مقاله علمی پژوهشی
مجله دوفصل نامه
مهندسی ژنتیک و ایمنی زیستی
ISSN 2588-5073 چاپی
ISSN 2588-5081 الکترونیکی online
دوره ۱۳، شماره ۱، بهار و تابستان ۱۴۰۳
صفحه ۶۲-۵۱

Research Article
Genetic Engineering and Biosafety Journal 2024
Volume 13, Number 1, Pages: 51-62

http://gebsj.ir/

https://ecc.isc.ac/showJournal/23064

10.61186/gebsj.13.1.3

اثرات یک هم‌کنش سه‌گانه بین ویروس موزاییک گوجه‌فرنگی، گیاه گوجه‌فرنگی و قارچ مایکورایز *Glomus fasciculatum*

Effects of a tripartite interaction among *Tomato Mosaic virus*, tomato and *Glomus fasciculatum*

حسین صداقتیان[۱]، رضا الماسی[۱]*، سمیرا پاکباز[۲]، وحید رومی[۳]

Hossein Sedaghatian[1], Reza Almasi[1]*, Samira Pakbaz[2], Vahid Roumi[3]

۱-گروه تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ملایر، ملایر، ایران
۲-گروه گیاه‌پزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه لرستان، خرم‌آباد، ایران
۳-گروه گیاه‌پزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه مراغه، مراغه، ایران

1. Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Malayer University, Malayer, Iran.
2. Plant Protection Department, Faculty of Agriculture, Lorestan University, Khorramabad, Iran.
3. Plant Protection Department, Faculty of Agriculture, University of Maragheh, Maragheh, Iran.

* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: *Corresponding Author, Email

rezaalmasi@ymail.com و ralmasi@malayeru.ac.ir

(تاریخ دریافت: ۱۴۰۳/۲/۲۳ - تاریخ پذیرش: ۱۴۰۳/۶/۲۷- تاریخ انتشار: ۱۴۰۳/۶/۲۸)
Received: 2024/05/12 | Accepted: 2024/09/17 | Published: 2024/09/18

Abstract

Arbuscular Mycorrhizal Fungi (AMF) as root symbionts in most terrestrial plants, not only improve nutrition, but also increase plant resistance to biotic and abiotic stresses by changing the physiology of the host plant. Viruses are one of the most important pathogens and limiting factors in plant production. The effects of AMF on viral infections are contradictory. Some AMFs lead to resistance to viral infection, while others result in increased susceptibility of the host plant. In this research, the effect of the symbiosis between tomato plants and the arbuscular mycorrhiza, *Glomus fasciculatum* (GF), was investigated in response to tomato mosaic virus infection. The plant responses were investigated in various characteristics such as plant height, fresh and dry weights of aerial parts, disease severity, content of total phenols and photosynthetic pigments, content of nitrogen, phosphorus and potassium elements, and the activity of antioxidant enzymes. The results showed that the AMF delayed the emergence of the symptoms and reduced disease severity. Additionally, AMF caused significant increases in growth traits in both virus- and mock-inoculated plants. AMF enhanced the content of the photosynthetic pigments in mock-inoculated plants, but in the virus-inoculated plants, it could not significantly increase chlorophyll b. Virus and mycorrhizal infections, alone and simultaneously, resulted in a significant increase in catalase and peroxidase activities and total phenolic content in the plants. AMF significantly increased the content of nitrogen, phosphorus and potassium in mock-inoculated plants. However, no significant increase was seen in the case of phosphorus in virus-infected plants. In general, it can be concluded that the symbiosis of tomato-GF has led to resistance to tomato mosaic virus infection.

Keywords: Defence-related compounds, disease severity, chlorophyll, mineral elements, symbiosis

رفرانس دهی این مقاله Citation

Sedaghatian H, Almasi R, Pakbaz S, Roumi V. (2024). Effects of a tripartite interaction among ToMV, tomato and *Glomus fasciculatum*. Genetic Engineering and Biosafety Journal 2024; 13 (1) : 51-62. Doi: 10.61186/gebsj.13.1.3
URL: http://gebsj.ir/article-1-492-en.html

صداقتیان ح، الماسی ر، پاکباز س، رومی و. (۱۴۰۳). اثرات یک هم‌کنش سه‌گانه بین ویروس موزاییک گوجه‌فرنگی، گیاه گوجه‌فرنگی و قارچ مایکورایز *Glomus fasciculatum*. مهندسی ژنتیک و ایمنی زیستی. ۱۳ (۱): ۵۱- ۶۲.

[Downloaded from gebsj.ir on 2025-04-03]

[DOI: 10.61186/gebsj.13.1.3]

Genetic Engineering and Biosafety Journal
Volume 13, Number 1, 2024

خلاصه

مایکورایزها به‌عنوان هم‌زیست‌های ریشه در بیشتر گیاهان خشکی‌زی افزون بر بهبود تغذیه، با تغییر در فیزیولوژی گیاه میزبان نیز منجر به افزایش مقاومت گیاه در برابر تنش‌های زنده و غیرزنده می‌شوند. ویروس‌ها از مهم‌ترین عوامل بیماری‌زای گیاهی و محدودکننده کشت گیاهان هستند. اثرات مایکورایزها روی آلودگی‌های ویروسی متفاوت است. برخی از هم‌کنش‌های مایکورایز-گیاه منجر به مقاومت به آلودگی ویروسی و برخی دیگر منجر به حساسیت بیشتر گیاه میزبان می‌شوند. در این پژوهش اثر هم‌زیستی گیاه گوجه‌فرنگی با مایکورایز آربوسکولار *Glomus fasciculatum* (GF) در واکنش به آلودگی ویروس موزاییک گوجه‌فرنگی بررسی شد. واکنش گیاهان به هم‌زیستی با مایکورایز و آلودگی ویروسی در ویژگی‌های مختلفی مانند ارتفاع بوته، وزن تر و خشک اندام هوایی، شدت بیماری، محتوای فنول‌کل و رنگدانه‌های فتوسنتزی، محتوای عنصرهای نیتروژن، فسفر و پتاسیم و میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت بررسی شد. نتایج نشان داد که مایکورایز منجر به تاخیر بروز نشانه‌های بیماری و کاهش شدت بیماری شد. همچنین مایکورایز باعث افزایش معنی‌دار صفات رشدی در گیاهان آلوده به ویروس شد و در گیاهان بدون آلودگی ویروسی، افزایش معنی‌دار تمامی رنگدانه‌های فتوسنتزی را باعث شد اما در حضور ویروس، اثری روی کلروفیل ب نداشت. آلودگی به ویروس و مایکورایز به تنهایی و به صورت هم‌زمان، افزایش معنی‌دار آنزیم‌های کاتالاز، پراکسیداز و محتوای فنول کل را در گیاهان در پی داشت. همچنین مایکورایز منجر به افزایش معنی‌دار محتوای نیتروژن، فسفر و پتاسیم در گیاهان بدون آلودگی ویروسی شد. اما در گیاهان آلوده به ویروس، مایکورایز قادر به افزایش معنی‌دار فسفر نبود. به طورکلی، می‌توان نتیجه گرفت که همزیستی با مایکورایز GF منجر به مقاومت گیاهان گوجه‌فرنگی در برابر آلودگی ویروس موزاییک گوجه‌فرنگی شده است.

