مقاله مروری

مروری بر نقش و کاربرد مخمرها در مهار زیستی بیماری‌های گیاهی

لاچین مختارنژاد[۱]، محسن فرزانه[۲]

۱- بخش تحقیقات گیاه‌پزشکی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی آذربایجان غربی، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، ارومیه، ایران

۲- گروه کشاورزی، پژوهشکده گیاهان و مواد اولیه دارویی دانشگاه شهید بهشتی، اوین، تهران، ایران

مسئول مکاتبات: لاچین مختارنژاد، پست الکترونیک: l.mokhtarnejad@gmail.com

تاریخ دریافت: ۹۹/۱۱/۲۰ ۸(۱) ۱۳۷-۱۵۷ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۰/۰۲/۲۰

چکیده

در شرایطی که عوامل بیماری‌زای گیاهی خسارت زیادی در مراحل مختلف داشت و برداشت گیاهان ایجاد می‌کنند، استفاده از سموم شیمیایی سنتزی اجتناب‌ناپذیر بوده و خسارت‌های جبران‌ناپذیری برای محیط زیست و سلامت انسان در پی دارد. جایگزینی سموم شیمیایی با عوامل زیستی مفید می‌تواند در کاهش این خطرات و خسارت‌ها مؤثر واقع شود. در این بین، مخمرها با توجه به گستردگی، قابلیت مهار زیستی، سازگاری با محیط زیست و ایمن بودن برای سلامت انسان، جایگزین‌های امیدوار کننده‌ای برای ترکیبات شیمیایی حفاظت از گیاهان هستند و در طی چند دهه گذشته، مطالعه بر روی سازوکارهای زیست مهاری مخمرها به‌طور گسترده‌ای صورت پذیرفته است. در این بررسی، به مرور تحقیقات اساسی در مورد سازوکارهای مخمرهای مهار زیستی (شامل رقابت ،ترشح آنزیم، تولید سم، مواد فرّار، مایکوپارازیت و القای مقاومت) به‌عنوان فاکتورهای محافظت از گیاهان پرداخته می‌شود. همچنین مروری اجمالی بر مراحل تجاری سازی و فرآورده‌های ثبت شده زیستی بر پایه مخمر ارایه شده است. بطورکلی این بررسی، کمبود مطالعات تکمیلی در مورد مکانیسم‌های مهار زیستی مخمرها و حتی مخمرهای ثبت‌شده را نشان می‌دهد. بنابراین می‌توان گفت شناسایی مکانیسم‌های مهار زیستی مخمرها با جزییات بیشتر، همچنان یکی از زمینه‌های تحقیقاتی است و درک بهتر آن‌ها می‌تواند زمینه ساز توسعه محصولات تجاری بر پایه مخمر برای حفاظت از گیاهان باشد.

واژه‌های کلیدی: مخمر، مکانیسم‌های مهار زیستی، بیمارگرهای گیاهی، تجاری‌سازی

مقدمه

در میان آنتاگونیست‌های مختلف میکروبی، مخمرها و قارچ‌های مخمرمانند به‌دلیل سازگاری بالا با محیط زیست، توانایی کنترل زیستی بالا، قابلیت سازگاری با تنش‌های محیطی و همچنین به‌دلیل قابلیت تغییرپذیری ژنتیکی از جایگاه ویژه‌ای برخوردار هستند. علاوه‌براین، در مخمرهای کنترل زیستی، یک سیستم توسعه‌یافته برای کشت، تخمیر، انبارداری و کاربرد وجود دارد (Freimoser *et al*., 2019). با توجه به اینکه هزاران سال است که از مخمرها برای تولید مواد غذایی و آشامیدنی استفاده می‌شود و همچنین در حال حاضر نقش مهمی در صنایع غذایی دارند، استفاده از مخمرها به‌طورکلی ایمن در نظر گرفته می‌شود و به راحتی توسط بازار قابل قبول و پذیرش است. مخمرهای زیستی با توجه به ویژگی‌های عالی و خصوصیات کاربردی برتر، به عنوان یک جایگزین امیدوارکننده برای قارچ‌کش‌های شیمیایی مصنوعی در نظر گرفته می‌شوند (Dukare *et al*., 2018; Liu *et al*., 2013).

مخمرها یک گروه ناهمگن از قارچ‌ها را شامل می‌شوند. واژه مخمر منعکس‌کننده موقعیت تاکسونومیکی تعریف شده‌ای نمی‌باشد و یک شکل رشدی را در سلسله قارچ‌ها تداعی می‌نماید. بعضی از زیگومیست‌ها، آسکومیست‌ها و بازیدیومیست‌ها ممکن است حالت دوشکلی داشته باشند و تحت بعضی شرایط محیطی از رشد میسلیومی به رشد مخمرمانند تغییر یابند (Pitt & Hocking, 1997). مخمرهای واقعی در شاخه‌های آسکومیکوتا و بازیدیومیکوتا واقع شده و در سراسر چرخه زندگی خود به صورت مخمری زندگی می‌کنند. روش تکثیر اولیه مخمرها غیرجنسی است که از طریق جوانه‌زدن یا تقسیم سلولی می‌باشد و به عنوان یک سازگاری جهت رشد بهتر در محیط‌های مایع است که در آن مخمرها ممکن است در حالی که در سوسپانسیون و یا در درون بیوفیلم‌هایی که در سطح محیط مایع ایجاد می‌شوند، تکثیر یابند (Schoeman *et al*., 2009). گونه‌های متعددی از مخمرها در شرایط خاص تولید میسلیوم و یا میسلیوم‌های کاذب می‌کنند. تولید زنجیره مخمری تحت شرایط کنترلی مانند دما، مواد غذایی، ترکیبات شیمیایی، اشعه و مدت زمان نگهداری افزایش می‌یابد (Kurtzman *et al*., 2011).

مخمرها که انتشار وسیعی هم در طبیعت دارند اغلب روی میوه‌ها، برگ‌ها و سایر اندام‌های گیاهی یافت می‌شوند. تعدادی در خاک، آب، دستگاه گوارش جانوران و عده‌ای نیز به صورت همزیستی با حشرات در ارتباط هستند. مخمرها عمدتاً در شرایطی با غلظت بالای نمک و قند (اسموفیلیک) قادر به رشد هستند. بسیاری از مخمرها در شرایط بی‌هوازی به خوبی رشد می‌کنند و در مقایسه با باکتری‌ها به شرایط اسیدی بسیار مقاومتر هستند. به نظر می‌رسد مخمرها نسبت به نور خورشید و خشکی بسیار مقاوم باشند (Kreger–van Rij, 1984; Pitt & Hocking, 1997). به‌عنوان مثال تعدادی از مخمرهای آسکومیستی و بازیدیومیستی از محیط‌های غیرعادی با درصد بالای کلرید سدیم جداسازی و گزارش شده‌اند (Mokhtarnejad *et al*., 2015 a, b) اغلب مخمرها مزوفیل (میانه دوست) هستند و در شرایط آزمایشگاهی برای نگهداری آن‌ها معمولادر طیف دمایی از ۲۰ تا ۲۸ درجه سلسیوس استفاده می‌شود، اما برخی از آنها سرمادوست هستند و در دمای ۴ تا ۱۵ درجه سلسیوس رشد مطلوب دارند. مخمرهای گرمادوست، گونه‌هایی هستند که در موجودات خون‌گرم مانند انسان ایجاد بیماری می‌کنند و دمای بهینه رشد آن‌ها حدود ۳۰ تا ۳۷ درجه سلسیوس است (Kreger–van Rij, 1984).

در طی چند دهه گذشته پیشرفت‌های زیادی در زمینه کنترل زیستی بر پایه مخمر شامل جداسازی و غربالگری، مکانیسم اثر، افزایش قابلیت کنترل زیستی و فرمولاسیون صورت گرفته است و چندین مخمر آنتاگونیست با عملکرد عالی در مهار زیستی به عنوان محصولات تجاری تولید و ثبت شده است. با این وجود، استفاده گسترده از مخمرهای آنتاگونیست در مدیریت بیماری‌های گیاهی هنوز با چالش‌های زیادی روبرو است و نیازمند درک عمیق‌تری از نحوه عملکرد مخمرهای آنتاگونیست در سیستم کنترل زیستی می‌باشد. در اینجا، یک مروری جامع از کاربرد مخمرهای کنترل زیستی در مهار بیماری‌های گیاهی شامل ویژگی‌های مهار زیستی، مکانیسم‌های آنتاگونیستی، تولید انبوه و فرمولاسیون، پیشرفت‌ها و برنامه‌های تجاری‌سازی ارائه شده است.

جایگاه مخمرها در مهار زیستی بیماری‌های گیاهی

از آنجایی‌که کاربرد سموم شیمیایی در مهار بیماری‌های گیاهی مشکلات سلامتی و زیست‌محیطی بسیار زیادی همراه داشته است، همواره سعی بر تولید و کاربرد عوامل زندهٔ مهار زیستی جهت کنترل یا پیشگیری بیماری‌های گیاهی بوده است. عوامل مهار زیستی به‌تنهایی یا به‌عنوان بخشی از مدیریت تلفیقی آفات برای کاهش استفاده از آفت‌کش‌ها، به‌کار گرفته می‌شود. به‌طور مثال چندین میکروارگانیسم، خصوصاً مخمرهایی که به‌صورت طبیعی بر روی سطح میوه‌ها و سبزیجات وجود دارند، برای کنترل بیماری‌های بعد از برداشت شناخته شده‌اند که برخی دارای توان بالایی در کاهش شیوع بیماری‌های قارچی بعد از برداشت روی میوه‌های مختلف در مقیاس آزمایشگاهی و همچنین در مقیاس صنعتی می‌باشند (Lima *et al*., 1997; Jijak *et al*., 1999).

تاکنون نقش بسیار مهم مخمرها در مهار زیستی بیماری‌ها اعم از انسانی و گیاهی به وضوح مشخص گردیده است. در مخمرها ویژگی‌های مطلوب دیگری وجود دارد که کاربرد آن‌ها را در مهار زیستی بیماری‌ها مورد توجه قرار داده است: به عنوان مثال مخمرها اسپورهای حساسیت‌زا برای انسان، مایکوتوکسین (زهرابه‌های ناشی از رشد بسیاری از قارچ‌های میسلیومی) یا ترکیبات آنتی‌بیوتیک (غالبا توسط بسیاری از آنتاگونیست‌های باکتریایی تولید می‌شود)، تولید نمی‌کنند (Lima *et al*., 1997; Jijak *et al*., 1999). همچنین آن‌ها معمولاً نیازهای غذایی ساده دارند و قادرند سطوح خشک را برای مدت طولانی کلونیزه کنند. به‌علاوه مخمرها سریعاً از مواد غذایی موجود استفاده کرده و قادرند تنش قارچ‌کش‌های زیادی که در مرحله بعد از برداشت استفاده می‌شوند را تحمل کنند. این میکروارگانیسم‌ها می‌توانند به سرعت روی بستره‌های با ارزش غذایی کم رشد کنند، بنابراین تولید مقادیر زیاد آن‌ها به سادگی امکان پذیر می‌باشد. مکانیسم‌های مهار زیستی ناشی از فعالیت مخمرها هیچ خطری برای مصرف‌کننده ایجاد نمی‌کند. علاوه بر این سلول‌های مخمر حاوی مقادیر زیادی ویتامین، مواد معدنی و اسیدهای آمینه مورد نیاز است به‌طوری‌که چندین گزارش در مورد تأثیرات مفید مخمرها در تغذیه وجود دارد (Druvefors, 2004). مخمرها در غلظت‌های نسبتاً پایین اکسیژن نیز توانایی رشد خود را حفظ می‌کنند (Petersson *et al*., 1998).

علی‌رغم استفاده از مخمرها به‌عنوان مدل‌های یوکاریوتی در مطالعات کاربردی بیوتکنولوژی و قارچ‌شناسی پزشکی، استفاده از مخمرهای آنتاگونیست به‌عنوان عوامل مهارزیستی هنوز به‌طور کامل مورد بهره‌برداری قرار نگرفته است. جداسازی و شناسایی مخمرها از منابع مختلف می‌تواند برای استفاده در صنایع مختلف مفید و کاربردی باشد. محدود شماری از محصولات موثر در مهار زیستی بر پایه مخمر، تجاری شده یا به مرحله مطالعات کلیدی رسیده است. مخمرها دارای مجموعه‌ای از فعالیت‌های ضد قارچی قوی و خواص موثر برای کاربرد (مانند فعالیت آنتاگونیستی قوی، قابل کشت و قابل فرموله کردن، و مقاومت به استرس‌های محیطی) هستند و درنتیجه گزینه امیدبخشی برای استفاده در مهار زیستی بیماری‌های گیاهی محسوب می‌شوند. علاوه‌براین، ارتباط نزدیک با مخمرهای مدل به ویژه *Saccharomyces cerevisiae* امکان استفاده از ابزارهای مولکولی و انبوهی از داده‌های توسعه یافته برای کاربرد هدفمند این میکروارگانیسم‌ها و مطالعات اساسی و بنیادی روی مخمرهای زیست مهار را فراهم کرده است. در ادامه، قابلیت زیست مهاری مخمرها علیه بیماری‌های پس از برداشت، بیماری‌های خاکزاد و بیماری‌های مزرعه‌ای گیاهان آورده شده است.

