Plant Protection (Scientific Journal of Agriculture)

49(1), Spring, 2026

10.22055/ppr.2026.51046.1857

Induction of resistance in potato against root-knot nematode by manganese sulfate through regulation of antioxidant enzymes and cell wall components

N. Palashi[1], E. Mahdikhani Moghadam*[1], S. Baghaee-Ravari[1]

1. ***Corresponding Author:** Department of Plant Protection, Faculty of Agriculture, Ferdowsi University of Mashhad, Mashhad, Iran (mahdikhani-e@um.ac.ir)

Received: 4 November 2025 Revised: 23 February 2026 Accepted: 9 March 2026

Abstract

Background and Objective

Plant-parasitic nematodes represent a major constraint on global crop production, causing substantial yield losses and economic damage each year. Among these, root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) are particularly problematic because they induce extensive structural and physiological alterations in root tissues, leading to marked reductions in plant growth and productivity. Although chemical nematicides remain widely used, growing concerns about environmental safety and human health have created an urgent need for environmentally sound, sustainable management strategies. The application of micronutrients as resistance inducers offers a promising alternative, as these compounds can strengthen plant defense responses while supporting overall growth. Manganese (Mn) is an essential micronutrient involved in several physiological and biochemical processes in plants, including photosynthesis, nitrogen metabolism, enzyme activation, and antioxidant defense. Previous studies have examined the role of Mn in plant growth and pathogen tolerance; however, the use of manganese sulfate (MS) in the potato–nematode pathosystem has not been reported. This gap constitutes the principal novelty of the present study. This study first evaluated the effects of different MS concentrations on nematode control and plant growth. The most effective concentration was then selected for detailed biochemical analyses to clarify the underlying defense mechanisms induced in potato plants under nematode stress. The results aim to contribute to the development of sustainable strategies for nematode management and improved crop resistance.

Materials and Methods

In this study, three-week-old potato plants received foliar applications of MS at concentrations ranging from 10 to 2000 mg L^{-1} and were inoculated 24 h later with 6000 second-stage juveniles (J2) of M. incognita. At 35 days post-inoculation, nematode reproduction indices and plant growth parameters were measured. The most effective MS concentration was then selected for biochemical analyses. Defense-related enzyme activities, including catalase (CAT), superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), polyphenol oxidase (PPO), and phenylalanine ammonia-lyase (PAL), were determined. In addition, hydrogen peroxide (H_2O_2), total phenols, and lignin contents were quantified at 24, 48, and 72 h after infection. All experiments followed a completely randomized design (CRD). Data were analyzed using the least significant difference (LSD) test at $P \leq 0.05$.

Results and Discussion

The results for nematode-related parameters showed that MS at 1000 mg L^{-1} significantly reduced galling, nematode population density, and egg mass production. Plant growth

measurements indicated that 1000 mg L^{-1} produced the greatest improvement compared with nematode-inoculated plants without MS treatment. Laboratory assays further demonstrated that this concentration did not affect juvenile mortality or movement, supporting the hypothesis that MS increases potato resistance to root-knot nematode through induced resistance mechanisms rather than direct toxicity. Biochemical analyses of potato roots following foliar application of 1000 mg L^{-1} MS and nematode inoculation showed increased POD and PPO activities, along with higher phenolic and lignin contents in the roots. These responses likely contributed to the formation of strengthened physical and chemical barriers that limit nematode penetration and establishment.

Conclusion

This study showed that foliar application of MS, particularly at 1000 mg L^{-1}, significantly reduced the reproductive parameters of *M. incognita* while improving growth traits of potato plants. Biochemical analyses indicated that MS induced resistance primarily through increased activities of antioxidant enzymes, including POD and PPO, greater accumulation of phenolic compounds and lignin, and regulated levels of H_2O_2. These results support the view that MS promotes host resistance rather than acting through direct nematicidal activity. The novelty of this research lies in establishing a link between manganese nutrition and induced resistance to root-knot nematodes in potato. Nevertheless, the experiments were conducted under controlled conditions, which may restrict direct extrapolation to field environments. Further studies should evaluate the efficacy of MS under field conditions, across different potato cultivars, and in combination with other sustainable management practices. Overall, MS offers a promising and environmentally compatible option for improving potato resistance to root-knot nematodes.

Keywords: Biochemical analyses, Induced resistance, Nematode reproduction indices, Plant growth parameters

Associate editor: S. Azimi (Ph.D.)

Citation: Palashi, N., Mahdikhani Moghadam, E. & Baghaee-Ravari, S. (2026). Induction of resistance in potato against root-knot nematode by manganese sulfate through regulation of antioxidant enzymes and cell wall components. *Plant Protection (Scientific Journal of Agriculture)*, *49*(1), 127-146. https://doi.org/10.22055/ppr.2026.51046.1857

گیاه‌پزشکی (مجله علمی کشاورزی)
جلد ۴۹، شماره ۱، بهار ۱۴۰۵

10.22055/ppr.2026.51046.1857

القای مقاومت سیب‌زمینی به نماتد ریشه‌گرهی توسط سولفات منگنز از طریق تنظیم آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و ترکیبات دیواره سلولی

ناهید پلاشی[۱]، عصمت مهدیخانی مقدم*[۱]، ساره بقایی راوری[۱]

۱- * **نویسنده مسوول**: گروه گیاهپزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه فردوسی مشهد، مشهد، ایران

تاریخ دریافت: ۱۴۰۴/۰۸/۱۳ تاریخ بازنگری: ۱۴۰۴/۱۲/۰۴ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۴/۱۲/۱۸

چکیده

نماتد ریشه‌گرهی (*Meloidogyne incognita*) یکی از مهم‌ترین نماتدهای انگل گیاهی است که خسارت زیادی به تولید سیب‌زمینی وارد می‌کند. در این بررسی نقش سولفات منگنز در القای مقاومت سیب‌زمینی در برابر این نماتد در شرایط گلخانه مورد ارزیابی قرار گرفت. بدین منظور، غده‌های سیب‌زمینی در گلدان کشت شده و غلظت‌های مختلف سولفات منگنز به گیاهچه‌های سیب‌زمینی سه هفته‌ای اسپری‌پاشی شدند. سپس گیاهان با حدود ۶۰۰۰ لارو سن دوم نماتد مایه‌زنی و به مدت ۳۵ روز نگه‌داری شدند. نتایج نشان داد که غلظت ۱۰۰۰ میلی‌گرم بر لیتر سولفات منگنز به طور معنی‌داری سبب کاهش شاخص‌های نماتدی شده و هم‌زمان باعث بهبود رشد گیاه در حد شاهد بدون نماتد گردید. بررسی آزمایشگاهی هم‌چنین نشان داد که غلظت ۱۰۰۰ میلی‌گرم بر لیتر، اثر مستقیم نماتدکشی بر لاروها نداشته و کاهش آلودگی احتمالا به دلیل مقاومت القایی گیاه بوده است. بررسی‌های بیوشیمیایی نشان داد که فعالیت آنزیم‌های پراکسیداز و پلی‌فنل‌اکسیداز به طور معنی‌داری در تیمار نماتد+سولفات منگنز افزایش یافت، در حالی که تغییرات سوپراکسیددیسموتاز و فنیل‌آلانین‌آمونیالیاز معنی‌دار نبود. فعالیت کاتالاز در تیمار منگنز به تنهایی افزایش و در تیمار ترکیبی کاهش نشان داد. محتوای فنل کل و لیگنین در ریشه‌ها افزایش یافت و بالاترین مقدار در تیمار نماتد+سولفات منگنز مشاهده شد. همچنین، تغییرات پراکسید هیدروژن (H_2O_2) نشان داد که تیمار ترکیبی با کاهش معنی‌دار سطح H_2O_2 از آسیب اکسیداتیو جلوگیری کرده و همزمان مسیرهای دفاعی را فعال نموده است. در مجموع، سولفات منگنز از طریق بهبود رشد گیاه، کاهش تکثیر نماتد و القای پاسخ‌های دفاعی شیمیایی و آنزیمی، نقش مؤثری در افزایش مقاومت سیب‌زمینی به نماتد ریشه‌گرهی ایفا نمود.

کلیدواژه‌ها: بررسی‌های بیوشیمیایی، بهبود رشد گیاه، شاخص‌های نماتدی، مقاومت القایی

دبیر تخصصی: دکتر صدیقه عظیمی

مقدمه

سیب‌زمینی (*Solanum tuberosum*) سومین محصول غذایی مهم جهان پس از گندم و برنج است که تولید جهانی آن در سال ۲۰۲۳ به حدود ۳۸۳ میلیون تن رسیده است (Hu et al., 2025). در ایران نیز این محصول از نظر اقتصادی و امنیت غذایی اهمیت بالایی دارد و بر اساس آمار سازمان خواربار جهانی در سال ۲۰۲۰، سیزدهمین کشور تولیدکننده سیب‌زمینی در جهان محسوب می‌گردد (Khorami & Moghaddam, 2021). نماتدهای ریشه‌گرهی (*Meloidogyne* spp.)از آفات مهم سیب‌زمینی محسوب می‌شوند که با ایجاد گال، تغییر شکل غده و کاهش عملکرد، خسارت‌های مستقیم و غیرمستقیم قابل‌توجهی وارد می‌کنند (Vovlas et al., 2005). مدیریت این نماتدها از طریق تناوب زراعی، استفاده از عوامل زیستی، ارقام مقاوم و القاگرهای مقاومت انجام می‌گیرد (Zhang & Gleason, 2020).