واژگان کلیدی: ترکیب‌های دفاعی، شدت بیماری، کلروفیل، عنصرهای معدنی، هم‌زیستی

مقدمه

Introduction

در محیط‌های طبیعی، گیاهان با میکروارگانیسم‌های مفید و بیماری‌زای متعددی در ارتباط هستند که ممکن است رشد و بقا آنها را تحت تاثیر قرار دهند. قارچ‌های مایکورایز آربوسکولار (Arbuscular mycorrhizal fungi, AMF) متعلق به شاخه *Mucoromycota* و زیرشاخه *Glomeromycotina* هستند (Spatafora *et al*., 2016) و با حدود ۸۵ درصد گیاهان خشکی‌زی رابطه هم‌زیستی برقرار می‌کنند (Auge *et al*, 2015). هم‌زیستی گیاهان با مایکورایزهای آربوسکولار، به دلیل بهبود تغذیه معدنی گیاه و افزایش جذب عنصرهای غذایی، اغلب منجر به افزایش توده زنده و بهبود تولید محصول در گیاهان می‌شود (Fiorilli *et al*., 2018; Fattahi *et al*., 2022). افزون بر این، استقرار قارچ‌های AM روی ریشه، اثرهای سیستمیک مفیدی، فراتر از بهبود تغذیه و جذب عنصرهای غذایی، روی گیاهان دارد. به عنوان نمونه، افزایش تحمل نسبت به تنش‌های زنده و غیرزنده را می‌توان نام برد (Auge *et al*, 2015; Fiorilli *et al*., 2018; Miozi *et al*., 2019; Moarrefzadeh and Khateri, 2022). این مزایا در اثر تغییرات فیزیولوژیکی و متابولیکی ناشی از استقرار قارچ‌های AMF روی ریشه گیاه ایجاد می‌شوند و پتانسیل هم‌زیستی با قارچ‌های AM را به عنوان یک عامل مهار زیستی نشان می‌دهد (Auge *et al*, 2015; Fiorilli *et al*., 2018; Miozi *et al*., 2019). افزایش مقاومت گیاهان مایکورایزی در برابر بیمارگرهای خاک‌برد گزارش شده است (Whipps 2004)، اما نتایج ضدونقیضی در مورد بیمارگرهایی که به بخش‌های هوایی گیاهان حمله می‌کنند، وجود دارد (Pozo and Azcón-Aguilar, 2007). افزون بر سازوکارهای ژنتیکی، فیزیولوژیکی و مولکولی، عوامل دیگری مانند باکتری‌ها و ویروس‌های مرتبط با مایکورایز نیز در نوع واکنش دخالت دارند (Bonfante and Desirò, 2017; Turina *et al*., 2018).

[Downloaded from gebsj.ir on 2025-04-03]

[DOI: 10.61186/gebsj.13.1.3]

افزایش واکنش‌های دفاعی عمومی و پایه‌ای گیاه توسط مایکورایزها به عنوان مقاومت القایی مایکورایزی (mycorrhiza-induced resistance, MIR) شناخته می‌شود (Cameron *et al*., 2013). دو دسته از ترکیباتی که در واکنش‌های دفاع عمومی گیاهان نقش دارند، آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت و ترکیبات فنولی هستند. هم‌زیستی گیاه با قارچ‌های AM می‌تواند منجر به افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت مانند سوپر اکسید دیسموتاز (SOD)، کاتالاز (CAT) و پراکسیداز (POD) شود تا به گیاه در تحمل تنش اکسیداتیو حاصل از عوامل بیماری‌زای زنده و غیرزنده کمک کند (Chen *et al*., 2020; He *et al*., 2020; Wang *et al*., 2022). همچنین افزایش ترکیبات فنولی در گیاهان هم‌زیست با قارچ‌های AM گزارش شده است (Duc *et al*., 2020; Shirali *et al*. 2020).

ویروس‌ها انگل‌های اجباری و درون‌سلولی هستند که می‌توانند بیماری‌های مخربی را در میزبان‌های خود ایجاد کنند. ویروس‌های گیاهی با اختلال در فیزیولوژی گیاه مانند ممانعت از فتوسنتز و تثبیت کربن، به هم‌زدن نظم هورمونی گیاه، تغییر جریان انتقال مواد غذایی، تغییر سوخت‌وساز طبیعی گیاه و مصرف عنصرهای غذایی گیاه منجر به ضعف سیستم دفاعی گیاه و افزایش تکثیر ویروس و شدت بیماری می‌شوند (Culver and Padmanabhan, 2007). چندین بیماری ویروسی تولید گوجه‌فرنگی در سراسر جهان را به‌شدت تحت تاثیر قرار می‌دهند و خسارت زیادی ایجاد می کنند (Balogun, 2008). یکی از این ویروس‌ها، ویروس موزاییک گوجه‌فرنگی (*Tomato mosaic virus*, ToMV) است که منجر به خسارت به گیاهان زیادی در دنیا می‌شود. ToMV گونه‌های گیاهی متنوعی مانند گیاهان زراعی، گل‌های زینتی و علف‌های هرز را آلوده می‌کند. نشانه‌های بیماری شامل بدشکلی برگ‌ها، ریزشدن و بدشکلی میوه‌ها، لکه‌های حلقوی زردرنگ روی میوه، موزاییک برگ‌ها وکوتولگی بوته‌هاست (Kumar *et al*., 2011). کنترل ToMV مشکل است. زیرا به‌راحتی از راه مکانیکی منتقل می‌شود و دامنه میزبانی وسیعی نیز دارد (Ara *et al*., 2012). تاکنون، مقاومت ژنتیکی و کنترل ناقل‌ها به عنوان دو رهیافت گسترده در کنترل بیماری‌های ویروسی به‌کار رفته‌اند. گرچه رهیافت‌های پایدار و موثر برای کاهش بیماری‌های ویروسی مانند توسعه ارقام مقاوم و متحمل، انتقال ژن‌های مقاومت (مانند NBS-LRR) از گیاهان وحشی به ارقام تجاری و گیاهان تراژن بیان کننده پروتئین‌های ویروسی، می‌توانند با آلودگی‌های ویروسی در سطح RNA یا پروتئین مقابله کنند، اما این رهیافت‌ها سریع نیستند و نمی‌توانند بیماری‌های نوظهور ویروسی و بیماری‌های ویروسی با عوامل ناشناخته را کنترل کنند (Miozi *et al*., 2019). همچنین فراوانی جهش و نوترکیبی در ژنوم ویروس‌ها زیاد است و با شکستن مقاومت ژنتیکی، ارقام مقاوم و متحمل به سرعت در برابر ویروس‌ها آسیب‌پذیر می‌شوند. افزون بر این، مصرف زیاد سم‌های شیمیایی برای کنترل ناقل‌ها اثرهای مخربی را روی محیط‌زیست و سلامتی در پی دارد. در چندین سال گذشته، کاربرد عوامل کنترل بیولوژیک مانند قارچ‌های مایکورایز برای بیماری‌های گیاهی توجه زیادی به خود جلب کرده‌اند (Elsharkawy *et al*., 2012) و مایه‌زنی گیاهان با قارچ‌های AM با افزایش میزان سیستم دفاعی گیاهان، به عنوان یک روش اقتصادی بهینه و پایدار برای کنترل بیماری‌های ویروسی پیشنهاد شده است (Hao *et al*., 2019; Miozi *et al*., 2019; Miozi *et al*., 2020). این پژوهش نیز با هدف امکان استفاده از مایکورایز آربوسکولار *G. fasciculatum* در مدیریت بیماری ویروسی موزاییک گوجه‌فرنگی انجام شد.

مواد و روش‌ها

Materials and Methods

بذرهای گوجه‌فرنگی رقم متین در سینی‌های جوانه‌زنی شامل ورمی‌کولایت و ماسه استریل به همراه اسپور قارچ مایکورایز *Glomus fasciculatum* با غلظت ۵۰ اسپور در گرم خاک (تهیه شده از شرکت زیست‌فناور توران، شاهرود، ایران) کشت شدند. پس از چهار هفته، نشاها به گلدان‌های حاوی ورمی¬کولیت، ماسه استریل (۱:۱) و اسپور قارچ مایکورایز انتقال داده شدند. گیاهان در مرحله چهاربرگی، با ToMV جدا شده از گوجه¬فرنگی، به‌صورت مکانیکی مایه¬زنی شدند. برای مایه‌زنی مکانیکی، نخست ۰/۱ گرم برگ گیاه گوجه‌فرنگی آلوده به ویروس در یک میلی‌لیتر بافر ۰/۱ مولار فسفات پتاسیم با pH=۷ عصاره‌گیری شد. عصاره آلوده روی

[Downloaded from gebsj.ir on 2025-04-03]
[DOI: 10.61186/gebsj.13.1.3]

برگ‌های گیاهان گوجه‌فرنگی که کاربوراندوم پاشی شده بوند، مایه‌زنی شد. شرایط گلخانه برای نگهداری گیاهان ١٤ ساعت نور، ١٠ ساعت تاریکی و دمای ٣ ± ٢٤ درجه سلسیوس بود. شدت بیماری در چهار هفته پس از مایه‌زنی در ده گیاه از هر تیمار ارزیابی شد. در نهایت با استفاده از مقیاس زیر نمره‌دهی انجام شد. برای گیاهان بدون علامت نمره صفر، موزاییک خفیف نمره ٢، موزاییک شدید نمره ٤، موزاییک خفیف و کوتولگی نمره ٦، موزاییک شدید و کوتولگی نمره ٨ و مرگ بوته ها نمره ١٠ درنظر گرفته شد. در نهایت درصد شدت بیماری (DS%) نیز از فرمول زیر محاسبه شد (Raupach *et al*., 1996):

$$DS\% = \frac{\sum (\text{disease scale} * \text{number of plants in each scale})}{\text{total number of plants} * \text{highest disease scale}} 100$$

آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کاملا تصادفی و تیمارهای زیر در چهار تکرار انجام شد (جدول ١).