کنترل بیماری‌های خاکزاد

براساس گزارش‌های متعدد، مخمرها دارای توانایی کنترل کنندگی بیماری‌های قارچی خاکزاد هستند. برای مثال سه گونه از مخمرهای جداسازی شده از ریزوسفرشامل *Candida valida*، *Rhodotorulla glutinis* و *Trichosporon asahii* به‌تنهایی و یا ترکیب با یکدیگر، به‌طور معنی‌داری بوته میری گیاهچه و پوسیدگی ریشه ناشی از *Rhizoctonia solani* را کاهش داده‌اند (El–Tarabily *et al*., 2000; 2006). براساس مطالعات Kamel و همکاران در سال ۲۰۱۶، کاربرد همزمان جدایه‌های مخمری جداسازی شده از ریزوسفر خاک به طور معنی‌داری باعث کاهش خسارت قارچ بیماری‌زای *Fusarium oxysporum* f. sp. *cucumerinum* روی خیار می‌شود (Kamel *et al*., 2016). مطالعات روی برخی عوامل کنترل زیستی جداسازی شده از خاک نشان داده است که مخمر *Candida ethanolica* دارای بیشترین نقش در کنترل بیماری پژمردگی باکتریایی گوجه فرنگی و فلفل (*Ralstonia solanacearum*) در شرایط آزمایشگاه و مزرعه می‌باشند (Nguyen & Ranamukhaarachchi, 2010). از بین هفت جدایه مخمر جداسازی شده از ریشه، ساقه و برگ نخود، دو جدایه *Cryptococcus laurentii* و *Bullera sinensis* به‌طور چشمگیری باعث کاهش خسارت ناشی از *Rhizoctonia solani* گردیدند. رقابت بر سر فضا و ترشح آنزیم به‌خصوص پراکسیداز به‌عنوان مکانیسم‌های کنترل زیستی این جدایه‌ها گزارش شده‌اند (De Tenório *et al*., 2019). کاربرد مخمرهای *Candida glabrata*، *C. maltose*، *C. slooffiae*، *Rhodotorula rubra* و *Trichosporon cutaneum*

باعث کاهش بیماری پژمردگی ناشی از *Cephalosporium maydis* بر روی ذرت می‌شود. همچنین کاربرد *Saccharomyces unispora* و *Candida steatolytica* به‌طور معنی‌داری باعث کاهش خسارت ناشی از *Fusarium oxysporum* شده است (El–Mehalawy, 2004).

مخمر *Rh. glutinis* جداشده از ریزوسفر، تولید یک سیدروفور (siderophore) به‌نام اسید رودوتورولیک می‌کند، که آهن فریک را از محیط جدا می‌کند، در نتیجه جوانه‌زنی اسپور قارچ *Penicillium expansum* و *Botrytis cinerea* را مهار می‌کند (Calvente *et al*., 1999; Sansone *et al*., 2005). به‌طور مشابه، *Metschnikowia pulcherrima*، مخمر جدا شده از خاک و ریزوسفر، با تولید اسید پولچریمینیک (pulcherriminic acid) از رشد تعداد وسیعی از میکروب‌ها ممانعت می‌کند زیرا با کلاته کردن آهن، آهن را از دسترس رقبای میکروبی خارج می‌کند (Sezai *et al*., 2014).

کنترل بیماری‌های پس از برداشت

بیماری‌های پس از برداشت میوه‌ها و سبزیجات سبب زیان‌های عمده‌ای در تولید مواد غذائی می‌شود. تخمین زده می‌شود که در ایالات متحده تقریبا ۲۴ درصد میوه‌ها و سبزیجات برداشت شده به‌هدر می‌رود. در کشورهای در حال توسعه که امکانات بهداشتی و سردخانه‌ای ناچیز است، زیان‌های بعد از برداشت بیشتر است از این مقدار بوده و در بسیاری از حالات به ۵۰ درصد محصولات برداشت شده می‌رسد (Bokshi *et al*., 2000).

کپک آبی و کپک خاکستری که به‌ترتیب توسط قارچ‌های *Penicillium* app. و *Bptrytis* spp. ایجاد می‌شوند، مهم‌ترین بیماری‌های پس از برداشت محصولات باغی هستند (Jones & Aldwinckele, 1990). برای کنترل این بیماری‌ها از قارچ‌کش تیابندازول استفاده می‌شود (Koffimann & Penroes, 1987)، اما به‌دلیل گسترش جدایه‌های مقاوم به این قارچ‌کش، استفاده از آن محدود شده است (Zhou *et al*., 2001). از طرف دیگر به خاطر امکان آلودگی مواد غذایی به سموم و مشکلات باقی‌مانده سموم روی محیط زیست، گرایش عمومی تأکید بر کاهش مصرف سموم دارد. لذا پیشنهاد می‌شود که از سموم با غلظت کمتر و در تلفیق با سایر روش‌ها از جمله کاربرد آنتاگونیست‌های موفق استفاده شود (Zhou *et al*., 1999).

در سال‌های اخیر موفقیت‌های قابل ملاحظه‌ای در استفاده از آنتاگونیست‌های میکروبی برای کنترل بیماری‌های بعد از برداشت حاصل شده است. عوامل کنترل زیستی به‌تنهایی یا به‌عنوان بخشی از مدیریت تلفیقی برای کاهش استفاده از آفت‌کش‌ها، به‌کار گرفته می‌شود. در اوایل دهه ۱۹۹۰ چندین میکروارگانیسم، خصوصا مخمرها که به‌صورت طبیعی روی سطح میوه‌ها و سبزیجات وجود دارند، برای کنترل بیماری‌های بعد از برداشت شناخته شده‌اند که برخی دارای توان بالایی در کاهش شیوع بیماری‌های قارچی بعد از برداشت روی میوه‌های مختلف در مقیاس آزمایشگاهی و همچنین در مقیاس صنعتی می‌باشند (Lima *et al*., 1997; Jijak *et al*., 1994) در این بین، مخمرها و شبه مخمرهایی مانند *Debaryomyces hansenii*، *Pichia guilliermondii* برای کنترل بیماری پوسیدگی بعد از برداشت مرکبات (McLaughlin *et al*., 1990; Da Cunha *et al*., 2018) و چندین گونه از جنس *Cryptococcus* و گونه *Leucosporidium scottii* برای کنترل پوسیدگی‌های بعد از برداشت سیب و گلابی (Roberts, 1990; liu *et al*., 2013) استفاده شده‌اند. کاهش پوسیدگی ناشی از قارچ *Rhizopus* در انگور طی دوران انبارداری با پاشیدن مخمر *P. guilliermondii* پیش از برداشت روی سطح میوه‌ها گزارش شده است (Ben–Arie *et al*., 1991; Nandhini *et al*., 2019).

بر اساس گزارش El–Ghaout *et al*. (2000, 2003) مخمر *Candida saitoana* موجب تحریک واکنش‌های دفاعی در میوه سیب می‌شود. این مخمر موجب القاکردن آنزیم کیتیناز شده و در نهایت موجب تخریب ناحیهٔ تماس عامل بیماری‌زا با سلول‌های میزبان می‌شود. همچنین در این بررسی مشخص شد که مایه‌زنی مخمر *Aureobasidium pullulans* در سیب موجب افزایش فعالیت آنزیم‌های بتا–۱و۳ گلوکاناز، کیتیناز و پراکسیداز تا ۷۲ ساعت پس از مایه‌زنی می‌شود. خود زخم نیز به‌صورت طبیعی موجب افزایش میزان آنزیم‌های بتا– ۱و۳ گلوکاناز، کیتیناز و

پراکسیداز در میوهٔ سیب می‌شود، امّا میزان افزایش این آنزیم‌ها خیلی کمتر از زمانی است که مخمر به محل زخم، مایه زنی شده باشد.

بر اساس گزارش فیلونو و همکاران (Filonow *et al*., 1996) از ۲۸ جدایه مخمر علیه کپک خاکستری سیب قرمز لبنانی در مرحله انبارداری، جدایه های *Cryptococcus humicola* NRRL Y1266، *Filobasidium floriform* NRRL Y7454، *Rhodosporidium toruloides* NRRL Y1091 و *Sporobolomyces roseus* Fs–43–238 وقوع و شدت پوسیدگی سیب را مشابه قارچ‌کش کلروتالونیل کاهش دادند. در مطالعه‌ای دیگر از ۴۱ جدایه قارچ *A. pullulans* برای کنترل بیماری‌های بعد از برداشت، جدایه‌های SL236 و SL250 قادر به کنترل پوسیدگی ناشی از *Penicillium digitatum* روی گریپ‌فروت، *B. cinerea* و *Aspergillus niger* روی انگور و *B.cinerea* و *Rhizopus stolonifer* روی گوجه‌فرنگی گیلاسی بودند (Ferraz *et al*., 2016; Liu *et al*., 2013; Schena *et al*., 1999). همچنین دو جدایه ۳۱۷ و ۲۸۳ مخمر آنتاگونیست *Candida laurentii* توانایی کنترل کپک آبی ایجاد شده توسط *P. expansum* را دارا بود (Vero *et al*., 2002). اسپارادو و همکاران (Spadaro *et al*., 2002; Zhang *et al*., 2020) چهار جدایه BIO126، GA102، GS88 وGS37 از مخمر *Metcshnokowia pulcherrima* را علیه عوامل بیماری‌زای پس از برداشت سیب ازقبیل *B. cinerea*، *P. expansum*، *Alternaria* sp. و *Monillia* sp. به‌کار بردند که کنترلی مشابه با قارچ کش تیابندازول حاصل شد.

مطالعات با هدف کاهش اثر بیمارگرهای پس از برداشت محصولات نشان دادند مخمر خاک زی *Cryptococcus laurentii*، رشد قارچ‌های رشته‌ای در میوه‌های آسیب دیده را مهار می‌کند (El–Tarabily & Sivasithamparam, 2006). این رابطه مبتنی بر تداخل مواد شیمیایی، ممکن است شامل تولید آنزیم‌هایی از قبیل گلوکاناز باشد که بر دیواره‌های سلولی قارچی اثر می‌گذارد. بازدارندگی یک‌طرفه (آمنسالیسم) همچنین ممکن است ناشی از فعالیت کشندگی باشد که در آن مخمر تولید گلیکولیپیدهای خارج سلولی و یاگلیکوپروتئین‌هایی با فعالیت قارچ‌کشی و یا قارچ‌ایستان می‌کند (Golubev, 2006). بر اساس مطالعه انجام شده روی مخمرهای جداسازی شده از محیط های غیرعادی، مخمر *P. guilliermondii* در کنترل پوسیدگی ناشی از *P. expansum* و *B. cinerea* در شرایط انبار موثر می‌باشد (Mokhtarnejad, 2015).

مخمرها همچنین باعث کاهش سطح زهرابه‌های قارچی در محصولات کشاورزی می‌شوند. این زهرابه‌ها عموما در دانه‌های غلات و مواد غذایی انبار شده، توسط قارچ‌های رشته‌ای تولید می‌شوند. مطالعات پیمنتا (Pimenta, 2008) نشان داد که مایه‌زنی بادام‌زمینی آلوده به *Aspergillus flavus* با مخمر *Saccharomycopsis schoenii* باعث کاهش ۷۳ درصدی آفلاتوکسین تجمع یافته در دانه‌ها می‌شود. دیگر کاربرد مخمرها، به عنوان پروبیوتیک و جذب توکسین‌ها در صنعت دامپروی می‌باشد. طبق تحقیقات انجام شده، استفاده از سلول‌های زنده *S. cerevisiae* باعث کاهش آفلاتوکسین می‌شود (González Pereyra & garcia, 2017).

مهار بیماری‌ها در مزرعه

بر اساس نتایج تحقیقی که بر روی سفیدک پودری گل رز و خیار انجام گرفته، مخمر بازیدیومیستی *Psedozyma flocculosa* با تولید ماده گلیکولیپیدی به نام فلوکلوزین (Flocculosin) باعث کاهش خسارت این بیماری می‌شود (Vero *et al*., 2002). کاربرد مخمرهای شایع در فیلوسفر (*Cryptococcus flavescens* و *Sporobolomyces roseus*) سه تا پنج روز قبل از مایه‌زنی با *Colletotrichum graminicola* باعث کاهش ۵۰ درصدی شدت بیماری و بروز نکروز می‌شود که ظاهراً به دلیل کاهش میزان نفوذ بیمارگر و عدم تشکیل اپریسوریوم می‌باشد (Williamson & Fokkema, 1985; Thambugala *et al*., 2020). بر اساس مطالعات گلخانه‌ای انجام شده، مخمرهای *Rh. Rubra* و *Cryptococcus* sp. موجب کاهش جوانه‌زنی وشدت بیماری‌زایی ناشی از *Bipolaris sorokiniana*،

Drechslera triticirepentis و *Septoria tritici* می‌شوند (Helbig's, 2002). مطالعات خان و همکاران (۲۰۰۴) نشان داد که کاربرد *Cr. flavescens* بر روی گندم زمستانه باعث کاهش ۴۵ تا ۶۰ درصدی خسارت ناشی از *Gibberella zeae* می‌شود (Khan *et al*., 2004). تحقیقات اخیر نشان داده است که کاربرد *Aurobasidium pullulans* باعث کاهش اسپورزایی *Fusarium graminearum* و *F. culmorum* در شرایط *in vitro* می‌شود (Luongo *et al*., 2005). کلونیزه کردن سطح برگ چغندرقند توسط مخمر *S. cerevisiae* باعث کنترل معنی‌دار بیماری سفیدک پودری چغندرقند ناشی از *Erysiphe betae* گردیده است (Ziedan & Farrag, 2011).