افزایش مقاومت گیاه یکی از روش‌های مناسب برای جلوگیری از خسارت ناشی از عوامل بیمارگر است (Köhl et al., 2019). مقاومت القایی[۱] حالتی از افزایش ظرفیت دفاعی گیاهان به منظور ایجاد پاسخ‌های دفاعی مناسب قبل یا پس از حمله بیمارگر توسط یک محرک می‌باشد (Hariprasad et al., 2014). عناصر کم‌مصرف (ریزمغذی‌ها) نقش مهمی در بهبود عملکرد، سلامت و کیفیت گیاهان ایفا می‌کنند. کاربرد به‌موقع و اصولی این عناصر نه‌تنها موجب افزایش راندمان تولید می‌شود، بلکه در جهت دستیابی به کشاورزی پایدار و حفظ سلامت زیست‌بوم نیز اهمیت دارد (Huber & Haneklaus, 2007). این عناصر برای رشد و نمو مناسب گیاهان و میکروارگانیسم‌ها ضروری بوده و در تعاملات میان گیاه و عوامل بیماری‌زا نقشی کلیدی ایفا می‌کنند (Spann & Schumann, 2009). عملکرد آنها در کاهش شدت بیماری‌ها را می‌توان به نقش مستقیم‌شان در فرآیندهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاه نسبت داد، چرا که بسیاری از ریزمغذی‌های ضروری در مسیرهای دفاعی گیاه مشارکت دارند. به عنوان نمونه، منگنز[۲] در سنتز ترکیبات فنلی و تشکیل لیگنین (دو سازوکار دفاعی مهم در گیاه) نقشی حیاتی دارد. بررسی‌ها نشان داده‌اند که کاربرد عناصر بور[۳]، روی [۴] و منگنز می‌تواند شدت بیماری زنگ قهوه ناشی از *Hemileia vastatrix* را به‌طور چشمگیری کاهش دهند. این اثر دفاعی با افزایش قابل‌توجه سطح ترکیبات فنلی و لیگنین در گیاه همراه بوده است (Pérez et al., 2020). Kheyri and Taheri (2021) در مطالعات گلخانه‌ای خود نشان دادند که کاربرد سولفات منگنز به طور معنی‌دار سبب کاهش شدت بیماری ناشی از *Rhizoctonia solani* در لوبیا شد. در یک مطالعه گلخانه‌ای، محلول‌پاشی برگی یک محصول حاوی مانان الیگوساکارید فسفریله (MOS)، به تنهایی یا در ترکیب با عناصر منگنز و روی، موجب کاهش قابل توجه جمعیت نماتد *Pratylenchus brachyurus* در سویا شد (Conduta et al., 2020). منگنز تعدادی از آنزیم‌های دخیل در مسیرهای اسید فنولیک و مسیرهای بعدی را فعال می‌کند که منجر به سنتز اسیدهای آمینه آروماتیک نظیر تیروزین و همچنین تعدادی از ترکیبات ثانویه مانند لیگنین و فلاونوئیدها می‌شود. به عنوان مثال، یون Mn^{2+} بر آنزیم فنیل آلانین آمونیالیاز (PAL) تأثیر می‌گذارد و پراکسیدازهایی را تحریک می‌کند که برای سنتز لیگنین ضروری هستند. کاهش میزان لیگنین در گیاهانی که دچار کمبود منگنز هستند، نشان‌دهنده‌ی نیاز این عنصر در مراحل مختلف سنتز لیگنین است (Santana-Gomes et al., 2013). کاهش مواد ریشه‌ای در این گیاهان نیز به مقاومت کمتر آن‌ها در برابر حمله عوامل بیماری‌زا منجر می‌شود. گزارش شده است که تأمین منگنز برای گیاه جو، تعداد ماده‌های نابالغ نماتد *Heterodera avenae* را تغییر نداد، اما رشد گیاهان تیمار نشده نسبت به گیاهانی که با این عنصر تغذیه شدند، به طور قابل‌توجهی کاهش یافت. بر این اساس کاربرد منگنز ممکن است کمبود جذب این عنصر، که

---

[۱] Induced resistance
[۲] Mn
[۳] B
[۴] Zn

بر اثر آلودگی به نماتد ایجاد شده، را جبران کرده باشد (Santana-Gomes et al., 2013). به طور کلی مطالعات اخیر نشان داده‌اند که کاربرد منگنز می‌تواند با تنظیم استرس اکسیداتیو و تقویت ساختار دیواره سلولی، مقاومت گیاهان را در برابر بیمارگرها افزایش دهد (Lim-Hing et al., 2024; Sharma et al., 2025).

گوگرد که معمولا به صورت یون سولفات تأمین می‌شود، یکی از عناصر غذایی ضروری برای گیاهان است و در ساخت اسیدهای آمینه‌ی حاوی گوگرد مانند سیستئین و متیونین، و نیز در سنتز گلوتاتیون (GSH) نقش دارد. گلوتاتیون یکی از مهم‌ترین آنتی اکسیدان‌های گیاهی است که در تنظیم تعادل اکسیداتیو و پاکسازی گونه‌های فعال اکسیژن در زمان استرس زیستی نقش کلیدی ایفا می‌کند (Kruse et al., 2007c Bloem et al., 2015; Capaldi et al., 2015). علاوه بر این، گوگرد در ساخت ترکیبات دفاعی مانند فیتوآلکسین‌ها، تیونین‌ها، دفنسین‌ها و گلوکوزینولات‌ها نیز ضروری است، ترکیباتی که هم در دفاع موضعی و هم سیستمیک اکتسابی (SAR[1]) دخیل‌اند. مطالعات جدید مفهومی تحت عنوان مقاومت القا شده توسط گوگرد (SIR[2]) را معرفی کرده‌اند که در آن، تغذیه کافی گوگرد می‌تواند از طریق مسیرهای بیوشیمیایی و سیگنال‌دهی، پاسخ دفاعی گیاه را تقویت کند. این پاسخ‌ها شامل تقویت دیواره سلولی با افزایش لیگنین، افزایش نسبت GSH به GSSG[3] (شرایط غیراسترسی و وضعیت احیا)، تعدیل مسیرهای هورمونی مانند اسید سالیسیلیک و اسید جاسمونیک هستند (Künstler et al., 2020).

براساس دانش ما، این اولین بررسی از اثر سولفات منگنز (MnSO4) در پاتوسیستم سیب‌زمینی-*M. incognita* می باشد. در این مطالعه، نقش سولفات منگنز در افزایش مقاومت سیب‌زمینی (*S. tuberosum* cv. Spunta) به نماتد ریشه‌گرهی *M. incognita* مورد بررسی قرار گرفت. بدین صورت که تأثیر غلظت‌های مختلف سولفات منگنز را بر صفات رشدی گیاه (ارتفاع بوته، وزن خشک بخش هوایی، وزن خشک ریشه، تعداد و میانگین وزن تر غده‌ها) و صفات زایشی نماتد (تعداد گال‌ها، لاروهای سن سوم، چهارم، نماتدهای ماده و توده‌تخم‌ها) بررسی نمودیم و بهترین غلظت که سبب کاهش شاخص های تولید مثلی نماتد و افزایش صفات رشدی گیاه شد، را انتخاب کردیم. پس از آن، تأثیر بهترین غلظت سولفات منگنز را بر فعالیت آنزیم‌های دفاعی شامل کاتالاز (CAT)، سوپراکسید دیسموتاز (SOD)، پراکسیداز (POD)، پلی فنل اکسیداز (PPO) و PAL و نیز سطوح پراکسید هیدروژن (H_2O_2)، فنول کل و لیگنین در بافت ریشه‌ی آلوده در زمان‌های ۲۴، ۴۸ و ۷۲ ساعت پس از مایه‌زنی نماتد مورد ارزیابی قرار دادیم. درک چنین پاسخ‌های بیوشیمیایی می‌تواند به تبیین سازوکار مقاومت القا شده توسط سولفات منگنز در پاتوسیستم سیب‌زمینی *M. incognita* کمک کند.

مواد و روش‌ها

تکثیر نماتد ریشه‌گرهی (*M. incognita*)

نماتد ریشه‌گرهی *M. incognita* از نمونه‌های خالص و نگه‌داری شده در دانشگاه فردوسی مشهد تهیه گردید و به منظور تامین جمعیت لازم، روی ریشه‌های گیاه گوجه‌فرنگی حساس (*Solanum lycopersicum* L. cv. Early Urbana) در شرایط گلخانه‌ای تکثیر شد. بعد از چهار ماه، توده‌تخم‌های نماتد به کمک بینوکولار جمع‌آوری گردید و لاروهای سن دوم با استفاده از روش سینی استخراج گردیدند (Whitehead & Hemming, 1965). لاروهای سن دوم تازه تفریخ شده برای مراحل بعدی آزمایش مورد استفاده قرار گرفتند.

تهیه ترکیب شیمیایی سولفات منگنز

سولفات منگنز (MnSO4.H2O) با گرید آزمایشی و خلوص ۹۸/۰۵ درصد از شرکت مرک[4] (آلمان) در غلظت‌های ۱۰، ۱۰۰، ۵۰۰، ۱۰۰۰ و ۲۰۰۰ میلی‌گرم در لیتر به همراه ۰/۰۲ درصد حجمی توئین ۲۰ (به عنوان کاهش

[1] Systemic acquired resistance
[2] Sulfur-induced resistance
[3] Glutathione disulfide
[4] Merck

دهنده‌ی کشش سطحی[۱]) تهیه شد و برای تیمار القای مقاومت (اسپری‌پاشی برگی) در گیاه سیب‌زمینی مورد استفاده قرار گرفت.

ارزیابی سولفات منگنز بر مهار نماتد ریشه‌گرهی در سیب‌زمینی

غده‌های سالم سیب‌زمینی (*Solanum tuberosum* cv. Spunta[۲]) از مرکز تحقیقات کشاورزی جنوب کرمان تهیه و در گلدان‌های ۲۵ سانتی‌متری حاوی مخلوط سترون ماسه و خاک مزرعه (۱:۳) کشت شدند. گیاهان در گلخانه (۲۳–۲۹ درجه سلسیوس، رطوبت ۵۰ درصد) به مدت سه هفته نگه‌داری شدند تا دو برگ حقیقی توسعه یابد. سپس برگ‌ها با غلظت‌های مختلف سولفات منگنز اسپری و پس از ۲۴ ساعت با حدود ۶۰۰۰ لارو سن دوم نماتد مایه‌زنی شدند. گیاهان به مدت ۳۵ روز نگه‌داری و سپس صفات رویشی و غده‌ای اندازه‌گیری گردید (Sibirev, 2024). برای بررسی صفات نماتد، ریشه‌ها با اسیدفوشین ۰/۰۱۳ درصد رنگ‌آمیزی و تعداد گال، لارو، نماتد ماده و توده تخم با میکروسکوپ بینوکولار (Nikon SMZ 1000) شمارش شد (Azaryan et al., 2024). گیاهان بدون نماتد و تیمار شده با ۰/۰۲ درصد حجمی توئین ۲۰ به عنوان شاهد در نظر گرفته شدند. آزمایش دو بار و هر تیمار با پنج تکرار انجام شد.

بررسی تأثیر مستقیم بهترین غلظت سولفات منگنز روی حرکت و مرگ و میر لاروها در شرایط آزمایشگاه

حدود یک میلی‌لیتر از بهترین غلظت سولفات منگنز (۱۰۰۰ میلی‌گرم بر لیتر) به همراه ۰/۰۲ درصد توئین ۲۰ به میکروپلیت‌های حاوی چاهک‌هایی با قطری در حدود دو سانتی‌متر اضافه گردید، پس از آن تقریبا ۱۰۰ لارو سن دوم نماتد ریشه‌گرهی به درون هر چاهک منتقل گردید. بعد از ۷۲ ساعت، حرکت و مرگ و میری لاروها مورد بررسی قرار گرفت. آزمایش سه بار تکرار شد و برای هر آزمایش، پنج تکرار زیستی در نظر گرفته شد. در این بررسی آب مقطر اتوکلاو شده به همراه ۰/۰۲ درصد توئین ۲۰ به عنوان شاهد در نظر گرفته شد (Liu et al., 2022).