جدول ١- تیمارهای اعمال شده و کد مربوط به هر تیمار

Table 1. Treatments and pertaining code to each treatment

Treatment code	Description
-GF -V	No mycorrhiza and no virus treatment
-GF +V	Without mycorrhiza and with virus
+GF -V	With mycorrhiza and without virus
+GF +V	With mycorrhiza and with virus

برای ردیابی ویروس در گیاهان مایه‌زنی‌شده، از آزمون RT-PCR و آغازگرهای اختصاصی ژن پروتئین پوششی (Coat Protein, CP) ویروس ToMV (جدول ٢) استفاده شد (Chen *et al*., 2011)

جدول ٢- آغازگرهای مورد استفاده برای ردیابی ویروس در گیاهان مایه‌زنی شده (Chen *et al*., 2011).

Table 2. Primers used for ToMV detection in inoculated plants (Chen *et al*., 2011).

Virus	Primer name	Product size	T_a	Position on virus genome	(5′-3′) Sequence
ToMV	ToMV (F)	421	℃52	5746-5762	CATCTGTATGGGCTGAC
ToMV	ToMV (R)			6148-6166	GAGGTCCARACCAAMCCAG

اندازه‌گیری صفات مورفولوژیکی و رشدی: ارزیابی این صفات چهار هفته پس از مایه‌زنی با ویروس انجام شد. بدین صورت که قسمت‌های هوایی ١٠ گیاه برای اندازه‌گیری وزن تر و خشک از محل طوقه قطع و برداشت شدند و با استفاده از ترازوی ٠/٠١ اندازه‌گیری و یادداشت شدند. سپس پاکت‌های حاوی نمونه‌های گیاهی در داخل آون و دمای ٧٥ درجه سلسیوس به مدت سه شبانه روز قرار گرفته و وزن خشک نمونه‌ها با استفاده از ترازو اندازه-گیری شدند.

اندازه‌گیری محتوای رنگدانه‌های فتوسنتزی (کلروفیل و کاروتنوئید)

محتوای کلروفیل برگ طبق روش موران (Moran, 1982) اندازه‌گیری شد. در این روش به صورت تصادفی، دیسک‌های برگی به قطر هشت میلی‌متر از برگ‌های چهار گیاه تهیه شدند و عصاره‌گیری در ١٠ میلی‌لیتر بافر دی‌متیل‌فرم‌آمید انجام شد. در ادامه میزان جذب نمونه‌ها در طول موج‌های ٦٤٧، ٦٦٤ و ٤٧٠ نانومتر با استفاده از دستگاه اسپکتروفوتومتر (Jenway Genova 1200) اندازه‌گیری شد و با استفاده از فرمول‌های زیر میزان رنگدانه‌های فتوسنتزی شامل کلروفیل a، b و کلروفیل کل و همچنین کارتنوئید محاسبه شدند.

Chlorophyll a (mg/g FW) =12.7 (A663) – 2.69 (A645) × V/1000 w

Chlorophyll b (mg/g FW) =22.9 (A645) – 4.68 (A663) × V/1000 w

Total chlorophyll (mg/g FW) =20.2 (A645) – 8.02 (A663) × V/1000 w

Carotenoid (mg/g FW) =7.6 (A470) – 1.49 (A645+ A663) × V/1000 w

سنجش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت شامل کاتالاز (CAT) و آسکوربات پراکسیداز (APX)

تهیه عصاره پروتئینی: نمونه‌گیری از چهار گیاه به صورت تصادفی انجام شد. عصاره‌گیری روی یخ با ٥٠٠ میلی‌گرم بافت تازه برگ در ٥ میلی‌لیتر بافر فسفات پتاسیم ٥٠ میلی‌مولار شامل یک میلی‌مولار EDTA و یک درصد PVP با پی‌اچ برابر با ٧/٥ انجام شد. سپس عصاره حاصل به مدت ٢٠ دقیقه در دمای ٤درجه سانتی¬گراد و

[Downloaded from gebsj.ir on 2025-04-03]
[DOI: 10.61186/gebsj.13.1.3]

۱٤۰۰۰ دور در دقیقه سانتریفوژ شد. محلول رونشین که عصاره آنزیمی است، برای تعیین فعالیت آنزیم مورد استفاده قرار گرفت.

سنجش فعالیت آنزیم کاتالاز بر اساس میزان ناپدید شدن پراکسیدهیدروژن (H_2O_2) در طول موج ۲٤۰ نانومتر انجام شد (Dhindsa and Matowe, 1981). برای این منظور، ابتدا به مخلوط واکنش ۱۵ میلی‌مولار پراکسیدهیدروژن و ۱۰۰ میکرولیتر از عصاره آنزیمی اضافه شد و توسط بافر استخراج حجم نمونه به ۳ میلی‌لیتر رسانده شد تا واکنش آغاز شود. ثبت تغییرات جذب نور نمونه‌ها در طول موج ۲٤۰ نانومتر که بیانگر میزان کاهش غلظت H_2O_2 است، هر ۱۰ ثانیه و به مدت ۱۲۰ ثانیه توسط دستگاه اسپکتروفوتومتر (مدل Jenway Genova 1200) اندازه‌گیری شد. هر یک واحد از فعالیت آنزیم کاتالاز به‌عنوان مقداری از آنزیم در نظر گرفته شد که موجب کاهش یک میکرومول H_2O_2 در هر دقیقه می‌شود.

میزان فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز به روش ناکانو و آسادا (Nakano and Asada, 1981) اندازه‌گیری شد. مخلوط واکنش شامل بافر فسفات ۵۰ میلی مولار، آسکوربات ۰/۵ میلی مولار و ۱۵۰ میکرولیتر عصاره آنزیمی بود. اساس این روش کاهش جذب نور در طول موج ۲۹۰ نانومتر است که ناشی از اکسیده‌شدن آسکوربیک اسید است. میزان کاهش در جذب آسکوربیک اسید به مدت ۱۲۰ ثانیه اندازه‌گیری شد.

سنجش میزان فنل کل: اندازه‌گیری میزان فنل کل به روش طیف‌سنجی در طول موج ۷٦۵ نانومتر و با معرف فولین سیوکالتو (F-C reagent) به‌صورت زیر انجام شد (McDonald *et al.*, 2001). در این روش احیا معرف فولین توسط ترکیبات فنولی در محیط بازی، منجر به تشکیل کمپلکس آبی‌رنگ می‌شود که حداکثر جذب نوری آن در ۷٦۰ نانومتر است. به این منظور ابتدا بافت تازه برگ با اتانول ۸۰ درصد (۱۰ میلی‌گرم بر میلی‌لیتر) عصاره‌گیری شد و محلول حاصل در ۱۰۰۰۰ دور به مدت ۲۰ دقیقه سانتریفوژ شد. سپس ۵۰۰ میکرولیتر از عصاره به دست آمده با۵۰۰ میکرولیتر از معرف فولین سیوکالتو و ۵۰ میکرولیتر از محلول کربنات سدیم ۱۰درصد مخلوط شد. مقدار جذب نوری در طول موج ۷٦۰ نانومتر با استفاده از دستگاه اسپکتوفتومتر (مدل Jenway Genova 1200) خوانده شد و نتایج برحسب میلی‌گرم در گرم بافت تر برگ بیان شد.

