakht, N., Gitti, M., Hosseininejad, S.A., Afshar, F.J., Karimipour, H., Minbashi, M., Pakniyat, M., Yazdi, A.A., Rivandi, A., Safaei, D., Aghajani, M.A., Nicol, J.M., & Dababat, A.A. (2015). Cereal soil borne nematodes status in Iran.

- In 'Nematodes of Small Grain Cereals: current status and research.' (Dababat, AA., Muminjanov, H., & Smiley, RW.) pp. 91-100. (FAO: Ankara, Turkey). [\[Link\]](#)
- Tanha Maafi, Z., & Kheiri, A. (2018). Cereal cyst nematodes of subfamily Heteroderinae in Iran and their management. *Iranian Research Institute of Plant Protection*, 255 pp. [\[Link\]](#)
- Tanha Maafi, Z., Nicol, J.M., Kazemi, H., Ebrahimi, N., Gitty, M., Ghalandar, M., Mohamadi Pour, M., & Khoshkhbar, Zh. (2009). Cereal cyst nematodes, root rot pathogens and root lesion nematodes affecting cereal production in Iran. Pp. 51- 55. In: Riley, I.T., Nicol, J. M., Dababat, A. A. (eds.). Cereal cyst nematodes: Status, Research and Outlook. CIMMYT. Ankara, Turkey. [\[Link\]](#)
- Tanha Maafi, Z., Sturhan, D., Kheiri, A., & Geraert, E. (2007). Species of the *Heterodera avenae* group (Nematoda: Heteroderidae) from Iran. *Russian Journal of Nematology*, 15, 49-58. [\[Link\]](#)
- Tanha Maafi, Z., Subbotin, S. A., & Moens, M. (2003). Molecular identification of cyst-forming nematodes (Heteroderidae) from Iran and a phylogeny based on the ITS sequences of rDNA. *Nematology*, 5, 99-111. [\[Link\]](#)
- Toktay, H., İmren, M., Bozbuğa, R., Erginbaş Orakçı, G., Dababat, A., & Elekcioglu, I. H. (2013). Pathotype characterization of the cereal cyst nematode *Heterodera filipjevi* (Madzhidov, 1981) Stelter in Turkey. *Turkish Journal of Entomology*, 37, 213-219. [\[Link\]](#)
- Toumi, F., Waeyenberge, L., Viaene, N., Dababat, A., Nicol, J. M., Ogbonnaya, F., & Moens, M. (2013). Development of two species-specific primer sets to detect the cereal cyst nematodes *Heterodera avenae* and *Heterodera filipjevi*. *European Journal of Plant Pathology*, 136, 613-624. [\[Link\]](#)
- Trudgill, D. L. (1991). Resistance to and tolerance of plant parasitic nematodes in plants. *Annual Review of Phytopathology*, 29, 167-192. [\[Link\]](#)
- Turner, S. J., & Rowe, J. A. (2013). Cyst nematodes. In Plant Nematology. 2nd edn. CAB International, Wallingford, UK. [\[Link\]](#)
- Vanstone, V. A., Hollaway, G. J., & Stirling, G. R. (2008). Managing nematode pests in the southern and western regions of the Australian cereal industry: Continuing progress in a challenging environment. *Australasian Plant Pathology*, 37, 220-234. [\[Link\]](#)
- Whitehead, A.G. (1997). Plant nematode control. CAB Int., Wallingford, UK. [\[Link\]](#)
- Wu, H. Y., He, Q., Liu, J., Luo, J., & Peng, D. L. (2014). Occurrence and development of the cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*) in Shadong, China. *Plant Disease*, 98, 1654-1660. [\[Link\]](#)
- Yan, G., Smiley, R. W., Okubara, P. A., & Skantar, A. M. (2013). Species-specific PCR assays for differentiating *Heterodera filipjevi* and *H. avenae*. *Plant Disease*, 97(12), 1611-1619. [\[Link\]](#)
- Yavuzaslanoglu, E., Elekcioglu, I. H., Nicol, J. M., & Sheedy, J. G. (2016). Resistance of Iranian landrace wheat to the cereal cyst nematode, *Heterodera filipjevi*. *Australasian Plant Pathology*, 45, 411-414. [\[Link\]](#)
- Zahedi Asl, A., Fallah, I., & Niknam, G. (2018). A survey on cereal cyst nematode *Heterodera filipjevi* (Madzhidov, 1981) Stelter, 1984 in East-Azərbaycan and Ardebil provinces, Iran. *Proceedings of the 23rd Iranian Plant Protection Congress*, p. 769. [\[Link\]](#)