ویژگی‌های مفید مخمرها برای کاربرد روی محصولات کشاورزی

موجوداتی که به‌عنوان عضو فعال (موثر) در مهار زیستی مورد استفاده قرار می‌گیرند علاوه بر اینکه باید در مهار بیمارگر هدف خود موثر باشد، می‌بایست دارای خصوصیات ثانویه‌ای مانند ایمنی زیستی، شایستگی تولید و قابلیت فرمولاسیون شدن نیز باشند که به همان اندازه و یا حتی مهم‌تر هستند. اگرچه ممکن است رشد غیر رشته‌ای مخمرها موجب ناکارآمد به نظر رسیدن این میکروارگانیسم‌ها در مهار زیستی شود ولی ریخت‌شناسی مخمرمانند آن‌ها، دلیل اصلی قابلیت کشت گسترده در فرمانتور، فرمولاسیون با ویژگی‌های کارآمد (موثر) و کاربرد گسترده آن‌ها می‌باشد. همانند باکتری‌ها، ریخت‌شناسی تک سلولی مخمرها نیز موجب چسبندگی و تشکیل بیوفیلم می‌شود که مستقیما بر روی پایداری در محیط و رقابت تاثیر می‌گذارد و در نتیجه موجب ارتقا قابلیت مهار زیستی می‌شود (Fanning & Mitchell, 2012; Fitzpatrick, 2012; Moriguchi *et al*., 2013; Pandin *et al*., 2017; Rossouw *et al*., 2018; Richards *et al*., 2011; Verstrepen & Klis, 2006).

هزاران سال است که از مخمرها برای تولید غذا و نوشیدنی استفاده می‌شود. آن‌ها به‌طور مستقیم به‌عنوان مکمل‌های غذایی مصرف می‌شوند و به طور گسترده‌ای در مواد غذایی و صنعت استفاده می‌شود (Bekatorou *et al*., 2006; Querol & Fleet, 2006). در بسیاری از موارد این مخمرهای صنعت غذایی متعلق به همان جنس یا حتی گونه-هایی هستند که برای مهار زیستی نیز در نظر گرفته شده‌اند و می‌توان به *S. cerevisiae*، *Candida sake* و *Metschnikowia pulcherrima* اشاره کرد. مثال مشهود سالم و ایمن پنداری مخمرها را می‌توان در کاربرد وسیع آن‌ها در محصولات و مواد غذایی دید که نگرانی کمتری نسبت به کاربرد باکتری‌ها یا قارچ‌های رشته‌ای ایجاد می‌کند (Butler *et al*., 2009; Miceli *et al*., 2011; Opulente *et al*., 2019). سایر ویژگی‌ها مانند تغییر شکل دادن (به‌عنوان مثال تبدیل به حالت شکل رشدی تهاجمی)، رشد در دماهای بالا (به‌عنوان مثال، در دمای بالای ۳۷ درجه سلسیوس) و مقاومت در برابر قارچ‌کش‌ها از اهمیت ویژه‌ای برخوردار هستند (Gauthier, 2015; 2017; Robert *et al*., 2015).

مطالعات زیست مهاری اغلب روی قابلیت گونه‌ها و جدایه‌های مختلف در کنترل بیمارگرهای گیاهی و با در نظر گرفتن قابلیت کاربردی شدن صورت می‌گیرد. با این حال برای کاربرد موفق میکروارگانیسم‌های موثر در مهار زیستی، در ابتدا باید مکانیسم‌های آن‌ها بررسی شود و همچنین این مکانیسم‌ها در شرایط میدانی مورد تایید قرار گیرد (Droby & Chalutz, 1994; Spadaro & Droby, 2016; Wisniewski *et al*., 2007).

در ادامه به بررسی مکانیسم‌های مهار زیستی مخمرهای مختلف با استناد بر مقالات منتشر شده در این زمینه اشاره می‌شود. استفاده از مخمرها به‌عنوان آنتاگونیست برای بیماری‌های بعد از برداشت بسیار امیدوارکننده می‌باشد اما هنوز مکانیسم عمل آن‌ها به خوبی شناخته نشده است.

مکانیسم‌های اصلی مهار زیستی در مخمرها

مکانیسم‌های مختلفی برای کنترل بیمارگرها توسط مخمرها ذکر شده است. یکی از این مکانیسم‌ها تجمع مخمر در زخم‌های موجود در سطح میوه‌ها است که مانع نفوذ بیمارگرها به داخل بافت میوه می‌شود و در حقیقت رقابت

هم بر سر غذا و فضا ایجاد می‌کند. یکی دیگر از پدیده‌های جالب توجه، تولید پروتئین‌های سمی در برخی از مخمرهاست که خود به آن‌ها مقاوم هستند اما این پروتئین‌ها برای نژادها یا سایرگونه‌ها سمی و کشنده هستند. به نظر می‌رسد که جلوگیری از توسعه بیماری‌ها در میوه‌ها از طریق رقابت بر سر غذا و فضا باشد اما در مورد بیماری‌هایی مانند بلایت سنبله گندم، تولید ترکیبات سمی توسط مخمرها عامل کاهش علائم بلایت است. همچنین از مخمرها برای تولید منابع جایگزین انرژی که مواد شیمیایی سمی را به عنوان محصولات جانبی تولید نمی‌کنند، استفاده می‌شود (Jijak *et al*., 1999).

درک مکانیسم‌های مهار زیستی، پایه و اساس موفقیت در توسعه و کاربرد مخمرها در کنترل بیماری‌های گیاهی می‌باشد (Droby & Chalutz, 1994; Spadaro & Droby, 2016; Wisniewski *et al*., 2007). تاکنون چندین مکانیسم مهارزیستی برای مخمرها مطرح شده است که عبارتند از: رقابت برای مواد غذایی و فضا، ترشح آنزیم‌ها، تولید توکسین‌ها، ترشح ترکیبات آلی فرار (VOC)، مایکوپارازیتیسم و القای مقاومت در گیاهان (Droby *et al*., 2009; Punja & Utkhede, 2003; Wisniewski & Droby, 2012). اغلب این مکانیسم‌ها بر اساس مقایسه با سایر سیستم‌های زیستی ارائه شده است.

۱- رقابت برای مواد غذایی و فضا

تمام میکروارگانیسم‌ها با یکدیگر و با میزبان خود برای مواد مغذی و فضا رقابت می‌کنند. این مکانیسم به‌عنوان نحوه عملکرد اولیه مخمرهای مهار زیستی در نظر گرفته شده است (Schaible & Kaufmann, 2005; Spadaro & Droby, 2016; Wisniewski *et al*., 2007). بدون شک رقابت بر سر غذا و فضا از مهم‌ترین مکانیسم‌های مهار زیستی در مخمرها علیه بیمارگرهاست. بیمارگرهای قارچی برای نفوذ به بافت میزبان نیاز به نقطه‌ای دارند تا از طریق آن به بافت میزبان نفوذ کنند. در مورد ساپروفیت‌ها و قارچ‌های غیر بیمارگر ازقبیل مخمرها، این نقطه به وسیلهٔ زخم‌هایی که به‌صورت طبیعی روی گیاه ایجاد می‌شود یا از طریق عدسک‌ها و روزنه‌ها انجام می‌شود که معمولاً غنی از مواد غذایی همچون قندها و آمینواسیدها هستند که به بیرون تراوش پیدا می‌کنند (Droby *et al*., 2002). با توجه به رقابت برای فضا و مطالعات انجام‌شده روی محیط جامد به نظر می‌رسد می‌توان یک نقش جزئی را به محدودیت برای فضا نسبت داد. تشکیل بیوفیلم نیز ممکن است به‌عنوان یک استراتژی ویژه و بسیار موفق در رقابت بر سر فضا در نظر گرفته شود. بیوفیلم‌ها جوامع میکروبی هستند که در سطح، زندگی و رشد می‌کنند و می‌تواند از یک گونه واحد تشکیل شده باشد و یا نشان‌دهده مجموعه‌ای از چند گونه باشد (Costa–Orlandi *et al*., 2017). در حال حاضر تشکیل بیوفیلم در مخمرهای مهار زیستی در فیلوسفر و کارپوسفر (به عنوان مثال زخم) به‌عنوان یک مکانیسم بسیار مهم در نظر گرفته شده و به‌طور گسترده‌ای مورد مطالعه قرار گرفته است. زیربناهای مولکولی فرآیند بیوفیلم‌های مختلف به طور دقیق برای *Pichia fermentans* مطالعه شده است. یک ویژگی جالب در مورد این گونه این است که با تشکیل بیوفیلم در محل زخم‌های میوه سیب، در مقابل بیماری‌های پس از برداشت محافظت می‌کند و درحالی‌که تیمار این مخمر روی هلو *P. fermentans* با تغییر شکل رشدی به حالت رشته‌ای (تولید ریسه) باعث ایجاد پوسیدگی روی میوه هلو می‌شود (Fiori *et al*., 2012; Giobbe *et al*., 2007; Maserti *et al*., 2015; Sanna *et al*., 2012; 2013). بر اساس این رفتار بیماری‌زایی *P. fermentans* روی میوه هلو، قابلیت تغییر از ریسه و شبه‌ریسه تحت شرایط رشدی خاص (به‌عنوان مثال، بسته به منبع نیتروژن) به‌عنوان یک عامل خطر زیستی بالقوه برای مهار زیستی در مخمرها پیشنهاد شده است (Giobbe *et al*., 2007). در یک سویه *S. cerevisiae*، سلول‌های بیوفیلم درمقایسه با سلول‌های پلانکتونی در کلونیزه کردن سطح داخلی زخم‌های سیب بسیار کارآمدتر بودند که موجب مهار توسعه پوسیدگی آبی سیب ناشی از *P. expansum* می‌شوند (Ortu *et al*., 2005; Scherm *et al*., 2003).

این فرضیه که مخمرها از مکانیسم رقابت استفاده می‌کنند در بیشتر موارد محتمل و مستدل است. گرچه اثبات

رقابت بر سر مواد غذایی به‌دلیل حذف دیگر مکانیسم‌ها دشوار است اما استفاده از مکانیسم رقابت برای مواد غذایی توسط مخمر *Pichia guilliermondii* علیه *P. digitatum*، هنگامی‌که به‌طور همزمان روی محیط‌های مصنوعی کشت داده شدند، به اثبات رسید (Droby *et al*., 1989). آزمایشات انجام شده در مورد توزیع گلوکز نشاندار بین مخمر آنتاگونیست *Sporobolomyces roseus* یا *Cryptococcus laurentii* و عامل بیماری‌زای *B. cinerea* نشان می‌دهد که قند توسط عوامل مهار زیستی به مصرف می‌رسد و محرومیت غذایی برای جوانه‌زنی هاگ‌های *B. cinerea* ایجاد می‌کند (Filonow, 1998).

در بسیاری از مطالعات اکولوژیک، تاثیر بستر و رقابت بر سر مواد غذایی به‌عنوان تعیین‌کننده تنوع گونه‌ای مطرح شده است. از مخمرهای موجود در شهد به‌طور مثال *Metschnikowia reukaufii* که دارای ارتباط نزدیکی با مخمرهای مهار زیستی هستند، تکثیر سریع روی نیتروژن موجب تسخیر سریع‌تر فضای مورد رقابت می‌شود (ترتیب زمانی به محل رسیدن گونه‌ها، تعیین‌کننده ترکیب جامعه است) و بنابراین نیتروژن به‌عنوان محرک رقابت در بین گونه‌های مختلف عمل می‌کند (Dhami *et al*., 2016). رقابت برای آهن نیز به‌عنوان یکی از مهم‌ترین مکانیسم‌های مخمرهای مهار زیستی شناخته شده است (Spadaro & Droby, 2016). رنگ قرمز عجیب و غریب کلنی‌های *M. pulcherrima* به‌دلیل تشکیل یک دی پپتید حلقوی، اسید پولچریمیک (Pulcherriminic acid) است که موجب تجمع آهن می‌شود. با این حال، جهش یافته‌هایی که توانایی سنتز اسید پولچریمیک را ندارند همچنان قادر به مهار قارچ‌های رشته‌ای می‌باشند که نشان می‌دهد فعالیت ضد قارچی فقط به‌دلیل رقابت برای آهن نبوده است (Gore–Lloyd *et al*., 2019). در مخمر *Aureobasidium pullulans* یک سیدروفور با نام فوزارینین C شناسایی شده که دارای خاصیت ضدباکتریایی نیز می‌باشد (Wang *et al*., 2009a, b).

در میان مخمرها، عدم توانایی جذب گوگرد مختص جنس *Saccharomycopsis* است، اما برخی از قارچ‌های بیماری‌زای گیاهی و گونه‌های تریکودرما نیز رفتار مشابهی را نشان می‌دهند،که به احتمال نشان‌دهنده اهمیت متیونین (اسیدآمینه دارای گوگرد) به‌عنوان یک هدف مهم رقابتی برای این میکروارگانیسم‌ها باشد (Junker *et al*., 2019).