اندازه‌گیری عنصرهای نیتروژن، پتاسیم و فسفر: اندازه‌گیری درصد فسفر به روش رنگ‌سنجی (Olsen and Sommers, 1982) در دستگاه اسپکتروفوتومتر (Jenway Genova 1200) در طول موج ٦٦۰ نانومتر انجام شد. اندازه‌گیری درصد پتاسیم برگ به روش شعله‌سنجی (Knudsen *et al.*, 1982) با استفاده از دستگاه فلیم فوتومتر (Jenway PFP7) انجام شد. اندازه‌گیری درصد نیتروژن نیز به روش کلدال انجام شد (Bremner and Mulvancy, 1982).

تجزیه و تحلیل آماری داده‌ها: بعد از جمع‌آوری داده‌ها، آنالیز داده‌ها به روش تجزیه واریانس و آزمایش فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کاملا تصادفی و در چهار تکرار بـه کمـک نـرم افـزار SPSS نسخه ۲٦ انجام شد. مقایسه میانگین تیمارها با اسـتفاده از آزمون دانکن در سطح احتمال ۵ درصد انجام شد.

نتایج و بحث

Results and Discussion

ردیابی ویروس در گیاهان مایه‌زنی‌شده با استفاده از آزمون RT-PCR و آغازگرهای اختصاصی ژن پروتئین پوششی ToMV و الکتروفورز در ژل آگاروز یک درصد نشان داد که قطعه‌ای در حدود ٤۲۰ نوکلئوتید مربوط به ژن پروتئین پوششی (CP) ویروس تکثیر شده است که نشان‌دهنده بروز آلودگی توسط ToMV در گیاهان مایه‌زنی‌شده است.

در گیاهانی که تنها با ویروس مایه‌زنی شده بودند (V+GF-)، پس از گذشت ۱۵ روز نشانه‌های بیماری شامل موزاییک و رنگ‌پریدگی برگ‌ها ظاهر شد (شکل ۱). حال آنکه در گیاهانی که ویروس همراه با مایکورایز مایه‌زنی شده بود (V+GF+)، تاخیر در بروز نشانه‌های بیماری به طور میانگین به مدت ۲ روز دیده شد.

[Downloaded from gebsj.ir on 2025-04-03]
[DOI: 10.61186/gebsj.13.1.3]

شکل ۱- نشانه‌های بیماری ناشی از مایه‌زنی گیاهان گوجه‌فرنگی با ویروس ToMV. موزاییک و رنگ پریدگی در برگ‌ها دیده می‌شود.

Fig.1. Disease symptoms caused by inoculation of ToMV on tomato plants. There are distinct mosaic and discoloration symptoms on the leaves.

درصد شدت بیماری با استفاده از مقیاس و فرمول ذکرشده در بخش مواد و روش‌ها در ده بوته (ده تکرار) از هر تیمار محاسبه شد. در گیاهان آلوده به ویروس و مایکورایز GF (GF+V+)، کوتولگی بوته‌ها و موزاییک خفیف برگ‌ها (نمره ٦ در مقیاس شدت بیماری)، نشانه‌های غالب بیماری بودند. در حالی که گیاهانی که تنها با ویروس آلوده شده بودند (GF+V-)، در بیشتر موارد کوتولگی شدید و موزاییک شدید (نمره ۸ در مقیاس شدت بیماری) را نشان دادند. به بیان دیگر، درصد شدت بیماری در گیاهان GF+V+ و GF+V- به ترتیب برابر با ۵۰ و ٦۰ درصد بود. این نتایج نشان‌دهنده کاهش ۱۰ درصدی شدت بیماری و کاهش سرعت بروز نشانه‌های بیماری به مدت ۲ روز در نتیجه هم‌زیستی با مایکورایز است.

اندازه‌گیری صفات رشدی مانند ارتفاع بوته، وزن تر و وزن خشک اندام هوایی نشان داد که در مقایسه با گیاهان سالم (گیاهان بدون ویروس و بدون مایکورایز: GF-V-)، آلودگی به ویروس (گیاهان – GF+V) منجر به کاهش معنی‌دار تمام صفات رشدی، ارتفاع بوته (۲۹/۵۳%)، وزن تر (٤۱/۸۲%) و وزن خشک اندام هوایی(۵۲%) شده‌است (جدول ۳). از سوی دیگر، در مقایسه با گیاهان سالم (-GF-V)، مایه‌زنی گوجه‌فرنگی با مایکورایز GF (گیاهان GF-V+) منجر به افزایش معنی‌دار صفات رشدی شده است (جدول۳) به بیان دیگر، GF منجر به افزایش ٦۷/۱۹ درصدی ارتفاع بوته، ۱۰۰/۱۸ درصدی وزن تر و ۹٦/۱٤ درصدی وزن خشک اندام هوایی در گیاهان بدون ویروس شده است. آنالیز اثرات متقابل – ویروس نشان داد که مایه‌زنی گیاهان با GF منجر به کاهش معنی‌دار اثر ویروس در این گیاهان شده است. به بیان دیگر منجر به افزایش معنی‌دار ارتفاع بوته (۲۵/۹٤ درصد)، وزن تر (٤۰ درصد) و وزن خشک بوته (٤۵ درصد) شده است (جدول ۳).

جدول ۳- میانگین صفات رشدی گیاهان آزمایش در تیمارهای مختلف. –GF (تیمار بدون مایکورایز)، +GF (تیمار با مایکورایز)، -V (تیمار بدون ویروس)، +V (تیمار با ویروس)، SEM (میانگین خطای استاندارد)، M (مایکورایز)،V (ویروس) و M*V (اثر متقابل ویروس و مایکورایز). حروف درون جدول نشان‌دهنده گروه‌بندی میانگین‌ها در آزمون دانکن است و حروف غیر یکسان در هر ردیف، تفاوت معنی‌دار در سطح ۵ درصد را نشان می‌دهد.

Table 3. Mean value of growth characteristics of the plants in different treatments. GF- (treatment without mycorrhiza), GF+ (treatment with mycorrhiza), V- (treatment without virus), V+ (treatment with virus), SEM (Standard error of the mean), M (mycorrhiza), V (virus) and M*V (interaction effect of mycorrhiza and virus). Letters inside the table represent Duncan grouping and different letters within a row indicate differences among the treatments at the 5% level of significance.

Parameter	GF-		GF+		SEM	P value		
	V-	V+	V-	V+		M	V	M*V
Height	56.56 ^{c}	39.86 ^{e}	94.56 ^{a}	50.20 ^{d}	1.518	<0.01	<0.01	<0.01
Wet weight	110 ^{c}	64 ^{e}	220.20 ^{a}	89.60 ^{d}	3.602	<0.01	<0.01	<0.01
Dry weight	12.42 ^{c}	5.96 ^{e}	24.36 ^{a}	8.64 ^{d}	0.527	<0.01	<0.01	<0.01

[Downloaded from gebsj.ir on 2025-04-03]

[DOI: 10.61186/gebsj.13.1.3]

بررسی محتوای رنگدانه‌های فتوسنتزی شامل کلروفیل کل، کلروفیل آ، کلروفیل ب و کاروتنوئید در گیاهان نشان‌دهنده کاهش معنی‌دار رنگدانه‌های فتوسنتزی در گیاهان آلوده به ویروس (GF+V-) در مقایسه با سالم (GF-V-) بود (به‌ترتیب کاهش ٦٠، ٥٨، ٦٤ و ٣٨ درصدی کلروفیل کل، کلروفیل آ، کلروفیل ب و کاروتنوئید در مقایسه با گیاهان سالم) (جدول ٤). مایه‌زنی با مایکورایز GF در نبود آلودگی ویروسی (GF+V-) نیز منجر به افزایش معنی‌دار محتوای رنگدانه‌های فتوسنتزی در گیاهان شد (به ترتیب افزایش ٧٥، ٧٣، ٨١ و ١٤٦ درصدی کلروفیل کل، کلروفیل آ، کلروفیل ب و کاروتنوئید). آنالیز اثرات متقابل مایکورایز–ویروس روی رنگدانه‌های فتوسنتزی نشان داد که اثرات متقابل ویروس–مایکورایز روی صفات کلروفیل کل و کلروفیل آ و کاروتنوئید معنی‌دار است. در حالی‌که اثرات متقابل ویروس–مایکورایز روی کلروفیل ب معنی‌دار نیست (جدول ٤). به بیان دیگر در آلودگی هم‌زمان ویروس و مایکورایز، گونه GF باعث افزایش معنی‌دار محتوای کلروفیل کل، کلروفیل آ و کاروتنوئید در گیاهان آلوده به ویروس شده است در حالی که در محتوای کلروفیل ب گیاهان آلوده به ویروس در هم‌کنش با مایکورایز، تفاوت معنی‌داری وجود ندارد.