بررسی‌های بیوشیمیایی

تیمارها شامل شاهد، نماتد به تنهایی، سولفات منگنز به تنهایی و نماتد + سولفات منگنز بودند. گیاهان در ۲۴، ۴۸ و ۷۲ ساعت پس از مایه‌زنی نماتد برداشت، شسته و در ازت مایع فریز شدند. نمونه‌های ریشه تا زمان آنالیز در منفی ۸۰ درجه سلسیوس نگه‌داری و سپس در هاون حاوی ازت مایع پودر شدند. آزمایش در دو تکرار مستقل با پنج تکرار زیستی (هرکدام شامل ریشه‌های پنج گیاه) و سه تکرار تکنیکال انجام شد. در نهایت نتایج براساس مجموع تکرارهای دو آزمایش آنالیز گردید.

استخراج پروتئین کل و سنجش فعالیت‌های آنزیمی

برای استخراج عصاره آنزیمی، از روش اصلاح شده‌ی Khanna et al. (2019) استفاده شد. بدین منظور، یک گرم از بافت ریشه با چهار میلی‌لیتر بافت پتاسیم فسفات ۱۰۰ میلی مولار با pH برابر با ۷، مخلوط گردید. سپس نمونه‌ها به مدت ۲۰ دقیقه با سرعت ۱۰۰۰ دور در دقیقه و در دمای چهار درجه سلسیوس سانتریفیوژ گردیدند. در نهایت مایع رویی به عنوان عصاره‌ی آنزیمی جهت سنجش فعالیت آنزیم‌ها مورد استفاده قرار گرفت. محلول رویی حاصل از هر نمونه به لوله‌های اپندروف منتقل و تا زمان استفاده در دمای منفی ۸۰ درجه سلسیوس نگه‌داری شدند. جهت سنجش میزان پروتئین کل، منحنی استاندارد نیز با کمک BSA[۳] رسم گردید (Bradford, 1976). عصاره خام آنزیمی تهیه شده برای سنجش فعالیت آنزیم‌های POD (Siguemoto & Gut, 2017)، CAT (Chance & Maehly, 1955)، PPO (Siguemoto & Gut, 2017)، SOD (Sadasivam & Manickam, 1996) و PAL (Ochoa-Alejo & Gómez-Peralta, 1993) مورد استفاده قرار گرفت.

اندازه‌گیری سطح پراکسید هیدروژن (H_2O_2)

[۱] Surfactant

[۲] رقم نیمه زودرس و خیلی حساس حساس به نماتد

[۳] Bovine serum albumin

سطح H_2O_2 بر اساس روش Velikova et al. (2000) با اصلاحات جزئی تعیین شد. در این روش، عصاره بافت گیاهی در TCA استخراج و پس از واکنش با بافر فسفات پتاسیم و محلول KI، جذب نمونه‌ها در طول موج ۳۹۰ نانومتر اندازه‌گیری شد. مقدار H_2O_2 از روی منحنی استاندارد محاسبه و بر حسب نانومول بر میلی‌گرم وزن تر بیان گردید.

استخراج و اندازه‌گیری فنل کل

مقدار فنل کل بر اساس روش (Seevers and Daly 1970) با اصلاحات جزئی تعیین شد. در این روش، عصاره متانولی با معرف فولین–سیوکالتیو و کربنات سدیم واکنش داده و پس از انکوباسیون، جذب محلول در طول موج ۷۲۵ نانومتر اندازه‌گیری شد. مقدار فنل کل از منحنی استاندارد گالیک اسید محاسبه و به صورت میلی‌گرم گالیک اسید معادل در گرم وزن تر بیان گردید.

استخراج و اندازه‌گیری لیگنین

تغییرات میزان لیگنین با استفاده از اسید تیوگلیکولیک (TGA) اندازه‌گیری شد. در این روش، لیگنین با اسید تیوگلیکولیک ترکیب شده و مشتقات لیگنین–تیوگلیکولیک اسید (LTGA) تشکیل می‌دهد که این ترکیبات به‌راحتی با استفاده از هیدروکسید سدیم از بافت گیاهی جدا می‌گردند. برای این منظور، مقدار ۰/۵ گرم از بافت گیاه در نیتروژن مایع آسیاب شد. سپس مشتقات LTGA خالص‌سازی و در محلول یک مولار هیدروکسید سدیم حل شدند و جذب نوری آن‌ها در طول موج ۲۸۰ نانومتر اندازه‌گیری گردید (Suzuki et al., 2009).

آنالیز آماری

تمامی تحلیل‌های آماری با استفاده از نرم‌افزار Minitab نسخه ۱۸ و در سطح معنی‌داری $P \leq 0.05$ انجام شد. به‌منظور بررسی نرمال بودن داده‌ها، از آزمون نرمالیتی Kolmogorov–Smirnov با سطح خطای $\alpha = 0.05$ استفاده گردید. سپس آنالیز واریانس یک‌طرفه (ANOVA) در قالب طرح کاملا تصادفی به منظور ارزیابی اثر تیمارها انجام شد و در نهایت برای مقایسه میانگین‌ها، از آزمون LSD[1] در سطح احتمال $P \leq 0.05$ استفاده شد تا تفاوت‌های معنی‌دار بین تیمارها مشخص گردد.

نتایج

بررسی غلظت‌های مختلف سولفات منگنز بر نماتد ریشه‌گرهی و شاخص‌های رویشی گیاه

بررسی شاخص‌های تعداد کل گال‌ها در هر گیاه سیب‌زمینی و جمعیت نهایی نماتد (مجموع تعداد ماده‌ها و لاروها) نشان داد که بیش‌ترین تعداد گال‌ها متعلق به غلظت ۱۰ میلی‌گرم بر لیتر سولفات منگنز و کم‌ترین متعلق به غلظت های ۱۰۰۰ و ۲۰۰۰ میلی‌گرم بر لیتر می‌باشند (شکل ۱، A و B). بررسی تعداد توده‌تخم‌ها در هر گیاه سیب‌زمینی نشان داد که بیش‌ترین متعلق به غلظت ۱۰ میلی‌گرم بر لیتر بود و تفاوت معنی داری نسبت به شاهد مربوطه (نماتد به تنهایی) نداشت. براین اساس مشخص گردید که کم‌ترین تعداد توده‌تخم‌ها متعلق به غلظت‌های ۱۰۰۰ و ۲۰۰۰ میلی‌گرم بر لیتر بود و غلظت ۱۰۰۰ میلی‌گرم بر لیتر حتی به صورت معنی‌دار نسبت به ۲۰۰۰ میلی‌گرم بر لیتر در سطح پایین‌تری قرار داشت (شکل ۱، C).

براساس صفت ارتفاع بوته تیمار نماتد به تنهایی و غلظت‌های ۱۰، ۱۰۰ و ۵۰۰ میلی‌گرم بر لیتر از سولفات منگنز در یک سطح بوده و به طور معنی‌داری در سطح پایین‌تری نسبت به شاهد بدون نماتد می‌باشند. غلظت ۱۰۰۰ میلی‌گرم بر لیتر تفاوت معنی‌داری نسبت به شاهد بدون نماتد نداشت اما نسبت به تیمار نماتد به تنهایی افزایش معنی‌داری نشان داد. در این بررسی مشخص گردید که غلظت ۲۰۰۰ میلی‌گرم بر لیتر کاهش معنی‌داری نسبت به شاهد بدون نماتد و حتی تیمار نماتد به تنهایی نشان داد (شکل ۱، D).

وزن خشک بخش هوایی در تیمارهای نماتد تنها و ۱۰ و ۱۰۰ میلی‌گرم بر لیتر سولفات منگنز مشابه بود، در حالی‌که ۵۰۰ و ۱۰۰۰ میلی‌گرم بر لیتر به‌طور معنی‌دار آن را نسبت به نماتد افزایش دادند و ۱۰۰۰ میلی‌گرم بر لیتر تفاوتی با شاهد نداشت. غلظت ۲۰۰۰ میلی‌گرم بر لیتر باعث کاهش معنی‌دار

[1] Fisher's least significant difference (LSD) test

وزن خشک و اثرات منفی بر رشد گیاه نسبت به شاهد شد (شکل ۱، E).

داده‌های وزن خشک ریشه نشان داد که تیمارهای نماتد به تنهایی و غلظت‌های ۱۰، ۱۰۰ و ۲۰۰۰ میلی‌گرم بر لیتر در یک سطح می‌باشند. هم‌چنین غلظت‌های ۵۰۰ و ۱۰۰۰ میلی‌گرم نسبت به تیمار نماتد به تنهایی از افزایش معنی‌دار وزن خشک ریشه برخوردار بودند. این نتایج همچنین آشکار کرد که غلظت ۱۰۰۰ میلی‌گرم بر لیتر سولفات منگنز باعث شده است که با وجود آلودگی نماتدی، از نظر میزان وزن خشک در سطح شاهد باشد (شکل ۱، F).

بررسی تعداد غده‌ها نشان داد که کم‌ترین تعداد غده‌ها متعلق به تیمارهای ۱۰، ۱۰۰، ۵۰۰ و ۲۰۰۰ میلی‌گرم بر لیتر سولفات منگنز می‌باشند و تفاوت معنی داری نسبت به تیمار نماتد به تنهایی نداشتند. در حالی که همین نتایج آشکار کرد که غلظت ۱۰۰۰ میلی‌گرم بر لیتر با وجود آلودگی نماتدی تفاوت معنی‌داری نسبت به شاهد نداشت (شکل ۱، G).

بررسی صفت میانگین وزن تر غده‌ها مشخص نمود که غلظت‌های ۱۰، ۱۰۰ و ۵۰۰ میلی‌گرم بر لیتر از نظر آماری در یک سطح بوده و تفاوت معنی‌داری نسبت به تیمار نماتد به تنهایی نداشتند. بررسی غلظت ۱۰۰۰ میلی‌گرم بر لیتر آشکار کرد که این تیمار به طور معنی‌داری در سطح بالاتری نسبت به تیمار نماتد به تنهایی بوده و تفاوت معنی‌داری نسبت به شاهد نداشت. این نتایج هم‌چنین ثابت کرد که غلظت ۲۰۰۰ میلی‌گرم بر لیتر از کم‌ترین وزن صفت مربوطه برخوردار بوده و به طور معنی‌داری نسبت به تیمار نماتد به تنهایی کاهش نشان داده است (شکل ۱، H).

نتایج نشان داد غلظت‌های ۱۰۰۰ و ۲۰۰۰ میلی‌گرم بر لیتر سولفات منگنز موجب کاهش گال، جمعیت نماتد و توده‌تخم شدند. با این حال، تنها غلظت ۱۰۰۰ میلی‌گرم بر لیتر باعث بهبود معنی‌دار صفات رشدی گیاه گردید، در حالی که غلظت ۲۰۰۰ میلی‌گرم بر لیتر اثرات منفی بر رشد داشت. بنابراین، غلظت ۱۰۰۰ میلی‌گرم بر لیتر به‌عنوان سطح بهینه برای مدیریت نماتد ریشه‌گرهی در سیب‌زمینی توصیه می‌شود.