۲- آنزیم های ترشح شده

ترشح آنزیم‌هایی که باعث تخریب اجزای سلولی می‌شود و در فعل و انفعالات انواع میان‌کنش میزبان–بیمارگر رخ می‌دهد، به طور گسترده‌ای مورد مطالعه قرار گرفته است. معمولاً تعدادی آنزیم وجود دارد که توسط مخمر در شرایط کمبود مواد غذایی برای تامین نیازهای غذایی از سلول‌های میزبان (طعمه)، ترشح می‌شوند که ممکن است منجر به از بین رفتن سلول‌های میزبان شود. مطالعات و گزارش‌های متعددی از ترشح آنزیم‌هایی مانند کیتینازها، گلوکانازها، پروتئازها و لیپازها توسط مخمرهای آنتاگونیست و تاثیر آن بر فعالیت مهار زیستی موجود است. ترشح آنزیم‌های تجزیه کننده کیتین به‌دلیل تخریب دیواره سلولی قارچ‌ها، برای عوامل مهار زیستی بسیار حایز اهمیت می‌باشد (Zajc *et al*., 2019). حذف یا بیان بیش از حد آنزیم کیتیناز به فعالیت مهار زیستی مرتبط می‌باشد. همچنین کیتینازهای استخراج شده از منابع دیگری غیر از مخمرها (به عنوان مثال، قارچ‌های رشته‌ای و باکتری‌ها) که دارای فعالیت زیست مهاری برعلیه قارچ‌های بیماری‌زای گیاهی می‌باشند، به طور گسترده‌ای به منظور استفاده در سموم زیستی، ایجاد مقاومت در گیاه، یا به‌عنوان تراریخته در گیاهان اصلاح شده ژنتیکی مورد مطالعه قرار گرفته‌اند (Dahiya *et al*., 2006; Herrera–Estrella & Chet, 1999; Nagpure *et al*., 2014). کیتینازها به‌دلیل ایجاد کیتو الیگوساکاریدها (chitooligosaccharides؛ محصول ناشی از تخریب کیتین) که القاکننده‌های قوی پاسخ ایمنی گیاه هستند، به‌طور غیرمستقیم نیز بر فعالیت زیست مهاری تأثیر می‌گذارند (Kombrink *et al*., 2011; Langner & Gohre, 2015; Liu *et al*., 2012; 2014).

گلوکان‌ها اجزای اصلی دیواره سلولی قارچ‌ها هستند و اگزوگلوکانازها در اصلاح دیواره سلول، چسبندگی سلول و

مقاومت به توکسین‌های کشنده نقش دارند (Adams, 2004; Jiang *et al.*, 1995; Tsai *et al.*, 2011; Xu *et al.*, 2013). مطالعات با هدف کاهش اثر بیمارگرهای پس از برداشت محصولات نشان دادند که مخمر خاکزی *Cryptococcus laurentii*، رشد قارچ‌های رشته‌ای در میوه‌های آسیب دیده را مهار می‌کند. این رابطه مبتنی بر تداخل مواد شیمیایی، به احتمال شامل تولید آنزیم‌هایی از قبیل گلوکاناز توسط مخمر باشد که بر دیواره‌های سلولی قارچی اثر می‌گذارد و فعالیت قارچ‌کشی و یا قارچ‌ایستایی دارند (Tsai *et al.*, 2011).

اگرچه پروتئازها از عوامل مهم شدت بیماریزایی در قارچ‌های بیماری‌زای حشرات هستند اما در مورد نقش آن‌ها در مخمرهای مهار زیستی مطالعات بسیار محدودی صورت گرفته است. فعالیت پروتئاز در جنس‌های *Metschnikowia* و *Wickerhamomyces* گزارش شده است اما مطالعات تکمیلی هنوز صورت نگرفته است (Pretscher *et al.*, 2018). نسخه برداری از ژن‌های پروتئاز و همچنین گلوکاناز مخمر *Saccharomycopsis* در طی فرآیند شکار به‌طور معنی‌داری افزایش می‌یابد ولی همچنان بررسی کاربردی روی آن صورت نگرفته است (Junker *et al.*, 2019). فعالیت لیزکنندگی چربی (لیپولیتیک) اغلب در غربالگری فعالیت آنزیمی خارج سلولی مخمرها و شبه مخمرها استفاده می‌شود (Arroyo–Lopez *et al.*, 2008; Hernandez *et al.*, 2007). مطالعات متعددی به نقش لیپاز در فعالیت زیست مهاری مخمرها و باکتری‌ها اشاره کرده‌اند (Keyhani, 2018; Manuel *et al.*, 2012; Snchez–Pérez *et al.*, 2014; Zha *et al.*, 2014). این فعالیت مخمرها می‌تواند زمینه‌ساز مطالعات ارزشمند و نوین کاربری در زمینه مهار زیستی توسط مخمرها باشد.

۳- تولید توکسین

بطورکلی مخمرها متابولیت‌های ثانویه سمی و خطرناک که یکی از عوامل ایجاد نگرانی در ایمنی زیستی عوامل مهار زیستی است را تولید نمی‌کنند، اما تولید تعداد کمی مولکول سمی که ممکن است در فعالیت زیست مهاری نقش داشته باشند گزارش شده است. برخی از این متابولیت‌ها (به‌عنوان مثال اورئوبازیدین‌ها (aureobasidins)، لیاموسین‌ها (liamocins)، ۲–اسید پروپیلاکریلیک–2) (propylacrylic، ۲–متیلنسوکسیک اسید (–2) methylenesuccinic) در فعالیت آنتاگونیستی علیه باکتری‌ها و قارچ‌ها نقش دارند (Prasongsuk *et al.*, 2018; Price *et al.*, 2013; 2017). مهم‌ترین توکسین‌های تولید شده در مخمرهای مهار زیستی، توکسین‌های کشنده پروتیینی هستند (Banjara *et al.*, 2016; Belda *et al.*, 2017; Vepstaite–Monstavice *et al.*, 2018). پدیده مخمرهای کشنده اولین بار حدود ۶۰ سال پیش توسط Beavan & Makower (1963) مطرح شد. آن‌ها مشاهده کردند که استرین‌های مشخصی از *S. cerevisiae* توکسین‌هایی تولید می‌کنند که استرین‌های حساس همان گونه را می‌کشد. در ابتدا گمان می‌رفت که مخمرهای کشنده فقط مخمرهای متعلق به همان گونه یا گونه‌های نزدیک را می‌کشد. توکسین‌های کشنده زیادی می‌توانند روی دیگر مخمرها و حتی مخمرها و قارچ‌های ریسه‌ای تأثیر بگذارند (McLeod & Hodgson, 1995). از زمان این کشف تاکنون تحقیقات گسترده‌ای که روی سیستم کشنده مخصوصاً در *S. cerevisiae* انجام شده و در شناخت بیولوژی سلول‌های یوکاریوتیک مثل رابطه متقابل ویروس–میزبان نقش داشته است (Schmitt & Breining, 2002). با این وجود، تحقیقات بیشتری برای ارزیابی ویژگی‌های توکسین‌های مخمر و ارزیابی اثرات آن بر سایر میکروارگانیسم‌های مفید (به‌عنوان مثال در فیلوسفر، در میکروبیوتای خاک و در مورد کالاهای خوراکی و روده انسان) به‌ویژه درصورت وجود احتمال ثبت شدن به‌عنوان عامل مهار زیستی مورد نیاز است.

٤- ترکیبات آلی فرار

ترکیبات آلی فرار (volatile organic compounds; VOC) مولکول‌های کوچکی (معمولاً کوچکتر از۳۰۰ دالتون) با حلالیت آبی کم و فشار بخار بالا هستند. ترکیبات آلی فرار شامل تمام اجزا سلولی از قبیل هیدروکربن‌ها،

الکل‌ها، تیو الکل‌ها، آلدهیدها، کتون‌ها، تیو استرها، سیکلوهگزان‌ها، ترکیبات ناجورحلقه (هتروسیکل)، فنل‌ها و مشتقات بنزن می‌شوند (Morath *et al*., 2012). ساختار شیمیایی هر ترکیب فرارممکن است بسته به مخمر تولیدکننده آن، عامل بیماریزا و جایگاه زیست محیطی که گونه‌های متقابل در حال رشد هستند، تغییر کند (Parafati *et al*., 2017b). شواهد تجربی اخیر نقش کلیدی ترکیب فرار مخمر در برهم‌کنش مخمر– بیمارگر که شامل عوامل بیماری‌زای پس از برداشت و قارچ‌های تولیدکننده مایکوتوکسین می‌باشد را نشان داده است (Bruce *et al*., 2003; Lemos Jr, 2016; Parafati *et al*., 2015). مواد فرار تولیدشده توسط *A. pullulans* در کاهش رشد و بیماری‌زایی *B. cinerea*، *C. acutatum*، *P. expansum*، *P. digitatum* و *P. italicum* هم در شرایط آزمایشگاهی و هم در گیاهان ثابت شده است (Di Francesco *et al*., 2014; Hua *et al*., 2014).

بیش از بیست نوع ترکیب آلی فرار از سویه‌های زیست مهار *Cyberlindnera jadinii*, *Candida friedrichii*, *Hanseniaspora uvarum*, *C. intermedia*, *Pichia kluyveri* و *Lachancea thermotolerans*, *P. anomala* شناسایی شده‌اند که ۲–فنیل اتانول فراوان‌ترین ترکیبی می‌باشد که به‌عنوان مسئول مهار رشد میسلیوم و تولید اوکراتوکسین A توسط *Aspergillus carbonarius* و *A. ochraceus* شناخته شده است (Farbo *et al*., 2018; Tilocca *et al*., 2019).

۵– مایکوپارازیتیسم

مایکوپارازیتیسم (تغذیه یک قارچ توسط قارچ دیگری) در مخمرها به ندرت مطالعه و توصیف شده است. مشخص شده است که *P. guilliermondii* به‌شدت به ریسه‌های قارچ *B. cinerea* می‌چسبد و باعث اضمحلال ریسه‌ها می‌شود که احتمالا به‌دلیل ترشح آنزیم‌های لیزکننده مانند گلوکانازها می‌باشد (Wisniewski *et al*., 1991). به‌همین ترتیب شبه مخمر *Pseudozyma aphidis* بیمارگر قارچ‌های بیمارگر *Podosphaera xanthii* عامل سفیدک پودری و *B. cinerea* می‌باشد (Calderon *et al*., 2019; Gafni *et al*., 2015). جنس *Saccharomycopsis*، شامل مخمرهای عجیبی است که به‌طور مستقیم از طعمه‌های خود تغذیه می‌کنند. این مخمرها گونه‌های مختلف قارچ *Penicillium* را مهار می‌کنند (Junker *et al*., 2017; 2018; 2019; Pimenta *et al*., 2008).

۶– مقاومت القایی

گیاهان از یک سیستم ایمنی ذاتی برخوردارند که قادر به تشخیص و واکنش به حضور میکروارگانیسم‌ها هستند (Chisholm *et al*., 2006; Jones & Dangl, 2006). پاسخ ایمنی گیاه می‌تواند موجب القای سیستمیکی مقاومت شود که زمینه‌ساز استفاده از میکروارگانیسم‌ها به عنوان کودهای زیستی و تقویت‌کننده‌ها می‌باشد (Gozzo & Faoro, 2013; Pieterse *et al*., 2014). مخمرهای مهار زیستی قادر به القای مقاومت در گیاه در مقابل طیف گسترده‌ای از عوامل بیماری‌زا هستند (Buxdorf *et al*., 2013 a, b; Lee *et al*., 2017). و این ویژگی به قابلیت مهار زیستی آن‌ها بر می‌گردد. به‌عنوان مثال گونه‌های *Candida*, *S. cerevisiae*, *Metschnikowia oleophila*, *C. saitoana*, *paludigenum* پاسخ ایمنی ذاتی را القا می‌کنند و موجب مقاومت میوه‌ها در برابر عوامل بیماری‌زای فیلوسفر می‌شوند (Hadwiger *et al*., 2015; Sun et *al*., 2018).اجزای سلولی مخمر (در سلول‌های مرده) می‌توانند موجب ایجاد مقاومت سیستمیک شوند (De Miccolis Angelini *et al*., 2019). در نتیجه برای القائ مقاومت حضور سلول‌های زنده مخمر الزامی نیست. در برخی موارد، مخمرهای مهار زیستی از جمله *C. laurentii*, *Cr. flavescens* و *R. glutinis* در ترکیب با محرک‌های مقاومتی مانند سالیسیلیک اسید یا رامنولیپیدها استفاده شده است (Yan *et al*., 2014; Yu & Zheng, 2006; De Miccolis Angelini *et al*., 2019). از طرفی ثابت شده است که یک سویه *P. guilliermondii* تولید اتیلن را در میوه تیمار شده، تحریک می‌کند. اتیلن یک هورمون در گریپ فروت است و می تواند آنزیم فنیل آلانین آمونیالیاز (PAL)، که یک آنزیم مؤثر در سنتز

فنل‌ها، فیتوآلکسین‌ها و لیگنین‌هاست، را فعال کند (Wisniewski *et al*., 1991).