جدول ٤- میانگین مقادیر رنگدانه‌های فتوسنتزی شامل کلروفیل کل (Chl.T)، کلروفیل آ (Chl.a)، کلروفیل ب (Chl.b) و کاروتنوئیدها (Carotenoids) در تیمارهای مختلف. –GF (تیمار بدون مایکورایز)، +GF (تیمار با مایکورایز)، -V (تیمار بدون ویروس)، +V (تیمار با ویروس)، SEM (میانگین خطای استاندارد)، M (مایکورایز)،V (ویروس) و M*V (اثر متقابل ویروس و مایکورایز). حروف درون جدول نشان‌دهنده گروه‌بندی میانگین‌ها در آزمون دانکن است و حروف غیر یکسان در هر ردیف، تفاوت معنی‌دار در سطح ٥ درصد را نشان می‌دهد.

Table 4. Mean value of photosynthetic pigments, including total chlorophyll (Chl.T), chlorophyll a (Chl.a), chlorophyll b (Chl.b) and carotenoids in different treatments. GF- (treatment without mycorrhiza), GF+ (treatment with mycorrhiza), V- (treatment without virus), V+ (treatment with virus), SEM (Standard error of the mean), M (mycorrhiza), V (virus) and M*V (interaction effect of mycorrhiza and virus). Letters inside the table represent Duncan grouping and different letters within a row indicate differences among the treatments at the 5% level of significance.

Parameter	GF-		GF+		SEM	P value		
	V-	V+	V-	V+		M	V	M*V
Chl.T	4.54 ^{c}	1.81 ^{f}	7.99 ^{a}	3.65 ^{d}	0.287	<0.01	<0.01	<0.05
Chl.a	3.07 ^{c}	1.29 ^{e}	5.32 ^{a}	2.44 ^{d}	0.191	<0.01	<0.01	<0.05
Chl.b	1.47	0.52	2.67	1.21	0.104	<0.01	<0.01	0.069
Carotenoids	0.76 ^{c}	0.47 ^{d}	1.87 ^{a}	0.72 ^{c}	0.053	<0.01	<0.01	<0.01

آنالیز داده‌های آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت نشان داد که اثرات اصلی و متقابل ویروس و مایکورایز روی میزان فعالیت این آنزیم‌ها معنی‌دار است (جدول ٥).

اندازه‌گیری میزان فعالیت آنزیم کاتالاز (CAT) در گیاهان نشان داد که آلودگی با ToMV منجر به افزایش معنی‌دار (٤٤ درصد) فعالیت این آنزیم در گیاهان (GF+V-) در مقایسه با گیاهان سالم (GF-V-) شد. از سوی دیگر مایه‌زنی گیاهان با مایکورایز GF (GF-V+) نیز منجر به افزایش معنی‌دار (٧٤ درصد) فعالیت آنزیم CAT شد (جدول ٥). آنالیز اثرات متقابل ویروس–مایکورایز نشان داد که مایکورایز GF در حضور ویروس نیز منجر به افزایش معنی‌دار (٣٢ درصد) فعالیت آنزیم CAT نسبت به گیاهان آلوده به ویروس فاقد مایکورایز (GF+V-) شده است (جدول ٥).

میزان فعالیت آنزیم آسکوربات‌پراکسیدار (APX) در گیاهان آلوده به ToMV (GF+V-) افزایش معنی‌داری (٨٤ درصد) در مقایسه با گیاهان سالم (GF-V-) نشان داد. همچنین مایه‌زنی گیاهان با مایکورایز GF (GF+V-) نیز افزایش معنی‌دار (١٣٧ درصد) فعالیت آنزیم APX را درمقایسه با گیاهان سالم (GF-V-)، در پی داشت (جدول ٥). اثرات متقابل ویروس–مایکورایز در میزان فعالیت آنزیم

[Downloaded from gebsj.ir on 2025-04-03]

[DOI: 10.61186/gebsj.13.1.3]

APX نیز نشان داد که مایکورایز GF در گیاهان آلوده به ویروس (+GF+V) منجر به افزایش معنی‌دارفعالیت آنزیم APX در مقایسه با گیاهان آلوده به ویروس فاقد مایکورایز (-GF+V) شده است (۴۳ درصد) (جدول ۵).

سنجش میزان فنول کل در گیاهان آلوده نشان داد که آلودگی با GF (+GF-V) منجر به افزایش معنی‌دار میزان فنول کل در مقایسه با گیاهان سالم (-GF-V) شده است (۱۹۲ درصد) (جدول ۵). آلودگی با ویروس نیز (-GF+V) افزایش معنی‌دار فنول را در مقایسه با گیاهان سالم، در پی داشته است (۶۷ درصد). در حضور هم‌زمان GF و ویروس (+GF+V)، میزان فنول کل افزایش معنی‌داری را (۱۱۶ درصد) در مقایسه با گیاهان آلوده به ویروس فاقد مایکورایز (-GF+V) نشان داد (جدول ۵).

جدول ۵- میانگین میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌آکسیدانت شامل کاتالاز (CAT) و آسکوربات پراکسیداز (APX) و همچنین محتوای فنول کل، عنصرهای نیتروژن، پتاسیم و فسفر در تیمارهای مختلف. –GF (تیمار بدون مایکورایز)، +GF (تیمار با مایکورایز)، -V (تیمار بدون ویروس)، +V (تیمار با ویروس)، SEM (میانگین خطای استاندارد)، M (مایکورایز)،V (ویروس) و M*V (اثر متقابل ویروس و مایکورایز). حروف درون جدول نشان‌دهنده گروه‌بندی میانگین‌ها در آزمون دانکن است و حروف غیر یکسان در هر ردیف، تفاوت معنی‌دار در سطح ۵ درصد را نشان می‌دهد.

Table 5. The mean of activity levels of antioxidant enzymes including catalase (CAT) and ascorbate peroxidase (APX) as well as the total phenol, nitrogen, phosphorus and potassium contents of the plants in different treatments. GF- (treatment without mycorrhiza), GF+ (treatment with mycorrhiza), V- (treatment without virus), V+ (treatment with virus), SEM (Standard error of the mean), M (mycorrhiza), V (virus) and M*V (interaction effect of mycorrhiza and virus). Letters inside the table represent Duncan grouping and different letters within a row indicate differences among the treatments at the 5% level of significance.