بررسی تأثیر غلظت ۱۰۰۰ میلی‌گرم بر لیتر سولفات منگنز بر روی حرکت و مرگ و میر لاروها در شرایط آزمایشگاهی

از آن‌جا که غلظت ۱۰۰۰ میلی‌گرم بر لیتر سولفات منگنز تأثیری بر تحرک و مرگ‌ومیر لاروهای سن دوم نداشت (شکل ۲، A و B)، کاهش صفات مرتبط با نماتد (مانند تعداد گال، جمعیت نماتد و توده‌تخم‌ها) توسط سولفات منگنز احتمالاً ناشی از القای مقاومت در گیاه بوده و نه اثر مستقیم نماتدکشی. بنابراین، برای درک سازوکار این مقاومت، بررسی‌های بیوشیمیایی انجام شد.

بررسی‌های بیوشیمیایی در گیاهان سیب‌زمینی پس از اسپری با سولفات منگنز

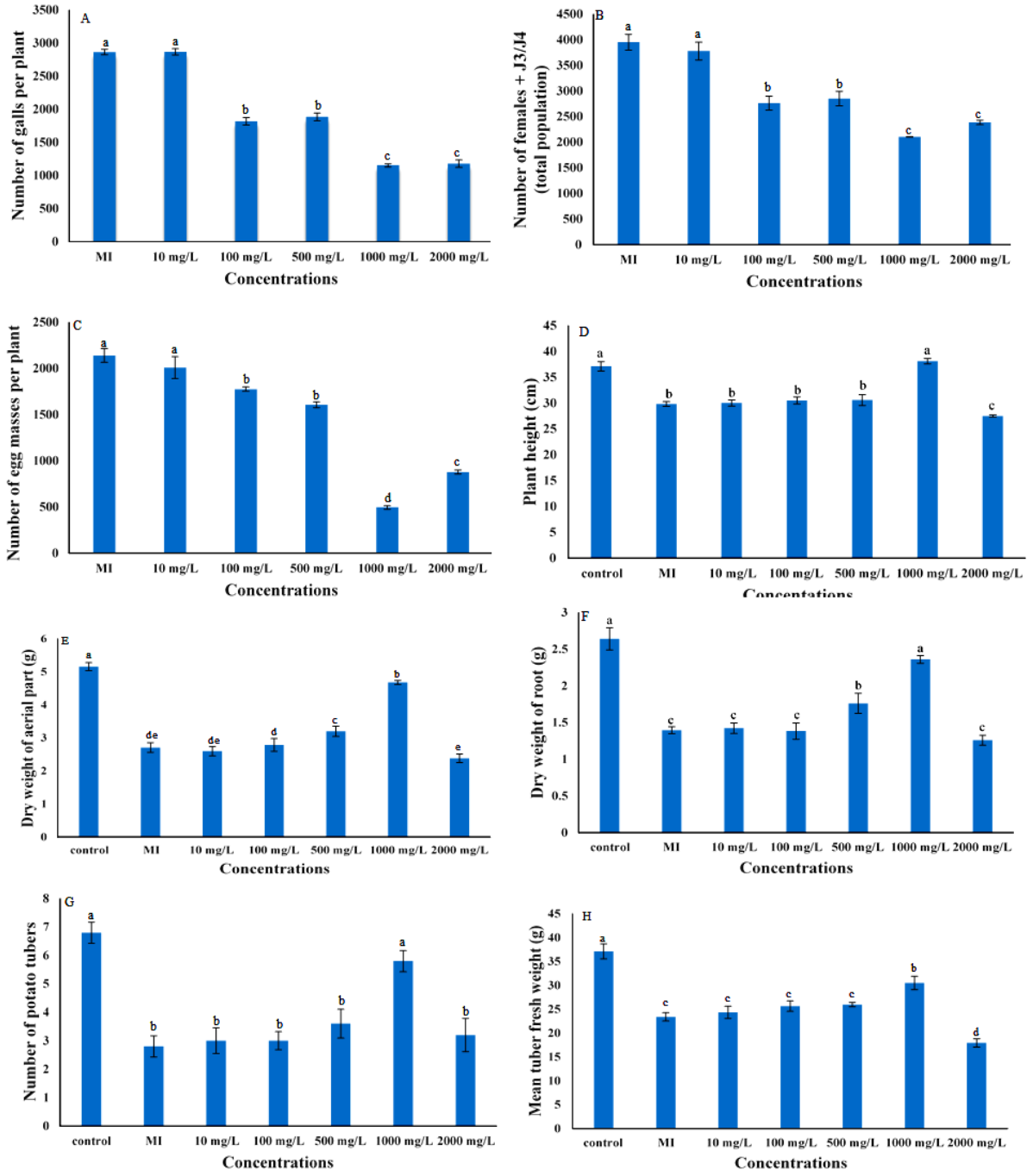
براساس نتایج تجزیه واریانس (به صورت آنالیز مستقل در هر زمان)، فعالیت POD در ۲۴ و ۷۲ ساعت پس از مایه‌زنی نماتد معنی‌دار بود. در ۲۴ ساعت، بیش‌ترین فعالیت متعلق به تیمار نماتد+سولفات منگنز بود، در حالی‌که در ۷۲ ساعت، تیمار نماتد تنها کاهش و تیمارهای منگنز به تنهایی و نماتد+سولفات منگنز افزایش معنی‌دار فعالیت را نشان دادند (شکل ۳، A).

بررسی نتایج تجزیه واریانس فعالیت CAT در ریشه‌ها نشان داد که معنی‌داری فقط در زمان‌های ۲۴ و ۴۸ ساعت پس از مایه‌زنی نماتد اتفاق افتاد. مقایسه میانگین‌ها نشان داد که تیمار سولفات منگنز به تنهایی افزایش معنی‌داری از لحاظ فعالیت CAT نسبت به شاهد بدون نماتد در ۲۴ ساعت پس از مایه‌زنی نماتد داشت، این در حالی بود که در ۴۸ ساعت پس از مایه‌زنی نماتد تفاوت معنی‌داری نسبت به شاهد دیده نشد. فعالیت CAT در ۲۴ و ۴۸ ساعت بعد از مایه‌زنی نماتد در تیمارهای نماتد به تنهایی و نماتد+سولفات منگنز کاهش معنی‌داری نسبت به شاهد بدون نماتد داشتند و این کاهش در تیمار نماتد+سولفات منگنز بیش‌تر بود (شکل ۳، B)

تجزیه واریانس PPO در ریشه‌ها، معنی داری (در سطح یک درصد) را فقط در ۴۸ ساعت بعد از مایه‌زنی نماتد اثبات کرد. مقایسه میانگین‌ها میانگین در ۴۸ ساعت بعد از مایه‌زنی نماتد آشکار کرد که تمامی تیمارها نسبت به شاهد بدون نماتد، افزایش معنی‌داری را داشتند و در این بین بیش‌ترین

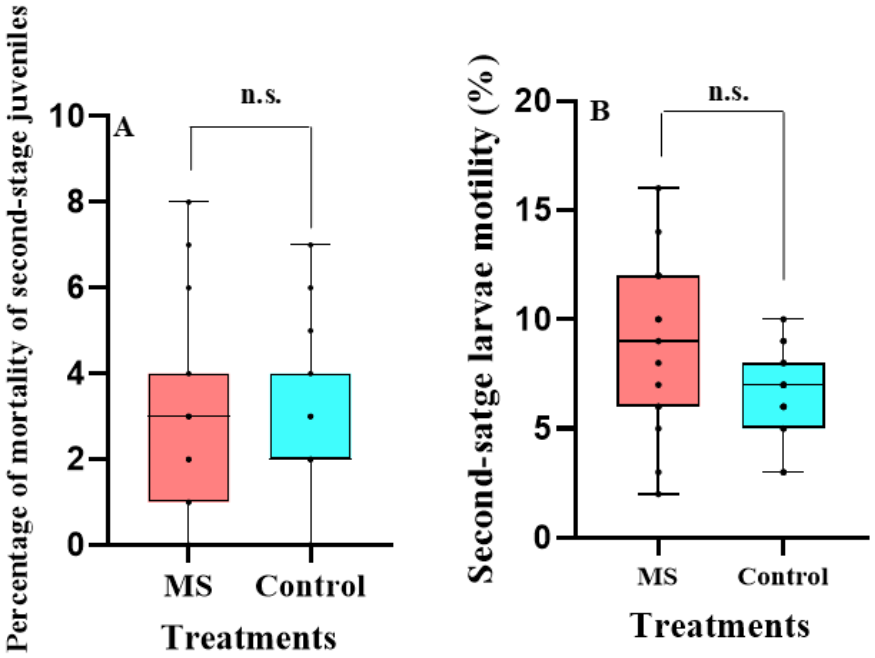
مقدار متعلق به تیمار نماتد+سولفات منگنز بود. این نتایج هم‌چنین آشکار کرد که تیمار سولفات منگنز حتی نسبت به تیمار نماتد به تنهایی افزایش معنی‌داری داشت (شکل ۳، C).

آنالیز تجزیه واریانس فعالیت دو آنزیم SOD و PAL، نیز عدم معنی‌داری تیمارهای مورد بررسی را در زمان‌های ۲۴، ۴۸ و ۷۲ ساعت پس از مایه‌زنی نماتد ثابت کرد (شکل ۳، G و H).



شکل ۱- آنالیز شاخص‌های نماتدی (A، B و C) و رشدی گیاه (D، E، F، G و H) ناشی از غلظت‌های مختلف سولفات منگنز. Control (شاهد)، MI: *M. incognita*، اعداد نمایش داده شده بر روی نمودار شامل میانگین (۱۰ تکرار حاصل از دو آزمایش) + SE می‌باشند. مقایسات میانگین براساس روش فیشر (LSD) می باشند. میانگین‌ها با حروف مشترک در هر ستون فاقد اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۵ درصد هستند.

Figure 1. Analysis of nematode indices (A, B, and C) and plant growth parameters (D, E, F, G, and H) in response to different concentrations of manganese sulfate. MI: *M. incognita*. Values on the bars represent the mean (10 replicates of two experiments) ± SE. Mean comparisons were performed using Fisher's LSD test. Means with the same letters within each column are not significantly different at the 5% probability level.