تولید انبوه، فرمولاسیون و تجاری‌سازی

عوامل آنتاگونیست میکروبی در کنترل بیماری‌های قارچی پس از برداشت در شرایط آزمایشگاه موثر هستند اما ممکن است تحت شرایط انبار، در مهار بیماری‌ها تاثیری متوسط داشته و یا بدون اثر باشند. برای رفع این مشکل، سوسپانسیون عوامل آنتاگونیست باید در حامل‌های معینی تثبیت شده و به صورت فرمولاسیون‌هایی برای کاربرد آسان، سهولت حمل و نقل، نگهداری طولانی مدت، حفظ قدرت حیات و افزایش کارایی در انبار و تجاری‌سازی مورد استفاده قرار گیرند. محصول میکروبی فرموله شده به معنای محصولی متشکل از توده زنده عامل زیست مهار به همراه موادی است که دوام و تأثیر محصول را بهبود می‌بخشند. استفاده تجاری از عوامل آنتاگونیست به زامایه‌ای نیاز دارد که سلول‌های آن به مدت زیاد زنده بماند و به آسانی حمل و نقل شود (Porat *et al*., 2002). تحقیقات نشان داده است که نوع و مقدار موادافزوده به کار رفته در فرمولاسیون، باعث حفظ قدرت حیات و کارایی جدایه آنتاگونیست در طی مدت انبارداری شده و موجب حفظ شدت اثر آن در کنترل بیماری درشرایط انبار می‌شود (Mokhtarnejad *et al*., 2010).

نخستین نگرانی مهم در سیستم‌های تولید تجاری، عدم رشد کافی عامل مهار زیستی است. تولید زیست توده آنتاگونیست در مواردی بسیار مشکل است که این به خاطر نیازهای خاص غذایی و شرایط محیطی برای رشد آنتاگونیست است (Jeyarajan & Nakkeeran, 2000). گر چه هر دو روش تخمیر (جامد و مایع) برای تولید انبوه زیست توده به‌کار می‌رود اما پیشرفت‌های تکنولوژی تخمیر مایع در کشورهای توسعه‌یافته برای تولید اسیدهای آلی، آنتی‌بیوتیک‌ها و آنزیم‌ها از منابع قارچ‌ها و باکتری‌ها باعث شده که وسایل و تجهیزات لازم برای این کار در دسترس باشند. از طرفی یک فاکتورکلیدی قابل ملاحظه جهت ساخت فرمولاسیون میکروبی تجاری، دست‌یابی به یک محیط کم هزینه قابل دسترس برای تولید زیست توده سلولی است که بتواند در مقیاس صنعتی استفاده شود. محیط رشد مطلوب تخمیر باید ارزان و از محصولات فرعی کشاورزی (by–product) هر منطقه باشد. این مواد باید از نظر تعادل مواد غذایی مناسب باشند. برای مثال می توان به ملاس، مخمر آب جو، پنبه دانه، آرد سویا و غیره اشاره کرد. شرایط انجام تخمیر (هوادهی، pH و دما) همانند نوع محیط می تواند روی کیفیت و کمیت میکروارگانیسم تاثیر بگذارد. فاکتور مهم دیگر در تخمیر مایع، نرخ تولید زیست توده می‌باشد که روی هزینه تولید و شانس آلودگی اثر می‌گذارد. ایده‌آل این است که مقادیر بهینه زیست توده در حداقل زمان ممکن تولید شود. تجاری کردن فرآورده‌های تخمیری، مستلزم اقتصادی کردن فرایندها و کاهش هزینه‌هاست و کاهش قیمت تمام شده محصول نیز با استفاده از محیط کشت ارزان‌تر امکان‌پذیر است. در مورد *Candida sake* محیطی بر پایه ملاس نیشکر ایجاد شده است که این ماده به عنوان فرآورده جانبی کارخانجات تولید شکر قابل دسترسی است (Abadias *et al*., 2000). کیم و همکارانش برای تولید زیست توده سلولی *S. cerevisiae* از ملاس و CSL (عصاره ذرت خیسانده) استفاده کردند (Kim *et al*., 2007). تعدادی از محققین حداکثر زیست توده استرین A–101 مخمر *Yarrawia lipolytica* را در محیطی حاوی مقادیر مشخصی از سولفات آمونیوم، سولفات منیزیم، پتاسیم دی هیدروژن فسفات و عصاره مخمر تولید کردند (Musial *et al*., 2004). از بین عوامل انتخاب‌شده از ملاس چغندر قند، ملاس نیشکر، آب پنیر و سوکروز به‌عنوان منبع کربن و از عصاره ذرت خیسانده، اوره و عصاره مخمر به‌عنوان منبع نیتروژن، ملاس نیشکر و عصاره ذرت خیسانده (CSL) تاثیر معنی‌داری در رشد مخمر داشتند (خوشایند و همکاران، ۱۳۹۲).

فرمولاسیون عوامل مهار زیستی یکی از جنبه‌های بسیار مهم مطالعات کنترل زیستی می‌باشد. موفقیت در زمینه استفاده از عوامل مهار زیستی در شرایط تجاری اعم از حفظ قدرت حیات، ماندگاری و کارایی، به‌طور کامل به فرمولاسیون بستگی دارد. یک فرمولاسیون میکروبی

مناسب، باید دارای صرفه اقتصادی برای تولید؛ زنده مانی مناسب و کافی برای موثر بودن آن و استفاده آسان بر روی گیاه باشد. در نهایت قابلیت مهارکنندگی آن باید در تمام مراحل فرمولاسیون؛ انبارداری طولانی مدت و آب گیری مجدد حفظ شود (Melin *et al*., 2006; Abadias *et al*., 2001) به‌عبارت دیگر، مانع اصلی برای تجاری‌کردن محصولات مهار زیستی، عدم ایجاد یک محصول فرموله پایدار است که قابلیت کنترل کنندگی خود را همانند سلول‌های تازه حفظ کرده باشد (Shabana *et al*., 2003; Paau, 1988). ماندگاری مخمرهای‌های آنتاگونیست در فرمولاسیون‌های خشک به دفعات گزارش شده است (Kinay & Yildiz, 2008). پودر وتابل برای نگهداری و کاربرد بسیار مناسب است (Bateman *et al*., 1993). به‌طور کلی لازم است سوسپانسیون مخمرهای آنتاگونیست در حامل‌های معینی تثبیت شده وبه صورت فرمولاسیون‌هایی برای کاربرد آسان، سهولت حمل و نقل، نگهداری طولانی مدت، حفظ قدرت حیات و افزایش کارایی در مزرعه و تجاری‌سازی مورد استفاده قرار گیرند. یک محصول میکروبی که به‌طور تجاری فرموله می‌شود تمام احتیاجات جهت استفاده روی محصولات را ندارد و اغلب نیاز به افزودنی‌هایی دارد تا برای اکثر محصولات کشاورزی قابل استفاده باشد (Burges, 1998; Schisler *et al*., 2004). براساس مطالعات صورت گرفته روی فرمولاسیون‌های پودری مشخص شده است که تالک و کائولین تاثیر به‌سزایی در زنده‌مانی مخمرهای زیست مهار در طی مدت نگهداری دارند (Mokhtarnejad *et al*., 2011; 2015). به طورکلی، نوع و مقدار مواد افزوده به‌کار رفته در فرمولاسیون باعث حفظ قدرت حیات و کارایی مخمرهای آنتاگونیست در طی مدت انبارداری شده و موجب حفظ شدت اثر آن در کنترل بیماری درشرایط انبار می‌شود (Mokhtarnejad *et al*., 2011).

گونه های مخمر مهار زیستی ثبت شده

تجاری‌سازی یک مخمر آنتاگونیست یک فرآیند طولانی و پرهزینه است که نیازمند بررسی‌های گسترده درزمینه سم‌شناسی و مهارکنندگی در شرایط تجاری می‌باشد. خوشبختانه تاکنون تعدادی از مخمرهای مهار زیستی به‌صورت تجاری جهت مهار بیماری‌های پس از برداشت میوه استفاده شده‌اند که در جدول ۱ فهرست شده‌اند.

گونه *C. oleophila* اولین مخمر توسعه‌یافته تجاری برای کاربرد در مهار زیستی عوامل بیماری‌زای گیاهی است (Bar–Shimon *et al*., 2004; Huang *et al*., 2011). جدایه *C. oleophila* I–182 با نام تجاری Aspire به‌عنوان محصول مهار زیستی تولید شد. از مخمر *Cr. albidus* در فرآورده تجاری Yieldplus که در سال ۱۹۹۷ و توسط Anchor Bio–Technologies درآفریقای جنوبی به ثبت رسیده است، به عنوان عامل مهار زیستی استفاده شده است. این محصول بیش از ۱۵ سال به فروش رسید (Mbili, 2012). محصول تجاری Aspire (برپایه *C. oleophila*) و محصول YieldPlus (برپایه *Cryptococus albidus*) نسل اول مخمرهای مهار زیستی تجاری هستند (Janisiewicz & Korsten, 2002). این محصولات به‌مدت چندین سال در بازار حضور داشتند اما در حال حاضر به‌دلایلی ازقبیل مشکلات بازاریابی، سودآوری کم، ناسازگاری و تاثیرکم در شرایط تجاری، از بازار خارج شده‌اند (Spadaro & Droby, 2016). محصول Yieldplus برای محافظت میوه‌های هسته‌دار و مرکبات در برابر *B. cinerea* و *P. expansum* موثر بود و بعداً اثبات شد که در کنترل *Botrytis* توت‌فرنگی در فرآیند پس از برداشت و در سرخانه موثر است (Kowalska *et al*., 2012).

پس از آن در سال ۲۰۱۳، Nexy (محصول دیگری مبتنی بر *C. oleophila*) برای کنترل پوسیدگی در گندم، مرکبات و موز تجاری شد و در سراسر اتحادیه اروپا به ثبت رسید. جدایه *C. oleophila* O (با نام تجاری Nexy) اولین مخمر مهار زیستی ثبت شده بر علیه بیماری‌های پس از برداشت می‌باشد (Wisniewski *et al*., 2007) که در سال ۲۰۱۳ نیز به‌عنوان یک عامل محافظت‌کننده از گیاه تایید شده است (European Commission Health & Consumers Directorate–General 2013; European Food Safety Authority (EFSA) 2015a).

محصول تجاری Shemer (بر پایه *Metschnikowia fructicola*) در ابتدا با موفقیت برای مدیریت بیماری‌های قبل و بعد از برداشت میوه‌های مختلف و سبزیجات مورد استفاده قرار گرفت (Blachinsky *et al*., 2007). امتیاز این محصول سپس توسط شرکت Bayer CropScience (آلمان) خریداری گردید و سپس برای گسترش فروش به شرکت Koppert Biological Systems (هلند) واگذار شد (Droby *et al*., 2016). علاوه بر این، Bio–ferm (یک شرکت اتریشی) دو محصول مبتنی بر دو سویه (DSM 14940و 14941 DSM) *A. pullulans* با اسامی Blossom Protect (Boni–Protect) و Botector تولید کرد. محصول Blossom Protect برای مهار پوسیدگی پس از برداشت محصول ناشی از بیماری‌های قارچی در میوه‌های هسته‌دار استفاده می‌شود در حالی‌که محصول Botector عمدتا برای مهار کپک خاکستری انگور مورد استفاده قرارمی‌گیرد.

محصول تجاری Romeo تنها فرآورده ثبت شده با ماده فعال مخمر *S. cerevisiae* می‌باشد (European Food Safety Authority (EFSA) 2015b). که با القای مقاومت سیستمیکی باعث محافظت انگور، میوه‌ها و سبزیجات در مقابل بیماری سفیدک داخلی می‌شود (Dogi *et al*., 2011; Pizzolitto *et al*., 2012).

جدول ۱– محصولات تجاری حاوی مخمرهای مهار زیستی که جهت کاهش بیماری‌های پس از برداشت میوه کاربرد دارند.

Table 1. Antagonistic yeast–based commercial products developed for the management of postharvest pathogens

Product	Yeast	Fruit	Target pathogens	Manufacturer	In use
Aspire	*Candida oleophila*	Stone fruit, pome, citrus, strawberry	*Botrytis*, *Penicillium*, *Monilinia*	Ecogen, USA	No
Blossom Protect	*Aureobasidium pullulans*	Pome	*Penicillium*, *Botrytis*, *Monilinia*	Bio–ferm, Austria	Yes
Botector	*Aureobasidium pullulans*	Grape, strawberry and tomato	*Botrytis cinerea*	Bio–ferm, Austria	Yes
Candifruit	*Candida sake*	Pome	*Penicillium*, *Botrytis*, *Rhizopus*	IRTA/Sipcam–Inagra, Spain	No
Nexy	*Candida oleophila*	Pome, banana, citrus	*Botrytis*, *Penicillium*	Lesa_re, Belgium	Yes
Noli	*Metschnikowia fructicola*	Strawberry, blueberry, grape, stone fruit	*Botrytis*, *Monilinia*	Koppert, The Netherlands	Yes
Remeo	*Saccharomyces cerevisiae*	Grape	*Botrytis*, *Erysiphe*, *Plasmopara*	BASF/Agrauxine, France	Yes
Shemer	*Metschnikowia fructicola*	Pome, strawberry, grape, stone fruit	*Botrytis*, *Penicillium*, *Rhizopus*, *Aspergillus*	Bayer/Koppert, The Netherlands	Yes
YieldPlus	*Cryptococcus albidus*	Pome, Citrus	*Botrytis*, *Penicillium*, *Mucor*	Lallem, South Africa	No

نتیجه‌گیری و بحث

بیماری‌های قارچی و باکتریایی گیاهان به‌ویژه در مرحلهٔ پس از برداشت میوه‌ها و سبزیجات، سبب زیان‌های عمده‌ای به تولیدکنندگان و صنایع کشاورزی و غذایی می‌شود. برای کاهش خسارت این بیماری‌ها، به‌طور معمول از سموم شیمیایی استفاده می‌شود. باقی‌مانده سموم شیمیایی در میوه‌ها

و سبزیجات تازه، یکی از اصلی‌ترین نگرانی‌های نهادهای نظارتی و مصرف‌کنندگان می‌باشد. بنابراین، کاهش یا حذف استفاده از قارچ‌کش‌های شیمیایی– سنتزی قبل و بعد از برداشت، با توسعه استراتژی‌های مدیریت جایگزین همچنان یک اولویت تحقیقاتی است. این مقاله مروری، خلاصه‌ای از کاربرد مخمرها به عنوان یک جایگزین مناسب برای قارچ‌کش‌های شیمیایی ارائه داده است. با توجه به موفقیت چشمگیر مخمرها در مهار بیماری‌های پس از برداشت نسبت به بیماری‌های شاخه و بیماری‌های خاکزی و ادامه خروج قارچ‌کش‌های مهم پس از برداشت از بازار به دلیل ممنوعیت از سوی سازمان های نظارتی، انتظار می‌رود که استفاده از محصولات تجاری مهار زیستی حاوی مخمر در سال‌های آینده جهش پیدا کند و به‌عنوان بخشی از یک رویکرد یکپارچه برای مدیریت بیماری‌های پس از برداشت، از استقبال بیشتری برخوردار شود.