Parameter	GF-		GF+		SEM	P value		
	V-	V+	V-	V+		M	V	M*V
CAT	0.38 ^{d}	0.55 ^{c}	0.66 ^{b}	0.73 ^{b}	0.020	<0.01	<0.01	<0.05
APX	2.78 ^{d}	5.12 ^{c}	6.60 ^{b}	7.34 ^{b}	0.289	<0.01	<0.05	<0.05
Total phenolic content	2.25 ^{e}	3.76 ^{d}	6.58 ^{b}	8.13 ^{a}	0.308	<0.01	<0.01	<0.05
N	4.29 ^{d}	0.99 ^{f}	8.36 ^{a}	3.07 ^{e}	0.151	<0.01	<0.01	<0.01
K	2.74 ^{c}	1.00 ^{e}	5.40 ^{a}	1.75 ^{d}	0.194	<0.01	<0.01	<0.01
P	0.28 ^{c}	0.04 ^{d}	0.74 ^{a}	0.12 ^{d}	0.026	<0.01	<0.01	<0.01

محتوای عنصرهای نیتروژن، پتاسیم و فسفر در گیاهان آزمایش به صورت درصد ماده خشک گیاه بیان شد. نتایج نشان داد که مایه‌زنی گیاهان با GF (+GF-V) منجر به افزایش معنی‌دار ($p<0.01$) محتوای این عنصرها در مقایسه با گیاهان سالم (-GF-V) می‌شود. به بیان دیگر، مایه‌زنی با GF به ترتیب افزایش ۱۱۷، ۱۶۵ و ۹۱ درصدی نیتروژن، فسفر و پتاسیم را در گیاهان در پی داشته است. از سوی دیگر، آلودگی به ویروس (-GF+V) نیز سبب کاهش معنی‌دار تمامی عنصرهای مورد مطالعه در مقایسه با گیاهان سالم (-GF-V) شده است ($p<0.01$). آلودگی با ویروس به ترتیب کاهش ۵۱، ۷۳ و ۵۷ درصدی نیتروژن، فسفر و پتاسیم را باعث شده است.

آنالیز اثرات متقابل ویروس- مایکورایز روی محتوای عنصرها در گیاهان نشان داد که مایکورایز GF در گیاهان آلوده به ویروس (+GF+V) منجر به افزایش معنی‌دار محتوای نیتروژن (۲۱۰ درصد) و پتاسیم (۷۵ درصد) در مقایسه با گیاهان آلوده به ویروس فاقد مایکورایز (-GF+V) شده است. اما تفاوت معنی‌داری در محتوای فسفر بین این گیاهان دیده نشد (جدول ۵).

بحث

تاخیر در بروز نشانه‌های بیماری در نتیجه مایه‌زنی با مایکورایز GF، بیانگر کاهش سرعت ایجاد آلودگی در گیاه و به بیان دیگر افزایش مقاومت گیاه در برابر ToMV است. در ارزیابی شدت بیماری نیز

[Downloaded from gebsj.ir on 2025-04-03]
[DOI: 10.61186/gebsj.13.1.3]

نشان داده شد که هم‌کنش گیاه گوجه‌فرنگی با مایکورایز GF موجب کاهش شدت بیماری شده است. اگرچه دیده شده است که مایکورایزهای AM منجر به کاهش شدت بیماری در چندین بیمارگر گیاهی شده‌اند (Jung *et al*., 2012)، اما در هم‌کنش‌های ویروس-گیاه اثرات مایکورایزها کمتر مطالعه شده است (Miozzi *et al*., 2020). در هم‌کنش‌های ویروس-مایکورایز-گیاه بسته به گونه‌های دخیل در این هم‌کنش سه‌گانه، امکان ایجاد مقاومت یا حساسیت در گیاهان وجود دارد و اصطلاحات مقاومت القایی مایکورایزی (mycorrhiza-induced resistance, MIR) و حساسیت القایی مایکورایزی (mycorrhiza-induced susceptibility, MIS) در این موارد پیشنهاد شده است (Miozzi *et al*., 2020). گزارش شده است که هم‌کنش گوجه‌فرنگی با مایکورایز آربوسکولار *Funneliformis mosseae* باعث افزایش مقاومت گیاه به ویروس موزاییک خیار (*Cucumber mosaic virus*, CMV) شده است و این هم‌کنش ویژگی‌های فیزیولوژیکی، مورفولوژیکی و بیوشیمیایی گیاهان گوجه‌فرنگی را بهبود داده است (Miozzi *et al*., 2020). بنابراین همانند این پژوهش‌ها، در پژوهش حاضر نیز هم‌کنش با مایکورایز GF منجر به بهبود مقاومت گیاه به ToMV شده است. اگرچه پژوهش‌هایی نیز وجود دارند که بیانگر افزایش حساسیت گیاه به ویروس در اثر هم‌کنش با مایکورایز هستند (Shaul *et al*., 1999; Sipahioglu *et al*., 2009; Miozzi *et al*., 2011; Miozzi *et al*., 2019).

بیشتر هم‌کنش‌های گیاه-مایکورایز منجر به بهبود صفات رشدی گیاهان می‌شوند (French, 2017; Bennett and Groten, 2022). در پژوهش حاضر نیز بهبود صفات رشدی در اثر هم‌کنش گیاهان گوجه‌فرنگی با مایکورایز GF دیده شد. پژوهش‌های پیشین نشان داده‌اند که مایکورایزها منجر به افزایش تولید هورمون‌های محرک رشد مانند اکسین‌ها توسط گیاهان می‌شوند و خود این قارچ‌ها نیز قادر به تولید هورمون‌هایی مانند اکسین، جیبرلین و سیتوکینین هستند که منجر به رشد بیشتر شریک گیاهی خود می‌شوند (Pons *et al*., 2020; Dhiman *et al*., 2022). در واقع یکی از دلایل کاهش اثرات ویروس در گیاهان هم‌زیست با مایکورایز، همین افزایش تولید هورمون‌های محرک رشد است. به بیان دیگر، ویروس‌های گیاهی در نظم هومورنی گیاهان اختلال ایجاد می‌کنند و به عنوان نمونه منجر به کوتولگی گیاهان آلوده از راه کاهش تولید این هورمون‌ها می‌شوند، اما مایکورایزها با افزایش تولید این هورمون‌ها می‌توانند اثرات آلودگی‌های ویروسی را در گیاهان کاهش دهند (Alazem and Lin, 2015). از سوی دیگر، آلودگی‌های ویروسی با کاهش ذخایر عنصرهای غذایی گیاهی مانند فسفر، نیتروژن و پتاسیم در ارتباط هستند و کاهش این عنصرها خود دلیل دیگری برای ناهنجاری‌های رشدی گیاهان آلوده و کاهش عملکرد آنهاست (Tripathi *et al*., 2022). خوشبختانه شواهد زیادی مبنی بر بهبود جذب عنصرهای غذایی مانند فسفر، نیتروژن و پتاسیم توسط گیاهان در هم‌زیستی با مایکورایزها وجود دارد (Smith and Smith, 2011; French, 2017; Balestrini *et al*., 2020). در پژوهش حاضر نیز مشخص شد که مایکورایز GF باعث افزایش جذب این عنصرهای غذایی در گیاهان شده است. نکته جالب عدم افزایش معنی‌دار محتوای فسفر گیاهان مرتبط با مایکورایز GF در پاسخ به آلودگی به ویروس ToMV است و برخی پژوهش‌های پیشین نیز نشان داده‌اند که با افزایش محتوای فسفر گیاهان توسط قارچ‌های AM حساسیت به بیماری ویروسی در گیاهان افزایش یافته است. به عنوان نمونه در آلودگی گیاهان سیب‌زمینی به ویروس وای سیب زمینی (*Potato virus Y*, PVY) دیده شد که با افزایش جذب فسفر توسط گیاهان مرتبط با مایکورایز *Rhizophagus irregularis*، شدت بیماری ویروسی نیز افزایش پیدا کرده است (Sipahioglu *et al*., 2009). بنابراین عدم افزایش معنی‌دار فسفر در گیاهان مایکورایزی آلوده به ویروس ToMV می‌تواند دلیلی برای کاهش شدت بیماری ویروسی در این گیاهان باشد.