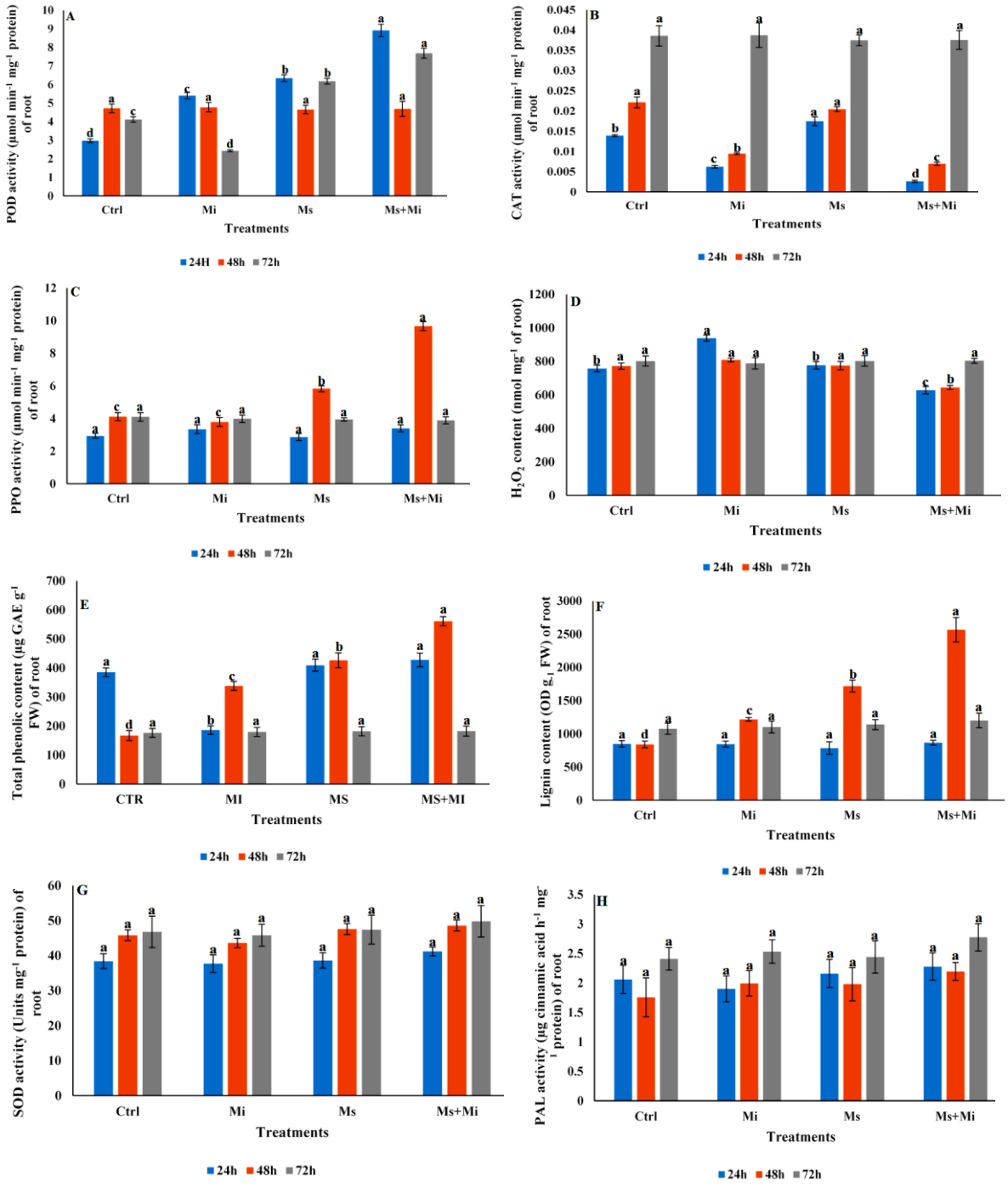
شکل ۲- بررسی درصد مرگ و میر (A) و تحرک (B) لاروهای سن دوم نماتد ریشه‌گرهی *Meloidogyne incognita* در محلول سولفات منگنز (MS) ۱۰۰۰ میلی‌گرم بر لیتر حاوی ۰/۰۲ درصد توئین ۲۰، در مقایسه با شاهد (۰/۰۲ درصد توئین ۲۰) پس از ۷۲ ساعت در شرایط آزمایشگاهی. اعداد نشان‌دهنده میانگین ۱۵ تکرار (مجموع سه آزمایش) هستند. مقایسه بین تیمارها با استفاده از آزمون Student's *t*-test انجام شد. n.s.: عدم معنی‌داری ($P \geq 0.05$).

Figure 2. Percentage mortality (A) and motility (B) of second-stage juveniles (J2s) of the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* in manganese sulfate solution (MS, 1000 mg L^{-1}) containing 0.02% Tween 20, compared with the control (0.02% Tween 20 alone), after 72 h under laboratory conditions. Values represent the mean of 15 replicates (the sum of three experiments). Comparisons between treatments were performed using the Student's t-test. n.s., not significant ($P \geq 0.05$).

آنالیز تجزیه واریانس نشان داد محتوای H_2O_2 در ریشه‌ها در ۲۴ و ۴۸ ساعت پس از مایه‌زنی نماتد معنی‌دار بود. در ۲۴ ساعت، تیمار نماتد تنها موجب افزایش و نماتد+سولفات منگنز موجب کاهش معنی‌دار H_2O_2 نسبت به شاهد شد، در حالی که سولفات منگنز تنها تفاوتی با شاهد نداشت. در ۴۸ ساعت، تنها تیمار نماتد+سولفات منگنز کاهش معنی‌دار نسبت به شاهد نشان داد (شکل ۳، D).

نتایج نشان داد تجزیه واریانس فنل ریشه‌ها در ۲۴ و ۴۸ ساعت پس از مایه‌زنی نماتد معنی‌دار بود. در ۲۴ ساعت، تیمار نماتد به‌تنهایی باعث کاهش محتوای فنل کل شد، در حالی‌که تیمارهای سولفات منگنز و نماتد+سولفات منگنز نسبت به شاهد تفاوت معنی‌داری را نشان ندادند. در ۴۸ ساعت، همه تیمارها افزایش معنی‌داری نسبت به شاهد داشتند و بیشترین فنل مربوط به نماتد+سولفات منگنز بود، پس از آن سولفات منگنز به‌تنهایی قرار گرفت (شکل ۳، E).

نتایج تجزیه واریانس محتوای لیگنین ریشه‌ها نیز معنی‌داری را در ۴۸ ساعت بعد از مایه‌زنی نماتد آشکار کرد. مقایسات میانگین محتوای لیگنین در ۴۸ ساعت بعد از مایه‌زنی نماتد نشان داد که محتوای لیگنین در تمامی تیمارها نسبت به شاهد افزایش معنی‌داری داشتند. براین اساس بیش‌ترین مقدار لیگنین، متعلق به تیمار نماتد+سولفات منگنز بود. این در حالی بود که تیمار سولفات منگنز به تنهایی در رتبه بعدی اهمیت قرار داشت (شکل ۳، F).



شکل ۳- بررسی‌های بیوشیمیایی مقاومت ناشی از سولفات منگنز (Manganese sulfate) در سیب‌زمینی نسبت به نماتد ریشه‌گرهی *Meloidogyne incognita* در ۲٤، ٤٨ و ۷۲ ساعت بعد از مایه‌زنی نماتد. A: فعالیت پراکسیداز (POD)، B: فعالیت کاتالاز (CAT)، C: فعالیت پلی‌فنل اکسیداز (PPO)، D: محتوای پراکسید هیدروژن (H_2O_2)، E: محتوای فنل، F: محتوای لیگنین، G: فعالیت سوپراکسید دیسموتاز (SOD)، H: فعالیت فنیل آلانین آمونیالیاز (PAL). Ctrl: شاهد، Mi: *M. incognita* و Ms: manganese sulfate. نتایج براساس دو بار آزمایش می‌باشد. در هر آزمایش پنج تکرار بیولوژیکی و برای هر تکرار زیستی سه تکرار فنی در نظر گرفته شد. اعداد نمایش داده شده بر روی نمودار شامل میانگین (۱۰ تکرار از دو آزمایش) + SE می‌باشند. مقایسه میانگین‌ها براساس روش فیشر (LSD) هستند. میانگین‌ها با حروف مشترک در هر ستون فاقد اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد هستند. مقایسه میانگین بین داده‌ها در هر زمان به صورت مستقل به کمک طرح کاملا تصادفی انجام گرفته است.

Figure 3. Biochemical analyses of manganese sulfate–induced resistance in potato against the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* at 24, 48, and 72 hours after nematode inoculation. A: Peroxidase (POD) activity; B: Catalase (CAT) activity; C: Polyphenol oxidase (PPO) activity; D: Hydrogen peroxide (H_2O_2) content; E: Phenol content; F: Lignin content; G: Superoxide dismutase (SOD) activity; H: Phenylalanine ammonia-lyase (PAL) activity. Ctrl: control; Mi: *M. incognita*; Ms: manganese sulfate. The results are based on two independent experiments. Each experiment included five biological replicates, and for each biological replicate, three technical replicates were performed. The values shown in the graphs represent the mean (10 replicates from two experiments) ± SE. Mean comparisons were conducted using Fisher's LSD test. Means with the same letters within each column are not significantly different at the 5% probability level. At each time point, mean comparisons among treatments were performed independently using a completely randomized design (CRD).

بحث

در این پژوهش، تأثیر سطوح مختلف سولفات منگنز بر تعامل گیاه سیب‌زمینی و نماتد ریشه‌گرهی *M. incognita* مورد بررسی قرار گرفت. نتایج به‌طور کلی نشان داد که کاربرد منگنز در غلظت ۱۰۰۰ میلی‌گرم بر لیتر می‌تواند رشد گیاه را بهبود داده و شدت آلودگی نماتدی را کاهش دهد. متناسب با نتایج این تحقیق، بررسی‌های متعدد نشان می‌دهند که منگنز به عنوان یک ریزمغزی مهم نقش بسزایی در کاهش بیماری و بهبود رشد گیاه دارد. به عنوان مثال، یک مطالعه اشاره داشت که منگنز در کاهش بیماری‌های بلاست (*Pyricularia oryzae*) در برنج و کپک سیاه برگ (*Pseudocercospora fuligena*) در گوجه‌فرنگی نقش دارد. براین‌اساس مشخص گردید که گیاهان با جذب نامناسب منگنز، قادر به محدود کردن نفوذ هیف‌های قارچی در بافت ریشه نبودند (Tripathi et al., 2022). استفاده از اسپری برگی مانان الیگوساکارید فسفریله به عنوان یک کود ارگانومینرال تجاری استخراج شده از دیواره‌ی سلولی *Saccharomyces cerevisiae* و ریزمغذی‌های روی و منگنز باعث کاهش نماتد *P. brachyurus* و بهبود رشد گیاه سویا شد. تمامی تیمارها غلظت عناصر مس، روی و منگنز را در برگ‌های سویا نسبت به شاهد افزایش دادند، که نشان‌دهنده تقویت سیستم دفاعی و بهبود تغذیه گیاه است (Conduta et al., 2020). بروز بیماری اسکب معمولی سیب‌زمینی (*Streptomyces scabies*) در خاک‌های کمی اسیدی تا خنثی، با کاربرد سولفات منگنز در زمان کاشت به‌طور چشمگیری کاهش یافته است. علاوه بر این، بهبود کلی در سلامت و ظاهر غده‌ها مشاهده شده و عملکرد آن‌ها نیز افزایش یافته است. به نظر می‌رسد که عوامل محیطی مؤثر بر توسعه بیماری اسکب، تنها از آن جهت اهمیت دارند که بر حلالیت منگنز خاک اثر می‌گذارند (McGregor & Wilson, 1966). در یک بررسی، تأثیر ترکیب تجاری Ecolife® (القاگر مقاومت) و فسفیت منگنز در مدیدیت نماتد ریشه گرهی *M. javanica* بررسی شد. نتایج نشان داد که استفاده از فسفیت منگنز در هفت روز قبل از مایه‌زنی نماند، موجب کاهش تعداد تخم به ازای گرم ریشه، در رقم مقاوم سویا شد (Puerari et al., 2013).