در مهار زیستی با استفاده از مخمرها، به‌طور طبیعی مکانیسم‌هایی علیه بیمارگرهای گیاهی دخیل هستند که باعث ایجاد اختلال در چرخهٔ زندگی بیمارگر هدف می‌شود و در نهایت از توسعه و گسترش بیماری ممانعت می‌نماید. این مکانیسم‌های دخیل در مهار زیستی غالبا شامل رقابت بر سر فضا و مواد غذایی، ضد بیمارگر بودن (آنتاگونیست) و القاکردن سیستم مقاومتی در میزبان گیاهی می‌باشد که اثبات و درک دقیق و ارزیابی صحیح کارایی هر مکانیسم بسیار مشکل است. یک مخمر مهار زیستی موفق در برابر بیماری‌های گیاهی باید ویژگی‌هایی از قبیل داشتن ثبات ژنتیکی، اثرگذاری در غلظت پایین، عدم سخت کشت بودن، سازگاری در شرایط نامساعد انبار و محیط، موثر بودن علیه دامنهٔ وسیع از بیماریزاها در میزبان‌های مختلف گیاهی، توانایی رشد در محیط کشت ارزان، فرمولاسیون قابل نگهداری و توزیع آسان در بازار مصرف، توانایی رقابت با سایر سموم زیستی در بازار و مقاوم در برابر سموم شیمیایی مصرفی را دارا باشد اما علیه میکروارگانیسم‌های غیر هدف تاثیر نداشته و متابولیت مضر برای انسان تولید ننماید (Barkai–Golan, 2001).

به‌طور کلی، برای تولید یک محصول تجاری کنترل زیستی از مخمرها، باید چالش‌های زیادی برطرف شود. این چالش‌ها شامل معرفی مخمرهای مهار زیستی که دارای طیف فعالیت گسترده‌ای علیه چندین عامل بیماری‌زا در محصولات مختلف گیاهی باشند؛ بهبود و افزایش اثر زیست مهاری مخمرها تحت شرایط تجاری؛ توسعه روش‌های اقتصادی تخمیر و فرمولاسیون؛ حفظ زنده‌مانی سلول مخمر و اثر کنترل زیستی در محصول فرموله‌شده؛ ایجاد یک درک اساسی از نحوه سازوکار زیست مهاری در مخمرها و تأثیر محیط بر تعاملات بین میزبان، بیمارگر و مخمر و در نهایت ایجاد یک بازاریابی موثر می‌باشد.

References

Adams, D.J. 2004. Fungal cell wall chitinases and glucanases. Microbiology, 150: 2029–2035

Alexopoulos, C.J., Mims, C.W. & Blackwell, M. 1996. Introductory Mycology. John Wiley & Sons Inc., New York.

Arroyo–Lopez, F.N., Querol, A., Bautista–Gallego, J. & Garrido–Fernandez, A. 2008. Role of yeasts in table olive production. International Journal of Food Microbiology, 128: 189–196.

Banjara, N., Nickerson, K.W., Suhr, M.J. & Hallen–Adams, H.E. 2016. Killer toxin from several food–derived *Debaryomyces hansenii* strains effective against pathogenic Candida yeasts. International of Journal of Food Microbiology, 222: 23–29

Bar–Shimon, M. 2004. Characterization of extracellular lytic enzymes produced by the yeast biocontrol agent *Candida oleophila*. Curr Genet, 45: 140–148.

Bekatorou, A., Psarianos, C. & Koutinas, A.A. 2006. Production of food grade yeasts. Food Technology and Biotechnology, 44: 407–415.

Belda, I., Ruiz, J., Alonso, A., Marquina, D. & Santos, A. 2017. The biology of *Pichia membranifaciens* killer toxins, Toxins (Basel).

Ben–Arie, R., Droby, S., Zutkhi, J., Cohen, L., Weiss, B., Sari, P., Zeidman, M., Daus, A. & Chalutz, E. 1991. Preharvest and postharvest biological control of *Rhizopus* and *Botrytis* bunch rots of table grapes with antagonistic yeasts. In: proceedings of biological control of postharvest diseases of fruits and vegetables Workshop, pp. 100–113. Washington, DC: United States Department of Agriculture, Agricultural Research Service.

Barkai–Golan, G.R. 2001. Postharvest disease of fruit and vegetables: Development and control. Amsterdam, NL: Elsevier Science B.V. 418 pp.

Blachinsky, D., Antonov, J., Bercovitz, A.; El–ad, B., Feldman, K., Husid, A., Lazare, M., Marcov, N., Shamai, I. & Droby, S. 2007. Commercial applications of "Shemer" for the control of pre– and postharvest diseases. International organization for biological and integrated control. 30: 75–78.

Butler, G. 2009. Evolution of pathogenicity and sexual reproduction in eight Candida genomes. Nature, 459: 657–662.

Buxdorf, K., Rahat, I. Gafni, A. & Levy, M. 2013a. The epiphytic fungus Pseudozyma aphidis induces jasmonic acid– and salicylic acid/ nonexpressor of PR1–independent local and systemic resistance. Plant Physiology, 161: 2014–2022.

Buxdorf, K., Rahat, I. & Levy, M. 2013b. *Pseudozyma aphidis* induces ethylene–independent resistance in plants. Plant Signal Behav8: e26273.

Calderon, C.E., Rotem, N., Harris, R., Vela–Corcia, D. & Levy, M. 2019. *Pseudozyma aphidis* activates reactive oxygen species production, programmed cell death and morphological alterations in the necrotrophic fungus *Botrytis cinerea*. Molcular Plant Pathology, 20: 562– 574.

Calvente, V., Benuzzi, D. & Sanz de Tosetti, M.I. 1999. Antagonistic action of siderophores from Rhodotorula glutinis upon the postharvest pathogen *Penicillium expansum*. International Biodeterioration Biodegradation, 43: 167–172.

Chisholm, S.T., Coaker, G., Day, B. & Staskawicz, B.J. 2006. Host–microbe interactions: shaping the evolution of the plant immune response. Cell, 124: 803–814.

Costa–Orlandi, C.B. 2017. Fungal biofilms and polymicrobial diseases. J Fungi (Basel), 3:22.

da Cunha, T., Ferraz, L. P., Wehr, P. P. & Kupper, K. C. 2018. Antifungal activity and action mechanisms of yeasts isolates from citrus against Penicillium italicum. International journal of food microbiology, 276: 20–27.

Dahiya, N., Tewari, R. & Hoondal, G.S. 2006. Biotechnological aspects of chitinolytic enzymes: a review. Applied Microbiology and Biotechnology, 71: 773–782.

De Tenório, D.A., Medeiros, E., Lima, C. S. & da Silva, J.M. 2019. Biological control of *Rhizoctonia solani* in cowpea plants using yeast. Tropical Plant Pathology, 44: 113–119.

De Miccolis Angelini, R.M., Rotolo, C., Gerin, D., Abate, D., Pollastro, S. & Faretra, F. 2019. Global transcriptome analysis and differentially expressed genes in grapevine after application of the yeastderived defense inducer cerevisane. Pest Managment Science, 75: 2020–2033.

Dhami, M. K., Hartwig, T. & Fukami,T. 2016. Genetic basis of priority effects: insights from nectar yeast. Proc ceding Biological Science.

Di Francesco, A., Ugolini, L., Lazzeri, L. & Mari, M. 2014. Production of volatile organic compounds by *Aureobasidium pullulans* as a potential mechanism of action against postharvest fruit pathogens. Biological Control, 81: 8–14.

Dogi, C.A., Armando, R., Luduena, R., de Moreno de LeBlanc, A., Rosa, C.A., Dalcero, A. & Cavaglieri, L. 2011. *Saccharomyces cerevisiae* strains retain their viability and aflatoxin B1 binding ability under gastrointestinal conditions and improve ruminal fermentation. Food Additive and Contaminants Part A, 28: 1705–1711.

Droby, S., Vinokur, V., Weiss, B., Cohen, L., Daus, A., Goldschmidt, E.E. & Porat, R. 2002. Induction of resistance to *Penicillium digitatum* in grapefruit by the yeast biocontrol agent *Candida oleophila*. Phytopathology, 92: 393–399.

Droby, S. & El–Gerberia, B. 2006. Yeast *Metschnikowia fructicola* NRRL Y–30752 for inhibiting deleterious microorganisms on plants. USA Patent, 7 Feb 2006.

Droby, S., Wisniewski, M., Macarisin, D. & Wilson, C. 2009. Twenty years of postharvest biocontrol research: is it time for a new paradigm? Postharvest Biology and Technology, 52: 137–145.

Droby, S., Wisniewski, M., Teixidó, N., Spadaro, D. & Jijakli, M.H. 2016. The science, development, and commercialization of postharvest biocontrol products. Postharvest Biology and Technology, 122: 22–29.

Druvefors, U.A. 2004. Yeast biocontrol of grain spoliage moulds–mode of action of *Pichia anomala*. Doctor،s dissertation, performed at the Department of Microbiology Swedish University of Agriculture Science, 44 pp.

Dukare, A.S., Paul, S., Nambi, V.E., Gupta, R.K., Singh, R., Sharma, K. & Vishwakarma, R.K. 2018. Exploitation of microbial antagonists for the control of postharvest diseases of fruits: A review. Food Science Nutrition, 59: 1498–1513.

El–Ghaout, A., Smilanick, J., Wisniewski, M. & Wilson, C.L. 2000. Improved control of apple and citrus fruit decay with a combination of *Candida saitoana* and 2–deoxy–d–glucose. Plant Disease, 84: 249–253.

El–Mehalawy, A.A. 2004. The rhizosphere yeast fungi as biocontrol agents for wilt disease of kidney bean caused by Fusarium oxysporum. International Journal Agriculture Biology, 6: 310–316.

El–Tarabily, K.A., Soliman, M.H., Nassar, A.H., Al–Hassani, H.A., Sivasithamparam, K., McKenna, F. & Hardy, G.E. 2000. Biologi– cal control of *Sclerotinia minor* using a chitinolytic bacterium and actinomycetes. Plant Pathology, 49: 573–583.

El–Tarabily, K.A., Nassar, A.H., Hardy, G.E. & Sivasithamparam, K. 2003. Fish emulsion as a food base for rhizobacteria promoting growth of radish (*Raphanus sativus* L. var. *sativus*) in a sandy soil. Plant and Soil, 252: 397–411.

El–Tarabily, K.A. & Sivasithamparam, K. 2006. Potential of yeasts as biocontrol agents of soil–borne fungal plant pathogens and as plant growth promoters. Mycoscience, 47: 25– 35.

European Food Safety Authority (EFSA). 2013. Conclusion on the peer review of the pesticide risk assessment of the active substance *Aureobasidium pullulans* (strains DSM 14940 and DSM 14941). EFSA Journal, 11: 3183.

European Food Safety Authority (EFSA) .2015a. Conclusion on the peer review of the pesticide risk assessment of the active substance *Candida oleophila* strain O. EFSA Journal, 10: 2944.

European Food Safety Authority (EFSA). 2015b. Peer review of the pesticide risk assessment of the active substance *Saccharomyces cerevisiae* strain LAS02. EFSA Journal, 13: 4322.

Fanning, S.& Mitchell, A.P. 2012. Fungal biofilms. PLoS Pathog, 8:e1002585.

Farbo, M.G. 2018. Effect of yeast volatile organic compounds on ochratoxin A–producing *Aspergillus carbonarius* and *A. ochraceus*. International Journal of Food and Microbiology, 284: 1–10.

Ferraz, L.P., da Cunha, T., da Silva, A.C. & Kupper, K.C. 2016. Biocontrol ability and putative mode of action of yeasts against Geotrichum citri–aurantii in citrus fruit. Microbiological research, 188: 72–79.

Filonow, A.B., Vishniac, H.S., Anderson, J.A. & Janisiewicz, W.J. 1996. Biological control of *Botrytis cinerea* in apple by yeasts from various habitats and their putative mechanisms of antagonism. Biological Control, 7: 212–220.

Fitzpatrick, D.A. 2012. Horizontal gene transfer in fungi. FEMS Microbiol Letter, 329: 1–8.