بهبود تغذیه از راه جذب بیشتر عنصرهای غذایی در افزایش تولید رنگدانه‌های فتوسنتزی و ماده‌سازی بیشتر در گیاهان نیز نقش دارد و مایکورایزها و ویروس‌ها در این مورد نیز دو روی متفاوت یک سکه هستند (French, 2017; Chandrasekaran *et al*., 2019; Balestrini *et al*., 2020). در واقع مایکورایزها با افزایش محتوای کلروفیل و سایر رنگدانه‌های فتوسنتزی مانند کاروتنوئیدها، افزایش آنزیم‌های فتوسنتزی و ATP منجر به افزایش نرخ فتوسنتز در گیاه می‌شوند (Balestrini *et al*., 2020). نتایج ما نیز نشان‌دهنده کاهش و افزایش معنی‌دار رنگدانه‌های فتوسنتزی به ترتیب در نتیجه آلودگی با ToMV و مایکورایز است.

[Downloaded from gebsj.ir on 2025-04-03]
[DOI: 10.61186/gebsj.13.1.3]

تحریک سیستم دفاعی گیاهان توسط بیمارگرها و میکروارگانیسم‌های هم‌زیست مانند مایکورایزها افزایش تولید متابولیت‌های دفاعی مانند ترکیبات فنولی و گونه‌های اکسیژن فعال (Reactive oxygen species, ROS) و به دنبال آن آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت تجزیه‌کننده ROS را در پی دارد (Jung *et al*., 2012; Mauch-Mani *et al*., 2017). نتایج پژوهش حاضر نیز بیانگر افزایش معنی‌دار ترکیبات فنولی و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت (مانند کاتالاز و پراکسیداز) در اثر آلودگی با ToMV و مایکورایز GF است.

در پژوهش ما مایکورایز GF منجر به بهبود مقاومت گیاه نسبت به آلودگی ToMV شد. اما همان‌طور که پیشتر اشاره شد هم‌کنش‌های ویروس-مایکورایز-گیاه هم‌کنش‌های پیچیده‌ای هستند و در برخی موارد این هم‌کنش‌ها حساسیت بیشتر گیاه به آلودگی ویروسی را در پی داشته‌اند (Sipahioglu *et al*., 2009; Miozzi *et al*., 2011; Miozzi *et al*., 2019). بنابراین نیاز است تا بررسی‌های بیشتری برای افزایش درک پژوهشگران از این روابط پیچیده انجام شود. به عنوان نمونه ژن‌های دفاعی و بیماری‌زایی دخیل در این ارتباط سه‌گانه که بیان متفاوتی در هم‌کنش‌های هم‌افزا (Synergistic) و آنتاگونیستی (Antagonistic) دارند، می‌تواند در این زمینه راه‌گشا باشد.

منابع

References

Alazem, M., & Lin, N. S. (2015). Roles of plant hormones in the regulation of host–virus interactions. Molecular Plant Pathology, 16, 529–540. doi: 10.1111/mpp.12204.

Ara, I, Bukhari, N.A., Aref, N. M., Shinwari, M.M.A., & Bakir, M.A. (2012). Antiviral activities of streptomycetes against tobacco mosaic virus (TMV) in Datura plant: evaluation of different organic compounds in their metabolites. African Journal of Biotechnology, 11, 2130–2138. doi.org/10.5897/AJB11.3388

Auge, R., Toler, H., & Saxton, A. (2015). Arbuscular mycorrhizal symbiosis alters stomatal conductance of host plants more under drought than under amply watered conditions: a meta-analysis. Mycorrhiza, 25, 13–24. doi: 10.1007/s00572-014-0585-4

Balestrini, R., Brunetti, C., Chitarra, W., & Nerva, L. (2020). Photosynthetic traits and nitrogen uptake in crops: which is the role of arbuscular mycorrhizal fungi? Plants, 9(9), 1105. doi.org/10.3390/plants9091105

Balogun, O. S. (2008). Seedlings age at inoculation and infection sequence affect disease and growth responses in tomato mixed infected with Potato virus X and Tomato mosaic virus. International Journal of Agriculture and Biology, 10, 145–150.

Bennett, A. E., & Groten, K. (2022). The costs and benefits of plant-arbuscular mycorrhizal fungal interactions. Annual Review of Plant Biology, 73, 649-672. doi: 10.1146/annurev-arplant-102820-124504.

Bonfante, P., & Desirò, A. (2017). Who lives in a fungus? The diversity, origins and functions of fungal endobacteria living in Mucoromycota. ISME J., 11, 1727–1735. doi: 10.1038/ismej.2017.21

Bremner, J.M., & Mulvancy, C.S. (1982). Nitrogen Total pp. 595-624. In: A., Klute (Ed), Methods of soil Analysis-part 2, Agron. Monogr. No. 9. American Society of Agronomy, Madison, WI. doi.org/10.2134/agronmonogr9.2.2ed.c31

Cameron, D.D., Neal, A.L., van Wees, S.C., & Ton, J. (2013). Mycorrhizainduced resistance: more than the sum of its parts? Trends in Plant Science, 18, 539–545. doi: 10.1016/j.tplants.2013.06.004

Chandrasekaran, M., Chanratana, M., Kim, K., Seshadri, S., & Sa, T. (2019). Impact of arbuscular mycorrhizal fungi on photosynthesis, water status, and gas exchange of plants under salt stress—a meta-analysis. Frontiers in Plant Science, 10, 457. doi.org/10.3389/fpls.2019.00457

Chen, j., Zhang, H., Zhang, X., & Tang, M. (2020). Arbuscular mycorrhizal symbiosis mitigates oxidative injury in black locust under salt stress through modulating antioxidant defence of the plant. Environmental and Experimental Botany, 175, 104034. doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104034

Chen, S., Gu, H., Wang, X., Chen, J., & Zhu, W. (2011). Multiplex RT-PCR detection of Cucumber mosaic virus subgroups and Tobamoviruses infecting Tomato using 18S rRNA as an internal control, Acta Biochimica et Biophysica Sinica, 43(6), 465–471. doi.org/10.1093/abbs/gmr031.

Culver, J., & Padmanabhan, M. (2007). Virus-induced disease: Altering host physiology one interaction at a

[Downloaded from gebsj.ir on 2025-04-03]

[DOI: 10.61186/gebsj.13.1.3]

time. Annual Review of Phytopathology, 45, 221–243. doi.org/10.1146/annurev.phyto.45.062806.094422

Dhiman, M., Sharma, L., Kaushik, P., Singh, A., & Sharma, M.M. (2022). Mycorrhiza: An ecofriendly bio-tool for better survival of plants in nature. Sustainability, 14, 10220. doi.org/10.3390/su141610220

Dhindsa, R.S., & Motowe, W. (1981). Drought tolerance in two mosses: correlation with enzymatic defense against lipid peroxidation. Journal of Experimental Botany, 32, 79-91. doi.org/10.1093/jxb/32.1.79

Duc, N.H., Vo, A.T., Haddidi, I., Daood, H., & Posta, K. (2020). Arbuscular mycorrhizal fungi improve tolerance of the medicinal plant Eclipta prostrata and induce major changes in polyphenol profiles under salt stresses. Frontiers in Plant Science, 11, 612299. doi.org/10.3389/fpls.2020.612299

Elsharkawy, M.M., El-Okkiah, S., Elsadany, A.Y., Bedier, M.Y., Omara, R.I., Behiry, S.I., Hassan, S., & Abdelkhalek, A. (2022). Systemic resistance induction of tomato plants against tomato mosaic virus by microalgae. Egyptian Journal of Biological Pest Control, 32, 37. doi.org/10.1186/s41938-022-00538-2.

Fattahi, B., Almasi, R., & Ghasemi Hajiabadi, F. (2022). Changes of morphological characteristics and nutrients of Bromus tomentellus under the influence of coexistence with mycorrhiza fungi for use in range seeding operation. Journal of Rangeland, 15, 665-676. dorl.net/dor/20.1001.1.20080891.1400.15.4.7.8 (In Farsi with English abstract).