در پژوهشی دیگر، کاربرد گوگرد در مدیریت نماتد ریشه‌گرهی در نهالستان‌های پسته نشان داد که تیمار با ۵۰ میلی‌گرم بر کیلوگرم گوگرد همراه با پوشش خاک و کاشت بذر پس از ۴۵ روز، جمعیت نماتد را به طور معنی‌داری کاهش داد. این نتایج هم‌چنین تایید کرد که کاربرد گوگرد سبب بهبود صفات رشدی گیاه می‌گردد. این نتایج نشان‌دهنده نقش گوگرد در کاهش توان زیستی نماتد است (Farzipour et al., 2024). در یک آزمایش میدانی دو ساله روی بیماری شانکر باکتریایی کیوی (*Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae*) مشخص شد که کاربرد گوگرد با غلظت ۲-۱/۵ کیلوگرم بر متر مکعب بیش از ۷۰ درصد بیماری را کاهش داد. این اثر با افزایش سطح اسید سالیسیلیک و کاهش جاسمونیک اسید همراه بود. هم‌چنین بیان ژن‌های کلیدی مسیر دفاعی اسید سالیسیلیک از جمله *AcPR-1*[۱] و *AcICS1*[۲] افزایش یافت و در نتیجه محتوای اسید سالیسیلیک در برگ‌ها بالا رفت. همزمان بیان ژن *AcPAL*[۳] به‌عنوان اولین ژن کلیدی بیوسنتز لیگنین افزایش

[۱] *Pathogenesis-related protein-1*

[۲] *Isochorismate synthase 1*

[۳] *Phenylalanine ammonia lyase*

یافت و تجمع لیگنین در ساقه‌ها به‌طور قابل توجهی مشاهده شد. افزون بر این، فعالیت آنزیم اندوکیتیناز نیز افزایش معنی‌داری داشت. این نتایج نشان می‌دهد که گوگرد می‌تواند از طریق فعال‌سازی مسیر دفاعی اسید سالیسیلیک و مقاومت SAR پاسخ ایمنی گیاه را در برابر بیمارگرها تقویت کند (Zhang et al., 2021). این نتایج، مطابق با بررسی ما می‌باشد زیرا سولفات منگنز استفاده شده در پژوهش اخیر، علاوه بر تأمین منگنز، منبعی از گوگرد نیز به شمار می‌رود. در واقع می‌توان چنین فرض کرد که بخشی از کارایی سولفات منگنز در کاهش جمعیت نماتد و القای مقاومت در گیاه، به گوگرد موجود در آن مربوط می‌باشد. بنابراین، در بررسی اخیر، اثرات سولفات منگنز در کاهش شاخص‌های نماتدی می‌تواند هم به نقش منگنز به عنوان عامل القاگر مقاومت و هم به حضور یون سولفات و گوگرد نسبت داده شود که احتمالا حضور این دو عامل، کارایی بیش‌تری در مدیریت نماتدهای ریشه‌گرهی دارد.

منگنز یکی از عناصر ضروری برای عملکرد بهینه فتوسیستم II و فرایند فتوسنتز است و در فعال‌سازی آنزیم‌های چرخه کربس، متابولیسم نیتروژن، سنتز پروتئین و رشد سلولی نقش دارد. وجود مقدار بهینه آن موجب افزایش رشد رویشی و وزن خشک گیاه می‌شود. سولفات نیز منبع اصلی گوگرد بوده و در سنتز اسیدهای آمینه گوگرددار (متیونین و سیستئین)، پروتئین‌ها، آنزیم‌ها، هورمون‌ها، کلروفیل و ترکیبات ثانویه مؤثر در رشد نقش دارد. تأمین کافی آن باعث بهبود فتوسنتز و افزایش بیوماس می‌گردد (De Bont et al., 2022; Narayan et al., 2023). بنابراین، افزایش رشد سیب‌زمینی آلوده به نماتد ریشه‌گرهی پس از تیمار با سولفات منگنز منطقی و قابل انتظار است.

با توجه به اینکه غلظت ۱۰۰۰ میلی‌گرم بر لیتر سولفات منگنز در شرایط آزمایشگاهی اثری بر مرگ‌ومیر و تحرک لاروهای نماتد ریشه‌گرهی نداشت، به‌نظر می‌رسد کاهش صفات نماتدی در سیب‌زمینی ناشی از القای مقاومت گیاه باشد. بنابراین در این پژوهش، آزمون‌های بیوشیمیایی برای تأیید این فرضیه و شفاف‌سازی سازوکارهای دقیق مقاومت القاشده توسط سولفات منگنز انجام شد.

مطالعات بیوشیمیایی در گیاهان سیب‌زمینی نشان می‌دهد که سولفات منگنز می‌تواند پاسخ دفاعی گیاه را در برابر نماتد ریشه‌گرهی تحریک کند. این تحریک شامل تغییراتی در فعالیت آنزیم‌های دفاعی و محتوای ترکیبات مهم مانند H_2O_2، فنل و لیگنین است. پاسخ دفاعی گیاهان به تهاجم نماتدها یک فرآیند پیچیده بیوشیمیایی است که شامل فعال‌سازی آنزیم‌های مختلف و تولید ترکیبات ثانویه می‌شود. این سازوکارهای دفاعی به گیاه کمک می‌کنند تا با مهاجم مقابله نموده و آسیب را به حداقل برسانند (Asadi-Sardari et al., 2022a; Asadi-sardari et al., 2022b). در این بررسی مشخص گردید که فعالیت POD در ۲۴ ساعت اولیه در تیمارهای نماتد به تنهایی، سولفات منگنز به تنهایی، و ترکیب نماتد و سولفات منگنز، افزایش معنی‌داری نسبت به شاهد داشتند و بالاترین فعالیت متعلق به تیمار نماتد+سولفات منگنز بود. این افزایش فعالیت POD نشانگر پاسخ دفاعی گیاه سیب‌زمینی است و می‌تواند در سنتز لیگنین نقش داشته باشد. لیگنین یک پلیمر پیچیده است که دیواره‌های سلولی را تقویت کرده و به عنوان یک سد فیزیکی در برابر نماتد عمل می‌کند. همچنین، پراکسیدازها در تولید گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) نقش دارد که در سطوح کنترل‌شده، به عنوان مولکول‌های سیگنالی در دفاع گیاه عمل می‌کنند (Asadi-Sardari et al., 2022a). در این بررسی، هم‌چنین در ۷۲ ساعت بعد از مایه‌زنی نماتد، تیمار نماتد به تنهایی کاهش معنی‌داری در فعالیت POD نسبت به شاهد نشان داد، در حالی که تیمارهای منگنز به تنهایی و نماتد+منگنز افزایش معنی‌داری داشتند. این نشان می‌دهد که سولفات منگنز می‌تواند به حفظ پاسخ دفاعی گیاه در طولانی مدت کمک کند و از تضعیف آن در حضور نماتد جلوگیری کند.

کاتالاز یک آنزیم مهم آنتی‌اکسیدانی است که H_2O_2 را به آب و اکسیژن تجزیه می‌کند و به این ترتیب از تجمع زیاد ROS که می‌تواند به سلول آسیب برساند، جلوگیری می‌کند (Riseh et al., 2024). براساس نتایج بررسی اخیر، فعالیت CAT در ۲۴ و ۴۸ ساعت بعد از مایه‌زنی نماتد، در تیمارهای نماتد به تنهایی و نماتد+سولفات منگنز کاهش معنی‌داری نسبت به شاهد نشان داد و این کاهش در تیمار ترکیبی بیش

تر بود. این کاهش ممکن است نشان‌دهنده تغییر در سازوکارهای تنظیم ROS باشد که گیاه را برای مبارزه با نماتد فعال می‌کند. در برخی مطالعات، مقاومت با افزایش آنزیم CAT (Lobna et al., 2017) و در برخی دیگر، مقاومت با کاهش آنزیم CAT (Leonetti & Molinari, 2020) همراه می‌باشد. Date et al. (2000) و Mittler (2002) اشاره کردند که غلظت‌های بالاتر H_2O_2 سبب مرگ برنامه‌ریزی شده می‌گردد اما غلظت‌های پایین‌تر در واکنش‌های دفاعی مختلف چون تقویت ساختار دیواره‌ی سلولی، تولید فیتوآلکسین‌ها و افزایش مقاومت گیاهان به استرس‌های مختلف نقش دارد. بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که آنزیم CAT از طریق کنترل سطح H_2O_2 می‌تواند سبب واکنش‌های دفاعی متعدد در گیاهان گردد.

در ۲۴ ساعت پس از مایه‌زنی نماتد، تیمار نماتد به تنهایی افزایش معنی‌داری در محتوای H_2O_2 نسبت به شاهد نشان داد، در حالی که تیمار سولفات منگنز به تنهایی تفاوت معنی‌داری با شاهد نداشت. این افزایش H_2O_2 در پاسخ به نماتد می‌تواند به عنوان یک مولکول سیگنالی برای فعال‌سازی ژن‌های دفاعی عمل کند (Dat et al., 2000; Mittler, 2002). جالب اینجاست که تیمار نماتد+سولفات منگنز کاهش معنی‌داری در محتوای H_2O_2 نسبت به شاهد نشان داد. کاهش محتوای H_2O_2 در تیمار ترکیبی حتی ۴۸ ساعت پس از مایه‌زنی نماتد مشاهده شد. این کاهش H_2O_2 در تیمار ترکیبی ممکن است نشان‌دهنده تنظیم بهتر و کنترل استرس اکسیداتیو توسط سولفات منگنز باشد، که از آسیب‌های ناشی از تجمع بیش از حد H_2O_2 جلوگیری می‌کند (Dat et al., 2000; Mittler, 2002).