Freimoser, F.M., Rueda‐Mejia, M.P., Tilocca, B. & Migheli, Q. 2019. Biocontrol yeasts: mechanisms and applications. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 35: 154.

Gafni, A., Calderon, C.E., Harris, R., Buxdorf, K., Dafa–Berger, A., Zeilinger–Reichert, E. & Levy, M. 2015. Biological control of the cucurbit powdery mildew pathogen Podosphaera xanthii by means of the epiphytic fungus *Pseudozyma aphidis* and parasitism as a mode of action. Front Plant Science, 6: 132.

Gauthier, G.M. 2015. Dimorphism in fungal pathogens of mammals, plants, and insects. PLoS Pathog, 11:e1004608.

Gauthier, G.M. 2017. Fungal dimorphism and virulence: molecular mechanisms for temperature adaptation, immune evasion, and in vivo survival. Mediators Inflamm, 2017: 8491383.

Giobbe, S., Marceddu, S., Scherm, B., Zara, G. Mazzarello, V.L. Budroni, M. & Migheli, Q. 2007. The strange case of a biofilm–forming strain of Pichia fermentans, which controls Monilinia brown rot on apple but is pathogenic on peach fruit. FEMS Yeast Reserch, 7: 1389–1398.

Golubev, W.I. 2006. Antagonistic interactions among yeasts CA Rose G Peter (Eds) Biodiversity and Ecophysiology of Yeasts Springer–Verlag Berlin, 197–219, 10.1007/3–540–30985–3–10.

González Pereyra, M.L. & Garcia, G. 2017. Aflatoxins and *Saccharomyces cerevisiae*: Yeast modulates the intestinal effect of aflatoxins, while aflatoxin B1 influences yeast ultrastructure. World Mycotoxin Journal, 10(2): 171–181.

Gore–Lloyd, D. 2019. Snf2 controls pulcherriminic acid biosynthesis and antifungal activity of the biocontrol yeast *Metschnikowia pulcherrima*. Molcular Microbiology, 112: 317–332.

Gozzo, F. & Faoro, F. 2013. Systemic acquired resistance (50 years after discovery): moving from the lab to the field. Journal of Agriculture Food Chemistery, 61: 12473–12491

Hadwiger, L.A. McDonel, H. & Glawe, D. 2015. Wild yeast strains as prospective candidates to induce resistance against potato late blight (*Phytophthora infestans*). American Journal of Potato Reserch, 92: 379–386.

Hernandez, A., Martin, A., Aranda, E. Perez–Nevado, F. & Cordoba, M.G. 2007. Identification and characterization of yeast isolated from the elaboration of seasoned green table olives. Food Microbiology, 24: 346–351.

Helbig's, J. 2002. Ability of the antagonistic yeast *Cryptococcus albidus* to control *Botrytis cinerea* in strawberry. BioControl. 47(1): 85–99.

Huang, R., Li, G.Q., Zhang, J., Yang, L., Che, H.J., Jiang, D.H. & Huang, H.C. 2011. Control of postharvest Botrytis fruit rot of strawberry by volatile organic compounds of *Candida intermedia*. Phytopathology, 101: 859–869.

Janisiewicz, W.J. & Korsten, L.2002. Biological control of postharvest diseases of fruits. Annual Review of Phytopathology, 40: 411–441.

Jiang, B., Ram, A.F., Sheraton, J., Klis, F.M. & Bussey, H. 1995. Regulation of cell wall beta–glucan assembly: pTC1 negatively affects PBS2 action in a pathway that includes modulation of EXG1 transcription. Molecular Gen Genet, 248: 260–269.

Jijak, M.H., Lepoivre, P. & Grevesse. C. 1999. Yeast species for biocontrol of apple post–harvest diseases. Biotechnological approaches in biocontrol of plant pathogens. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, 31–49.

Jones, J.D. & Dang, J.L. 2006. The plant immune system. Nature, 444: 323–329.

Junker, K., Hesselbart, A. & Wendland, J. 2017. Draft genome sequence of *Saccharomycopsis fodiens* CBS 8332, a necrotrophic mycoparasite with biocontrol potential. Genome Announc.

Junker, K., Bravo Ruiz, G., Lorenz, A., Walker, L., Gow, N.A.R. & Wendland, J. 2018. The mycoparasitic yeast *Saccharomycopsis schoenii* predates and kills multi–drug resistant *Candida auris*. Scientific Reports, 8: 14959.

Junker, K. Chailyan, A., Hesselbart, A., Forster, J. & Wendland, J. 2019. Multi–omics characterization of the necrotrophic mycoparasite *Saccharomycopsis schoenii*. PLoS Pathogens,15: e1007692.

Kamel, S.M., Morsy, E.M. & Massoud, O.N. 2016. Potentiality of some Yeast Species as Biocontrol Agents Against *Fusarium oxysporum* f. sp. cucumerinum the Causal Agent of Cucumber Wilt. Egyptian Journal of Biological Pest Control, 26(2): 185–193.

Keyhani, N.O. 2018. Lipid biology in fungal stress and virulence: entomopathogenic fungi. Fungal Biology, 122: 420–429.

Khan, N.I., Schisler, D.A., Boehm, M.J., Lipps, P.E. & Slininger, P.J. 2004. Field testing of antagonists of fusarium head blight incited by Gibberella zeae. Biological Control, 29: 245–255.

Khoshayand, M.R., Mokhtarnejad, L., Etebarian, H.R., Farzaneh, M.& Sheikhpour, P. 2013.Screening and Optimization of Industrial Medium for Mass Production of *Candida membranifaciens*, Biocontrol Agent of Blue Mold and Gray Mold Diseases of Apple. Journal of Applied Research in Plant Protection, 2(2): 1–16**.** (In Persian with English summary).

Kreger–van Rij, N.J. 1984. The yeast: a taxonomic study, 3rd edn. Amsterdam: Elsivier, 1082pp

Kombrink, A., Sanchez–Vallet, A. & Thomma, B.P. 2011. The role of chitin detection in plant–pathogen interactions. Microbes Infection, 13: 1168–1176.

Kowalska, J., Drożdżyński, D., Remlein–Starosta, D., Sas–Paszt, L. & Malusá, E. 2012. Use of *Cryptococcus albidus* for controlling grey mould in the production and storage of organically grown strawberries. Journal of Plant Disease and Protectection, 119: 174–178.

Kunz, S. 2004. Development of "Blossom–Protect" – a yeast preparation for the reduction of blossom infections by fire blight. 11th International Conference on Cultivation Technique and Phytopathological problems in organic fruit–growing. Weinsberg, Germany.

Kunz, S. & Haug, P. 2006. Development of a strategy for fire blight control in organic fruit growing. In: Boos M (ed) 12th International Conference on Cultivation Technique and Phytopathological Problems in Organic Fruit–Growing. Weinsberg. 2006. Fördergemeinschaft ökologischer Obstbau: 113–117.

Kunz, S., Schmitt, A. & Haug, P. 2011. Field testing of strategies for fire blight control in organic fruit growing. Acta Hortic. 896: 431–436.

Kurtzman, C.P., Fell, J.W., Boekhout, T. & Robert, V. 2011a. Methods for isolation, phenotypic characterization and maintenance of yeasts. pp. 87–110. In: Kurtzman, C.P., Fell, J.W. & Boekhout, T. (eds). The Yeasts: A Taxonomic Study, 5th edn., Elsevier, Amsterdam.

Kvasnikov, E.I., Nagornaya, S.S. & Shchelokova, J.F. 1975. Distribution of the yeast Rhodosporidium diobovatum in soil and plants. Mikrobiologiia. 44: 753–756. In Russian. (English translation in: Microbiology. 44: 679–681.

Langner, T. & Gohre, V. 2015. Fungal chitinases: function, regulation, and potential roles in plant/pathogen interactions. Curr Genet.

Lee, G., Lee, S.H., Kim, K.M. & Ryu, C.M. 2017. Foliar application of the leaf–colonizing yeast *Pseudozyma churashimaensis* elicits systemic defense of pepper against bacterial and viral pathogens. Scientific Reports, 7: 39432.

Lemos, W.J. Jr et al. 2016. Biocontrol ability and action mechanism of *Starmerella bacillaris* (synonym *Candida zemplinina*) isolated from wine musts against gray mold disease agent *Botrytis cinerea* on grape and their effects on alcoholic fermentation. Front Microbiology, 7: 1249.

Lima, G., Ippolito, A., Nigro, F. & Salerno, M. 1997. Effectiveness of *Aureobasidium pullulans* and *Candida oleophila* against post–harvest stawbery rots. Postharvest Biology and Technology, 10: 169–178.

Liu, T. et al. 2012. Chitin–induced dimerization activates a plant immune receptor. Science, 336: 1160–1164.

Liu, P., Luo, L. & Long, C.A. 2013. Characterization of competition for nutrients in the biocontrol of *Penicillium italicum* by *Kloeckera apiculata*. Biological control, 67(2): 157–162.

Liu, X. et al. 2014. Host–induced bacterial cell wall decomposition mediates pattern–triggered immunity in Arabidopsis. Elife.

Luongo, L.M., Galli, L., Corazza, E., Meekes, L., Lombaers–van der Plas, C. & Köhl, J. 2005. Potential of fungal antagonists for biocontrol of *Fusarium* spp. in wheat and maize through competition in crop debris. Biocontrol Science and Technology, 15: 229–242.

Mbili, N.C. 2012. Evaluation of integrated control of postharvest grey mould and blue mould of pome fruit using yeast, potassium silicate and hot water treatments. University of KwaZulu–Natal.

McLaughlin, R. J., Wisniewski, M. E., Wilson, C. L. & Chalutz, E. 1990. Effects of inoculum concentration and salt solution on biological control of postharvest diseases of apple with *Candida* sp. Phytopathology, 80: 456–461.

Miceli, M.H., Diaz, J.A. & Lee, S.A. 2011. Emerging opportunistic yeast infections. Lancet Infect Disease, 11: 142–151.

Morath, S.U., Hung, R. & Bennett, J.W. 2012. Fungal volatile organic compounds: a review with emphasis on their biotechnological potential. Fungal Biology Revise, 26: 73–83.

Mokhtarnejad, L., Etebarian, H.R. & Fazeli, M.R. 2010. Stability of *Pichia guillermondii* yeast in powder formulations and evaluation of the ability to control formulations against blue apple mold. Iranian journal of plant protection science, 41(1): 9–18. (In Persian with English summary).

Mokhtarnejad, L., Etebarian, H.R., Fazeli, M.R. & Jamalifar, H. 2011. Evaluation of different formulations of potential biocontrol yeast isolates efficacy on apple blue mold at storage condition. Archives of Phytopathology and Plant Protection, 44: 970–980.

Mokhtarnejad, L., Etebarian, H.R., Fazeli, M. R. & Khoshayand, M.R. 2011. Influence of adjuvants on shelf life of Pichia guillermondii in power carriers and their eficasy in controlling blue mold of apple. Iranian journal of plant pathology, 47(4): 437–448. (In Persian with English summary).

Mokhtarnejad, L., Etebarian, H.R., Sheikhpour, P., Farzaneh, M. & Khoshayand, M.R. 2015. Biomass production and formulation of biocontrol yeast *Candida membranifaciens*. Journal of Crop Protection, 4: 617–625. (In Persian with English summary).

Mokhtarnejad, L., Arzanlou, M. & Babai–Ahari, A. 2015. Molecular and phenotypic characterization of ascomycetous yeasts in hypersaline soils of Urmia Lake basin (NW Iran). Rostaniha, 16(2): 174–185. (In Persian with English summary).

Mokhtarnejad, L., Arzanlou, M., Babai–Ahari, A. & Turchetti, B. 2015. Molecular identification of basidiomycetous yeasts from soils in Iran. Rostaniha, 16(1): 61–80. (In Persian with English summary)

Moriguchi, K., Yamamoto, S., Tanaka, K., Kurata, N. & Suzuki, K. 2013. Trans–kingdom horizontal DNA transfer from bacteria to yeast is highly plastic due to natural polymorphisms in auxiliary nonessential recipient genes. PLoS ONE, 8:e74590.

Nagpure, A., Choudhary, B. & Gupta, R.K. 2014. Chitinases: in agriculture and human healthcare. Crit Rev Biotechnology, 34: 215–232.

Nandhini, M., Harish, S., Beaulah, A & Eraivan Arutkani Aiyanathan, K. 2019. Antagonistic activity of epiphytic yeast against grapes mold caused by *Rhizopuss* p. Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry, 8(3): 2302–2306.

Nguyen, M.T. & Ranamukhaarachchi, S.L. 2010. Soil borne antagonists for bioogcal control of bacterial wilt disease caused by *Ralstonia solanacearum* in tomato and pepper. Journal of Plant Pathology, 92(2): 395–405.

Opulente, D. A. et al. 2019. Pathogenic budding yeasts isolated outside of clinical settings. FEMS Yeast Reserch.

Ortu, G., Demontis, M.A., Budroni, M., Goyard, S., d'Enfert, C. & Migheli, Q. 2005. Study of biofilm formation in *Candida albicans* may help understanding the biocontrol capability of a flor strain of *Saccharomyces cerevisiae* against the phytopathogenic fungus *Penicillium expansum*. Journal of Plant Pathology, 87:300.

Pandin, C., Le Coq, D., Canette, A., Aymerich, S. & Briandet, R. 2017. Should the biofilm mode of life be taken into consideration for microbial biocontrol agents? Microb Biotechnology, 10: 719–734.