Fiorilli, V., Vannini, C., Ortolani, F., Garcia-Seco, D., Chiapello, M., & Novero, M. (2018). Omics approaches revealed how arbuscular mycorrhizal symbiosis enhances yield and resistance to leaf pathogen in wheat. Scientific Reports, 8, 9625. doi: 10.1038/s41598-018-27622-8

French, K.E. (2017). Engineering mycorrhizal symbioses to alter plant metabolism and improve crop health. Frontiers in Microbiology, 8, 1403. 10.3389/fmicb.2017.01403. https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01403

Hao, Z., Xie, W., & Chen, B. (2019). Arbuscular mycorrhizal symbiosis affects plant immunity to viral infection and accumulation. Viruses, 11, 534. doi:10.3390/v11060534

He, J. D., Zou, Y. N., Wu, Q. S., & Kuča, K. (2020). Mycorrhizas enhance drought tolerance of trifoliate orange by enhancing activities and gene expression of antioxidant enzymes. Scientia Horticulturae, 262, 108745. doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108745

Jung, S. C., Martinez-Medina, A., Lopez-Raez, J. A., & Pozo, M.J. (2012). Mycorrhiza-induced resistance and priming of plant defenses. Journal of Chemical Ecology, 3(8), 651–664. doi.org/10.1007/s10886-012-0134-6

Knudsen, D., Peterson, G. A., & Pratt, P. E. (1982). Lithium, sodium and potassium. pp. 225-246. In: A. L. page (Ed.), Methods of Soil Analysis-Part 2, Agron. Monogr. No 9, American Society of Agronomy, Madison, WI. doi.org/10.2134/agronmonogr9.2.2ed.c13

Kumar, S., Udaya Shankar, A. C., Nayaka, S. C., Lund, O. S., & Prakash, H. S. (2011). Detection of tobacco mosaic virus and tomato mosaic virus in pepper and tomato by multiplex RT–PCR. Letters in Applied Microbiology, 53, 359–363. doi: 10.1111/j.1472-765X.2011.03117.x.

Luck, H. (1974). Catalase. In: Bergmeyer, H.U., Ed., Method of Enzymatic Analysis, Academic Press, New York and London, 885-894. dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-395630-9.50158-4

Mauch-Mani, B., Baccelli, I., Luna, E., & Flors, V. (2017). Defense priming: An adaptive part of induced resistance. Annual Review of Plant Biology, 68, 485-512. doi: 10.1146/annurev-arplant-042916-041132.

McDonald, S., Prenzler, P. D., Autolovich, M., & Robards, K. (2001). Phenolic content and antioxidant activity of olive extracts. Food Chemistry, 73, 73-84. doi.org/10.1016/S0308-8146(00)00288-0

Miozzi, L., Catoni, M., Fiorilli, V., Mullineaux, P. M., Accotto, G.P., & Lanfranco, L. (2011). Arbuscular mycorrhizal symbiosis limits foliar transcriptional responses to viral infection and favors long-term virus accumulation. Molecular Plant-Microbe Interaction, 24, 1562–1572. doi: 10.1094/MPMI-05-11-0116

Miozzi, L., Vaira, A. M., Brilli, F., Casarin, V., Berti, M., Ferrandino, A., Nerva, L., Accotto, G. P., & Lanfranco, L. (2020). Arbuscular mycorrhizal symbiosis primes tolerance to Cucumber mosaic virus in tomato. Viruses, 12, 675. doi:10.3390/v12060675

Miozzi, L., Vaira, A. M., Catoni, M., Fiorilli, V., Accotto, G. P., & Lanfranco, L. (2019). Arbuscular mycorrhizal symbiosis plant friend or foe in the fight against viruses. Frontiers in Microbiology, 10, 1238. doi: 10.3389/fmicb.2019.01238

Moarrefzadeh, N., & Khateri, H. (2022). Biological control of Ascochyta blight and improvement of chickpea growth parameters by the application of arbuscular mycorrhiza and plant growth promoting rhizobacteria. gebsj, 11(2), 1. dorl.net/dor/20.1001.1.25885073.1401.11.2.14.3 (In Farsi with English abstract).

Moran, R. (1982). Formulae for determination of chlorophyllous pigments extracted with N, N-dimethylformamide. Journal of Plant Physiology, 69(6), 1376-1381. https://doi.org/10.1104/pp.69.6.1376

Nakano, Y., & Asada, K. (1981). Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. Plant and Cell Physiology, 22, 867-880. doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a076232

[Downloaded from gebsj.ir on 2025-04-03]

[DOI: 10.61186/gebsj.13.1.3]

Olsen, S. R., & Sommers, L. E. (1982). Phosphorus. pp. 403-430. In: A. L. page (Ed.), Methods of Soil Analysis-Part 2, Agron. Monogr. No 9, American Society of Agronomy, Madison, WI. doi.org/10.2134/agronmonogr9.2.2ed.c24

Pons, S., Fournier, S., Chervin, C., Bécard, G., Rochange, S., Frey, N. F. D., & Pages, V. P. (2020). Phytohormone production by the arbuscular mycorrhizal fungus Rhizophagus irregularis. PLOS ONE, 15(10), e0240886. doi.org/10.1371/journal.pone.0240886

Pozo, M. J., & Azcón-Aguilar, C. (2007). Unraveling mycorrhiza-induced resistance. Current Opinion in Plant Biology, 10, 393–398. doi: 10.1016/j.pbi.2007.05.004

Raupach, G. S., Liu, L., Murphy, J. F., Tuzun, S., & Kloepper, J. W. (1996). Induced systemic resistance in cucumber and tomato against cucumber mosaic cucumovirus using plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR). Plant Disease, 80, 91–894. doi.org/10.1094/PD-80-0891

Shaul, O., Galili, S., Volpin, H., Ginzberg, I., Elad, Y., Chet, I., & Kapulmik, Y. (1999). Mycorrhiza-induced changes in disease severity and PR protein expression in tobacco leaves. Molecular Plant Microbe Interaction, 12, 1000–1007. doi: 10.1094/mpmi.1999.12.11.1000

Shirali, F., Almasi, R., & Fattahi, B. (2020). Effects of symbiosis with two species of arbuscular mycorrhiza on some morphological and physiological characteristics of rangeland grass, Agropyron elongatum (Host). Beauv. Journal of Rangeland, 14, 731-741. dorl.net/dor/20.1001.1.20080891.1399.14.4.13.7 (In Farsi with English abstract).

Sipahioglu, M. H., Demir, S., Usta, M., & Akkopru, A. (2009). Biological relationship of potato virus Y and arbuscular mycorrhizal fangus Glomus intraradices in potato. Pest Technology, 3, 63-66.

Smith, S. E., & Smith, F. A. (2011). Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: New paradigms from cellular to ecosystem scales. Annual Review of Plant Biology, 62, 227–250. doi.org/10.1146/annurev-arplant-042110-103846

Spatafora, J. W., Chang, Y., Benny, G. L., Lazarus, K., Smith, M. E., & Berbee, M. L. (2016). A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genomescale data. Mycologia, 108, 1028–1046. doi: 10.3852/16-042

Tripathi, R., Tewari, R., Singh, K. P., Keswani, C., Mikina, T., Srivastana, A. K., De Corato, U., & Sansinenea, E. (2022). Plant mineral nutrition and disease resistance: A significant linkage for sustainable crop protection. Frontiers in Plant Science, 13, 883970. doi: 10.3389/fpls.2022.883970

Turina, M., Ghignone, S., Astolfi, N., Silvestri, A., Bonfante, P., & Lanfranco, L. (2018). The virome of the arbuscular mycorrhizal fungus Gigaspora margarita reveals the first report of DNA fragments corresponding to replicating non-retroviral RNA viruses in fungi. Environmental Microbiology, 20, 2012–2025. doi: 10.1111/1462-2920.14060

Wang, L., Jia, X., Zhao, Y., Zhang, C. Y., & Zhao, J. (2022). Effect of arbuscular mycorrhizal fungi in roots on antioxidant enzyme activity in leaves of Robinia pseudoacacia L. seedlings under elevated CO_2 and Cd exposure. Environmental Pollution, 294, 118652. doi.org/10.1016/j.envpol.2021.118652

Whipps, J. M. (2004). Prospects and limitations for mycorrhizas in biocontrol of root pathogens. Canadian Journal of Botany, 82, 1198–1227. doi: 10.1139/b04-082

[Downloaded from gebsj.ir on 2025-04-03]

[DOI: 10.61186/gebsj.13.1.3]