فعالیت PPO در ریشه‌ها تنها ۴۸ ساعت پس از مایه‌زنی نماتد معنی‌دار بود. در این زمان، تمامی تیمارها افزایش معنی‌داری در فعالیت PPO نسبت به شاهد نشان دادند و بالاترین فعالیت در تیمار نماتد+سولفات منگنز مشاهده شد. این افزایش می‌تواند به علت اثر هم‌افزای سولفات منگنز و تحریک ناشی از حمله نماتد باشد. حمله نماتد باعث فعال شدن پاسخ‌های دفاعی پایه گیاه می‌شود، و منگنز با نقش خود در سنتز و فعال‌سازی بسیاری از آنزیم‌ها، از جمله اکسیدوردوکتازها (به ویژه PPO)، می‌تواند این پاسخ را تقویت کند. به عبارت دیگر، حضور همزمان نماتد به عنوان محرک زیستی و منگنز به عنوان محرک غیرزیستی موجب افزایش سینرژیک فعالیت PPO شده است (Monteiro et al., 2016; Khoshru et al., 2023). در واقع پلی‌فنل‌اکسیدازها با اکسیداسیون ترکیبات فنلی به کینون‌ها، علاوه بر ایجاد محیط سمی اطراف بیمارگر، در مسیر تشکیل لیگنین و سایر پلیمرهای دیواره سلولی نقش دارند. این ترکیبات موجب استحکام دیواره سلولی شده و به عنوان سد فیزیکی در برابر نفوذ نماتد عمل می‌کنند (Li et al., 2025). افزایش فعالیت PPO نشان‌دهنده تقویت دفاع شیمیایی گیاه در برابر تهاجم نماتد است.

براساس نتایج این بررسی مشخص گردید که تیمار نماتد به تنهایی کاهش معنی‌داری در محتوای فنل کل در ۲۴ ساعت بعد از مایه‌زنی نماتد داشت، در حالی که تیمارهای سولفات منگنز به تنهایی و نماتد+سولفات منگنز تفاوت معنی‌داری از نظر کاهش، نسبت به شاهد نشان ندادند. هم‌چنین محتوای فنل کل در ۴۸ ساعت بعد از مایه‌زنی نماتد در تمامی تیمارها افزایش معنی‌داری را نسبت به شاهد نشان دادند و در این بین، بیش‌ترین مقدار متعلق به تیمار ترکیبی نماتد و سولفات منگنز بود. افزایش فنل در حضور سولفات منگنز، نشان‌دهنده‌ی تقویت دفاع شیمیایی گیاه توسط این ترکیب می‌باشد. ترکیبات فنلی نقش مهمی در دفاع گیاه دارند، زیرا می‌توانند به عنوان آنتی‌اکسیدان عمل کنند، دیواره سلولی را تقویت کنند و حتی به طور مستقیم برای بیمارگرها سمی باشند (Xu & Wang, 2025).

محتوای لیگنین در ۴۸ ساعت پس از مایه‌زنی نماتد، در تمامی تیمارها نسبت به شاهد افزایش معنی‌داری نشان داد. بالاترین میزان لیگنین در تیمار نماتد+سولفات منگنز و سپس در تیمار سولفات منگنز به تنهایی مشاهده شد. به‌طور کلی، منگنز یک ریزمغذی ضروری برای گیاهان است و در فرایندهای فیزیولوژیکی مختلف، از جمله فعال‌سازی آنزیم‌های دخیل در بیوسنتز لیگنین، نقش حیاتی دارد (Alejandro et al., 2020). لیگنین یک جزء اصلی دیواره سلولی گیاه است که استحکام مکانیکی به آن می‌بخشد.

افزایش لیگنین به عنوان یک مانع فیزیکی قوی‌تر در برابر نفوذ نماتد عمل می‌کند و از انتشار آن در بافت‌های گیاه جلوگیری می‌کند (Tiwari et al., 2025).

در تیمارهای حاوی سولفات منگنز، فعالیت POD به طور معنی‌داری افزایش یافت، در حالی که محتوای H_2O_2 در برخی زمان‌ها کاهش نشان داد. این الگو با نقش POD در گیاهان سازگار است، پراکسیدازها H_2O_2 را به عنوان عامل اکسیداتیو برای اتصال فنل‌ها به لیگنین و سایر پلیمرهای دیواره سلولی مصرف می‌کنند. بنابراین افزایش فعالیت POD باعث استفاده از H_2O_2 موجود و کاهش نسبی آن می‌شود، در حالی که همین آنزیم‌ها با اکسید کردن فنل‌ها، دیواره سلولی را تقویت کرده و سد فیزیکی محکمی در برابر نفوذ نماتد ایجاد می‌کنند (Asadi-Sardari et al., 2022a). همزمان، فعالیت CAT در تیمارهای منگنز به تنهایی افزایش نشان داد و در تیمارهای ترکیبی (نماتد+ سولفات منگنز) کاهش نسبی داشت. کاتالاز H_2O_2 اضافی را به آب و اکسیژن تجزیه می‌کند و از تجمع بیش از حد ROS که می‌تواند به سلول آسیب برساند، جلوگیری می‌کند (Riseh et al., 2024). بنابراین، افزایش POD و کنترل نسبی H_2O_2 توسط CAT نشان می‌دهد که گیاه توانسته است پاسخ دفاعی موثری ایجاد کند بدون اینکه آسیب اکسیداتیو رخ دهد. این تعادل بین تولید H_2O_2 توسط POD و حذف آن توسط CAT، همزمان با سنتز فنل‌ها و لیگنین، تقویت دیواره سلولی و ایجاد مانع فیزیکی در برابر نماتد، سازوکار مقاومت القایی ناشی از سولفات منگنز را توضیح می‌دهد. مشابه بررسی حال حاضر، تریپاتی و همکاران (۲۰۲۲) نیز به نقش منگنز در مقاومت گیاه در برابر بیماری‌ها اشاره داشته و بیان کردند منگنز بر بیوسنتز لیگنین و سایر عملکردهای متابولیکی گیاه تأثیر می‌گذارد. این امر در فعال‌سازی سازوکارهای دفاعی گیاه در برابر بیمارگرها حیاتی است (Tripathi et al., 2022). در مطالعه‌ای، تأثیر سولفات منگنز و کمپلکس‌های منیزیم-آمینواسید را بر روی سازوکارهای دفاعی خیار در برابر سفیدک پودری را مورد بررسی قرار دادند. نتایج به طور کلی آشکار کرد که کاربرد منگنز قبل از آلودگی با عامل سفیدک پودری، سبب تقویت ساختارهای دفاعی گیاه می‌شود که در نهایت سبب ممانعت از شدت بیماری می‌گردد (Eskandari et al., 2018).

به طور کلی، نتایج نشان می‌دهد که سولفات منگنز با بالا بردن فعالیت POD و PPO و افزایش محتوای فنل و لیگنین در ریشه‌های سیب‌زمینی، توانایی گیاه را برای ایجاد سدهای فیزیکی و شیمیایی در برابر نماتد افزایش می‌دهد. کاهش کنترل‌شده H_2O_2 در تیمار ترکیبی نشان‌دهنده تنظیم بهتر ROSو جلوگیری از آسیب اکسیداتیو است، در حالی که کاهش CAT در تیمار ترکیبی ممکن است نشان‌دهنده تغییر در تعادل آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و هدایت انرژی گیاه به مسیرهای دفاعی باشد. در مجموع این سازوکارها سبب افزایش مقاومت سیب‌زمینی در برابر نماتد ریشه‌گرهی می‌شود.

سپاس‌گزاری

بدین‌وسیله از حمایت‌های مالی دانشگاه فردوسی مشهد در انجام این پژوهش قدردانی می‌گردد. این مقاله حاصل بخشی از نتایج طرح پژوهشی مرتبط با رساله دکتری به شماره طرح ۴۷۸۲۲ می‌باشد. هم‌چنین از دانشگاه جیرفت به خاطر فراهم کردن امکانات آزمایشگاهی جهت انجام آزمایش‌ها قدردانی می‌گردد.

REFERENCES

Asadi-Sardari, A., Mahdikhani-Moghadam, E., & Zaki-Aghl, M. (2022a). The biochemical changes in two moderately resistant and highly susceptible tomato cultivars at the later stages of *Meloidogyne javanica* infection. *Nematology*, *24* (10), 1085–1103. https://doi.org/10.1163/15685411-bja10193

Asadi-Sardari, A., Mahdikhani-Moghadam, E., Zaki-Aghl, M., & Vetukuri, R. R. (2022b). Constitutive and inducible expression of genes related to salicylic acid and ethylene pathways

in a moderately resistant tomato cultivar leads to delayed development of *Meloidogyne javanica*. *Agriculture*, *12* (12), 2122. https://doi.org/10.3390/agriculture12122122

Alejandro, S., Höller, S., Meier, B., & Peiter, E. (2020). Manganese in plants: from acquisition to subcellular allocation. *Frontiers in plant science*, *11*, 300. https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00300

Azaryan, A., Atighi, M. R., & Shams-Bakhsh, M. (2024). Infection of tomato plants by tomato yellow leaf curl virus (TYLCV) potentiates the ethylene and salicylic acid pathways to fend off root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*) parasitism. *Plant Physiology and Biochemistry*, *217*, 109271. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2024.109271

Bloem, E., Haneklaus, S. & Schnug, E. (2015). Milestones in plant sulfur research on sulfur-induced-resistance (SIR) in Europe. *Frontiers in Plant Science*, *5*, 779. https://doi.org/https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00779

Bradford, M. M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical biochemistry*, *72*, 248–254. https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3

Capaldi, F.R., Gratão, P. L., Reis, A. R., Lima, L. W., & Azevedo, R. A. (2015). Sulfur metabolism and stress defense responses in plants. *Tropical plant biology*, *8* (3), 60–73. https://doi.org/10.1007/s12042-015-9152-1

Chance, B. & Maehly, A. C. (1955). Assay of catalases and peroxidases. *Methods in Enzymology*, *2*, 764–775.

Conduta, N. S., Silva, M. T. R. E., Rinaldi, L. K., & Dias-Arieira, C. R. (2020). Interaction between resistance inducer and micronutrients on the control of root-lesion nematode and the development of soybean plants. *Revista Caatinga*, *33* (3), 591–598. https://doi.org/10.1590/1983-21252020v33n302rc

Dat, J., Vandenabeele, S., Vranova, E., Montagu, M. Van, Inzé, D., & Van Breusegem, F. (2000). Dual action of the active oxygen species during plant stress responses. *Cellular and Molecular Life Sciences*, *57* (5), 779–795. https://doi.org/10.1007/s000180050041

De Bont, L., Donnay, N., Couturier, J. & Rouhier, N. (2022). Redox regulation of enzymes involved in sulfate assimilation and in the synthesis of sulfur-containing amino acids and glutathione in plants. *Frontiers in Plant Science*, *13*, 958490. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.958490

Eskandari, S., Khoshgoftarmanesh, A. H., & Sharifnabi, B. (2018). The effect of foliar-applied manganese in mineral and complex forms with amino acids on certain defense mechanisms of cucumber (*Cucumis sativus* L.) against powdery mildew. *Journal of Plant Growth Regulation*, *37* (2), 481–490. https://doi.org/10.1007/s00344-017-9747-x

Farzipour, H., Zeynadini Riseh, A., Sahhafi, S. R., & Karimi, H. R. (2024). Effect of different sulfur concentrations and its application method in the control of root-knot nematode in four pistachio cultivars. *Plant Protection (Scientific Journal of Agriculture)*, *47* (2), 1–18. https://doi.org/10.22055/ppr.2024.46812.1742

Hariprasad, P., Chandrashekar, S., Singh, S. B., & Niranjana, S. R. (2014). Mechanisms of plant growth promotion and disease suppression by *Pseudomonas aeruginosa* strain 2apa. *Journal of Basic Microbiology*, *54* (8), 792–801. https://doi.org/10.1002/jobm.201200491

Hu, X., Jiang, H., Liu, Z., Gao, M., Liu, G., Tian, S., & Zeng, F. (2025). The global potato-processing industry: A review of production, products, quality and sustainability. *Foods*, *14*(10), 1758. https://doi.org/10.3390/foods14101758

Huber, D. M., & Haneklaus, S. (2007). Managing nutrition to control plant disease. *Landbauforschung Volkenrode*, *57* (4), 313.