Parafati, L., Vitale, A., Restuccia, C. & Cirvilleri, G. 2015. Biocontrol ability and action mechanism of food–isolated yeast strains against *Botrytis cinerea* causing post–harvest bunch rot of table grape. Food Microbiology, 47: 85–92.

Parafati, L., Vitale, A., Restuccia, C. & Cirvilleri, G. 2017b. Performance evaluation of volatile organic compounds by antagonistic yeasts immobilized on hydrogel spheres against gray, green and blue postharvest decays. Food Microbiology, 63: 191–198.

Petersson, S., Hansen, M.W., Axberg, K., Hult, K. & Schnürer, J. 1998. Ochratoxin A accumulation in cultures of *Penicillium verrucosum* with the antagonistic yeast *Pichia anomala* and *Saccharomyces cerevisiae*. Mycological Research, 102: 1003–1008.

Pieterse, C.M., Zamioudis, C., Berendsen, R.L., Weller, D.M. Van Wees, S.C. & Bakker, P.A. 2014. Induced systemic resistance by beneficial microbes. Annual Revise of Phytopathology, 52: 347–375.

Pimenta, R.S., Silva, F.L., Silva, J.F., Morais, P.B., Braga, D.T., Rosa, C.A. & Correa, A. Jr. 2008. Biological control of *Penicillium italicum*, *P. digitatum* and *P. expansum* by the predacious yeast *Saccharomycopsis schoenii* on oranges. Brazilian Journal of Microbiology, 39: 85–90.

Pitt, J.I. & Hocking, A.D. 1997. Fungi and food spoilage. 2nd edition. Blackie Academic & Professional, London, UK. 593 pp.

Pizzolitto, R.P., Armando, M.R., Combina, M., Cavaglieri, L.R., Dalcero, A.M. & Salvano, M.A. 2012. Evaluation of *Saccharomyces cerevisiae* strains as probiotic agent with aflatoxin B(1) adsorption ability for use in poultry feedstuffs. J Environ Sci Health.

Prasongsuk, S., Lotrakul, P., Ali, I., Bankeeree, W. & Punnapayak, H. 2018. The current status of *Aureobasidium pullulans* in biotechnology. Folia Microbiology (Praha), 63: 129–140.

Pretscher, J. et al. 2018. Yeasts from different habitats and their potential as biocontrol agents. Fermentation, 4: 31.

Price, N.P., Manitchotpisit, P., Vermillion, K.E., Bowman, M.J. & Leathers, T.D. 2013. Structural characterization of novel extracellular liamocins (mannitol oils) produced by *Aureobasidium pullulans* strain NRRL 50380. Carbohydr Reserch, 370: 24–32.

Price, N.P., Bischoff, K.M., Leathers, T.D., Cosse, A.A. & Manitchotpisit, P. 2017. Polyols, not sugars, determine the structural diversity of anti–streptococcal liamocins produced by *Aureobasidium pullulans* strain NRRL 50380. J Antibiot (Tokyo), 70: 136–141.

Punja, Z.K. & Utkhede, R.S. 2003. Using fungi and yeasts to manage vegetable crop diseases. Trends Biotechnology, 21: 400–407.

Querol, A. & Fleet, G.H. (eds). 2006. Yeasts in food and beverages. The Yeast Handbook, vol 2. Springer, Heidelberg.

Richards, T.A., Leonard, G., Soanes, D., Talbot, N. 2011. Gene transfer into the fungi. Fungal Biology Revise, 25: 98–110.

Robert, V., Cardinali, G. & Casadevall, A. 2015. Distribution and impact of yeast thermal tolerance permissive for mammalian infection. BMC Biol. 13: 18.

Roberts, R.G. 1990. Postharvest biological control of gray mold of apple by *Cryptococcus laurentii*. Phytopathology, 80: 526–530.

Rossouw, D., Meiring, S.P. & Bauer, F.F. 2018. Modifying *Saccharomyces cerevisiae* adhesion properties regulates yeast ecosystem dynamics. mSphere.

Sanna, M.L., Zara, S., Zara, G., Migheli, Q. Budroni, M. & Mannazzu, I. 2012. *Pichia* fermentans dimorphic changes depend on the nitrogen source. Fungal Biology, 116: 769–777.

Sanna, M.L., Zara, G., Zara, S., Migheli, Q., Budroni, M. & Mannazzu, I. 2013. A putative phospholipase C is involved in *Pichia* fermentans dimorphic transition. Biochim Biophys Acta, 1840:344–349.

Sansone, G., Rezz, I., Calvente, V., Benuzzi, D. & Sanz de Tosetti, M.I. 2005. Control of *Botrytis cinerea* strains resistant to iprodione in apple with rhodotorulic acid and yeasts. Postharvest Bioloogy and Technology, 35: 245–251.

Schaible, U.E. & Kaufmann, S.H. 2005. A nutritive view on the hostpathogen interplay. Trends Microbiology, 13: 373–380.

Schena, L., Ippolito, A., Zahavi, T., Cohen, L., Nigro, F. & Droby, S. 1999. Genetic diversity and biocontrol activity *Aureobasidium pullulans* isolates against postharvest rots. Postharv Biology and Technology, 17: 189–199.

Scherm, B., Ortu, G., Muzzu, A., Budroni, M., Arras, G. & Migheli, Q. 2003. Biocontrol activity of antagonistic yeasts against *Penicillium expansum* on apple. Journal of Plant Pathology, 85: 205–213.

Schmitt, M.J. & Breinig, F. 2002. The viral killer system in yeast: from molecular biology to application. FEMS Microbiology Revise, 26: 257–276.

Schoeman, H., Wolfaardt, G., Botha, A., Van Rensburg, P. & Pretorius, I.S. 2009. Establishing a risk assessment process for release of genetically modified wine yeast into the environment. Canadian Journal of Microbiology, 55: 990–1002.

Seibold, A., Fried, A., Kunz, S., Moltmann, E., Lange, E. & Jelkmann, W. 2004. Yeasts as antagonists against fireblight. EPPO Bull.

Sezai, Z., Mihriban, Z. & Mümine, Y. 2014. Biocontrol Activity of the Local Strain of *Metschnikowia pulcherrima* on Different Postharvest Pathogens. Biotechnology Reserch, 2014: 397167.

Spadaro, D., Vola, R., Piano, S. & Gullino, M.L. 2002. Mechanisms of action and efficacy of four isolates of the yeast *Metschnikowia pulcherriima* active against postharvest pathogens on apples. Postharvest biology and Technology, 24: 123–134.

Spadaro, D. & Droby, S. 2016. Development of biocontrol products for postharvest diseases of fruit: the importance of elucidating the mechanisms of action of yeast antagonists. Trends Food Sciene Technology, 47: 39–49.

Thambugala, K., Anupama Daranagama, D. Lander Phillips, A. G. & Kannangara, S. 2020. Fungi vs. Fungi in Biocontrol: An Overview of Fungal Antagonists Applied Against Fungal Plant Pathogens. Frontiers in cellular andinfection Microbiology, 10: DOI: 10.3389/fcimb.2020.604923

Tilocca, B., Balmas, V., Hassan, Z.U., Jaoua, S. & Migheli, Q. 2019. A proteomic investigation of Aspergillus carbonarius exposed to yeast volatilome or to its major component 2–phenylethanol reveals major shifts in fungal metabolism. International Journal of Food Microbiology, 306:108265.

Tsai, P.W., Yang, C.Y., Chang, H.T. & Lan, C.Y. 2011. Human antimicrobial peptide LL–37 inhibits adhesion of Candida albicans by interacting with yeast cell–wall carbohydrates. PLoS ONE, 6: e17755.

Vero, S., Mondino, P., Burgaeno, J., Soubes, M. & Wisniewski, M. 2002. Chracterizatioin of biological activity of two yeast strains from Uruguay against blue mold of apple. Postharvest Boilogy and Technology, 26: 91–98.

Vepstaite–Monstavice, I et al. 2018. Saccharomyces paradoxus K66 killer system evidences expanded assortment of helper and satellite viruses. Viruses.

Wang, W., Chi, Z., Liu, G., Buzdar, M.A., Chi, Z. & Gu, Q. 2009a. Chemical and biological characterization of siderophore produced by the marine–derived *Aureobasidium pullulans* HN6.2 and its antibacterial activity. Biometals, 22: 965–972.

Wang, W.L., Chi, Z.M., Chi, Z., Li, J. & Wang, X.H. 2009b. Siderophore production by the marine–derived *Aureobasidium pullulans* and its antimicrobial activity. Bioresour Technology. 100: 2639–2641.

Weiss, A. & Mögel, G. 2006. Kunz S Development of "Boni–Protect"– a yeast preparation for use in the control of post–harvest diseases of apples. In: Boos M (ed) 12th International conference on cultivation technique and phytopathologtical problems in organic fruit–growing. Weinsberg, Germany, 113–117.

Williamson, M.A. & Fokkema, N. J.1985. Phyllosphere yeasts antagonize penetration from appressoria and subsequent infection of maize leaves by *Colletotrichum graminicola*. Netherlands Journal of Plant Pathology, 91: 265–276.

Wilson, C.L. & Chalutz, E. 1989. Postharvest biological control of *Penicillium* rots of citrus with antagonistic yeasts and bacteria. Scientia Horticulturae, 40: 105–112.

Wisniewski, M., Biles, C., Droby, S. R., Wilson, C. & Chalutz, E. 1991. Mode of action of the postharvest biocontrol yeast, *Pichia guilliermondii*. 1. Characterization of attachment to *Botrytis cinerea*. Physiology Mol Plant, 39: 245–258.

Wisniewski, M., Wilson, C., Droby, S., Chalutz, E., El Ghaouth, A. & Stevens, C. 2007. Postharvest biocontrol: new concepts and applications.

Wisniewski, M. & Droby, S. 2012. Biopreservation of food and feed by postharvest biocontrol with microorganisms. In: Sundh I, Wilcks A, Goettel MS (eds) Beneficial microorganisms in agriculture, food and the environment. CABI International, Oxfordshire, 57–66.

Xu, H., Nobile, C.J. & Dongari–Bagtzoglou, A. 2013. Glucanase induces filamentation of the fungal pathogen *Candida albicans*. PLoS ONE, 8:e63736.

Yan, F., Xu, S., Chen, Y. & Zheng, X. 2014. Effect of rhamnolipids on *Rhodotorula glutinis* biocontrol of *Alternaria alternata* infection in cherry tomato fruit. Postharvest Biology and Technology, 97: 32–35.

Yu, T. & Zheng, X.D. 2006. Salicylic acid enhances biocontrol efficacy of the antagonist *Cryptococcus laurentii* in apple fruit. Jurnal of Plant Growth Regul, 25: 166–174.

Zajc, J., Gostincar, C., Cernosa, A. & Gunde–Cimerman, N. 2019. Stresstolerant yeasts: opportunistic pathogenicity versus biocontrol potential. Genes (Basel), 10: 42.

Ziedan, H.E. & Farrag, S.H. 2011. Application of yeasts as biocontrol agents for controlling foliar diseases on sugar beet plants. Journal of Agricultural Technology, 7(6): 1789–1799.

Zha, D., Xu, L., Zhang, H. & Yan, Y. 2014. Molecular identification of lipase LipA from *Pseudomonas protegens* Pf–5 and characterization of two whole–cell biocatalysts. Journal of Microbiology and Biotechnology, 24: 619–628.

Zhang, X., Boqiang, L., Zhang, Z., Chen, Y. & Tian, S. 2020. Antagonistic Yeasts: A Promising Alternative to Chemical Fungicides for Controlling Postharvest Decay of Fruit. Journal of fungi, 6:15.doi:10.3390/jof6030158.

A review on yeasts roles and applications on biological control of plant diseases

Lachin Mokhtarnejad[1], Mohsen Farzaneh[2]

1. Plant Protection Research Department, West Azarbaijan Agricultural and Natural Resources Research Center, AREEO, Urmia, Iran
2. Department of Agriculture, Medicinal Plants and Drugs Research Institute, Shahid Beheshti University, Evin, Tehran, Iran
Corresponding author: Lachin Mokhtarnejad, email: L.mokhtatnjad@gmail.com

Received: Feb., 08, 2021 8(1) 137–157 Accepted: May, 10, 2021

Abstract

Plant pathogens cause great damage on crops during harvest and post–harvest stages. The use of synthetic chemical fungicides is inevitable and causes irreparable damage to the environment and human health. Replacing chemical fungicides with beneficial biological agents can be effective in reducing these risks and damages. Among biological agents, yeasts are promising alternatives to chemical plant protection compounds due to their widespread distribution, bioavailability, environmental friendliness, and safety for human. Over the past few decades, the study of biocontrol mechanisms of yeasts against plant diseases has been extensively studied. Here, the fundamental researches on the mechanisms (*e.g.* competition, enzyme secretion, toxin production, volatiles compounds, mycoparasitism, and induction of resistance) of biocontrol yeasts as plant protection agents are reviewed. It also provides an overview of the commercialization process and registered yeast–based bioproducts. In general, this study shows the lack of fundamental studies on the biocontrol mechanisms of yeasts and registered yeast agents. Therefore, identifying the biocontrol mechanisms of yeasts in more detail is still one of the research fields and better understanding of them can pave the way for the development of yeast–based commercial products for plant protection.

Keywords: yeast, plant pathogens, biocontrol mechanisms, commercialization