Khanna, K., Sharma, A., Ohri, P., Bhardwaj, R., Abd_Allah, E. F., Hashem, A., et al. (2019). Impact of plant growth promoting rhizobacteria in the orchestration of Lycopersicon esculentum Mill. resistance to plant parasitic nematodes: a metabolomic approach to evaluate defense responses under field conditions. *Biomolecules*, *9* (11), 676. https://doi.org/10.3390/biom9110676

Kheyri, F., & Taheri, P. (2021). The role of biological and chemical inducers in activating bean defense responses against *Rhizoctonia solani*. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, *116*, 101718. https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2021.101718

Khoshru, B., Mitra, D., Nosratabad, A. F., Reyhanitabar, A., Mandal, L., Farda, B., ... & Mohapatra, P. K. D. (2023). Enhancing manganese availability for plants through microbial potential: A sustainable approach for improving soil health and food security. *Bacteria*, *2* (3), 129-141. https://doi.org/10.3390/bacteria2030010

Khorami S, & Moghaddam M. H. (2021). Evaluation and analysis of the production, consumption, and market of potato in Iran. *Food Research 1* (1), 1-17. https://doi.org/10.30560/fr.v1n1p1

Köhl, J., Kolnaar, R., & Ravensberg, W. J. (2019). Mode of action of microbial biological control agents against plant diseases: relevance beyond efficacy. *Frontiers in plant science*, *10*, 845. https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00845

Kruse, C., Jost, R., Lipschis, M., Kopp, B., Hartmann, M. & Hell, R. (2007). Sulfur-enhanced defence: effects of sulfur metabolism, nitrogen supply, and pathogen lifestyle. *Plant Biology*, *9* (5), 608–619. http://dx.doi.org/10.1055/s-2007-965432

Künstler, A., Gullner, G., Ádám, A. L., Kolozsváriné Nagy, J., & Király, L. (2020). The versatile roles of sulfur-containing biomolecules in plant defense- A road to disease resistance. *Plants*, *9* (12), 1705. https://doi.org/10.3390/plants9121705

Leonetti, P., & Molinari, S. (2020). Epigenetic and metabolic mechanisms in plant resistance to root-knot nematodes. *International Journal of Molecular Sciences*, *21* (20), 7759. https://doi.org/10.20944/preprints202009.0473.v1

Li, Q., Xu, X., Yao, H., Li, Y., Ning, D., Tian, J., Hu, X., & Yang, Y. (2025). New strategy for controlling root-knot nematodes: research on the resistance of tobacco grafting progenies to root-knot nematodes. *Frontiers in Plant Science*, *16*, 1636579. https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1636579

Lim-Hing, S., Gandhi, K. J. K., & Villari, C. (2024). The role of manganese in tree defenses against pests and pathogens. *Plant Physiology and Biochemistry, 210*, 108641. http://dx.doi.org/10.1016/j.plaphy.2024.108641

Liu, M.-Y., Peng, D.-L., Wen, S. U., Xiang, C., Jian, J.-Z., Zhao, J., Peng, H., Liu, S. M., Kong, L. A., Dai, L. Y., Huang, W. K., & Liu, J. (2022). Potassium sulphate induces resistance of rice against the root-knot nematode *Meloidogyne graminicola*. *Journal of Integrative Agriculture, 21* (11), 3263–3277. https://doi.org/10.1016/j.jia.2022.08.002

Lobna, H., Aymen, E. M., Hajer, R., Naima, M.-B., & Najet, H. R. (2017). Biochemical and plant nutrient alterations induced by *Meloidogyne javanica* and *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis* lycopersici co-infection on tomato cultivars with differing level of resistance to *M. javanica*. *European Journal of Plant Pathology*, *148* (2), 463–472. https://doi.org/10.1007/s10658-016-1104-6.

McGregor, A. J., & Wilson, G. C. S. (1966). The influence of manganese on the development of potato scab. *Plant and Soil*, *25* (1), 3–16. https://doi.org/10.1007/BF01347957.

Mittler, R. (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in plant science*, *7* (9), 405–410.

Monteiro, A. C. A., de Resende, M. L. V., Valente, T. C. T., Ribeiro Junior, P. M., Pereira, V. F., da Costa, J. R., & da Silva, J. A. G. (2016). Manganese phosphite in coffee defence against *Hemileia vastatrix*, the coffee rust fungus: Biochemical and molecular analyses. *Journal of Phytopathology*, *164* (11-12), 1043-1053. https://doi.org/10.1111/jph.12525.

Narayan, O. P., Kumar, P., Yadav, B., Dua, M., & Johri, A. K. (2023). Sulfur nutrition and its role in plant growth and development. *Plant Signaling and Behavior*, *18* (1), 2030082. https://doi.org/10.1080/15592324.2022.2030082

Ochoa-Alejo, N., & Gómez-Peralta, J. E. (1993). Activity of enzymes involved in capsaicin biosynthesis in callus tissue and fruits of chili pepper (*Capsicum annuum* L.). *Journal of Plant Physiology*, *141* (2), 147–152. https://doi.org/10.1016/S0176-1617(11)80751-0

Pérez, C. D. P., Pozza, E. A., Pozza, A. A. A., Elmer, W. H., Pereira, A. B., Guimarães, D. D. S. G., Monterio, A. C. A., & Rezende, M. L. V. D. (2020). Boron, zinc and manganese suppress rust on coffee plants grown in a nutrient solution. *European Journal of Plant Pathology*, *156* (3), 727–738. https://doi.org/10.1007/s10658-019-01922-9

Puerari, H. H., Dias-Arieira, C. R., Tavares-Silva, C. A., de Oliveira Arieira, J., Biela, F., & Poletine, J. P. (2013). Ecolife® and manganese phophite in the control of *Meloidogyne javanica* and in the development of soybean cultivars susceptible and resistant to the nematode. *Nematropica*, 105-112.

Riseh, R. S., Fathi, F., Vatankhah, M., & Kennedy, J. F. (2024). Catalase-associated immune responses in plant-microbe interactions: A review. *International Journal of Biological Macromolecules, 280*, 135859. https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2024.135859

Sadasivam, S., & Manickam, A. (1996). Carbohydrates. In: S. Sadasivam, & A. Manickam (Eds.), *Methods in biochemistry* (pp. 11-12). New Age International Pvt. Ltd.

Santana-Gomes, S. D. M., Dias-Arieira, C. R., Roldi, M., Santo Dadazio, T., Marini, P. M., & Oliveira Barizatilde, D. A. de (2013) Mineral nutrition in the control of nematodes. *African Journal of Agricultural Research, 8* (21), 2413–2420. https://doi.org/10.5897/AJARx12.00

Seevers, P. M., & Daly, J. M. (1970). Studies on wheat stem rust resistance controlled at the Sr6 locus. I. The role of phenolic compounds. *Phytopathology, 60*, 1322-1328. https://doi.org/10.1094/Phyto-60-1322

Sharma, P., Jha, A. B., & Dubey, R. S. (2025). Utilizing manganese-based nanoparticles for enhancing environmental stress resilience and productivity of plants. *Environmental Science: Nano, 12* (5), 2580–2602. https://doi.org/10.1039/D5EN00292C

Sibirev, A. V. (2024). Comprehensive evaluation of fertilizer treatments on biometric traits and marketable tuber weight across diverse potato varieties. *Frontiers in Sustainable Food Systems, 8*, 1453885. https://doi.org/10.3389/fsufs.2024.1453885

Siguemoto, E. S., & Gut, J. A. W. (2017). Validation of spectrophotometric microplate methods for polyphenol oxidase and peroxidase activities analysis in fruits and vegetables. *Food Science and Technology, 37* (1), 148–153.

Spann, T. M. & Schumann, A. W. (2009). The role of plant nutrients in disease development with emphasis on citrus and huanglongbing. *Proceedings of the Florida State Horticultureal Society, 122*. 169-171.

Suzuki, S., Suzuki, Y., Yamamoto, N., Hattori, T., Sakamoto, M., & Umezawa, T. (2009). High-throughput determination of thioglycolic acid lignin from rice. *Plant Biotechnology, 26* (3), 337–340.

Tiwari, R. K., Goswami, S. K., Gujjar, R. S., Kumar, R., Kumar, R., Lal, M. K., & Kumari, M. (2025). Mechanistic insights on lignin-mediated plant defense against pathogen infection. *Plant Physiology and Biochemistry, 228*, 110224. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2025.110224

Tripathi, R., Tewari, R., Singh, K. P., Keswani, C., Minkina, T., Srivastava, A. K., Corato, U. D., & Sansinenea, E. (2022). Plant mineral nutrition and disease resistance: A significant linkage for sustainable crop protection. *Frontiers in Plant science, 13*, 883970. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.883970

Velikova, V., Yordanov, I., & Edreva, A. (2000). Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain-treated bean plants: protective role of exogenous polyamines. *Plant science, 151* (1), 59–66. https://doi.org/10.1016/S0168-9452(99)00197-1

Vovlas, N., Mifsud, D., Landa, B. B., & Castillo, P. (2005). Pathogenicity of the root-knot nematode *Meloidogyne javanica* on potato. *Plant pathology, 54* (5), 657–664. https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2005.01244.x

Whitehead, A. G., & Hemming, J. R. (1965). A comparison of some quantitative methods of extracting small vermiform nematodes from soil. *Annals of Applied Biology, 55* (1), 25–38. https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1965.tb07864.x

Xu, L., & Wang, X. (2025). A comprehensive review of phenolic compounds in horticultural plants. *International Journal of Molecular Sciences, 26* (12), 5767. https://doi.org/10.3390/ijms26125767

Zhang, L., & Gleason, C. (2020). Enhancing potato resistance against root-knot nematodes using a plant-defence elicitor delivered by bacteria. *Nature plants*, *6* (6), 625–629. https://doi.org/10.1038/s41477-020-0689-0

Zhang, Z., Long, Y., Yin, X., & Yang, S. (2021). Sulfur-induced resistance against *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* via triggering salicylic acid signaling pathway in kiwifruit. *International Journal of Molecular Sciences*, *22* (23), 12710. https://doi.org/10.3390/ijms222312710

© 2026 by the authors. Licensee SCU, Ahvaz, Iran. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International (CC BY-NC 4.0 license) (http://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/.