



اثر قارچ *Gigaspora margarita* بر هم کنش گوجه فرنگی و ویروس موزاییک گوجه فرنگی (ToMV)

Effect of *Gigaspora margarita* on Tomato-ToMV Interaction

رضا الماسی^{۱*} وحید رومی^۲ سمیرا پاکباز^۳ حسین صداقتیان^۱

Reza Almasi^{1*}, Vahid Roumi², Samira Pakbaz³, Hossein Sedaghatian¹

۱- گروه تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ملایر، ملایر، ایران

۲- گروه گیاه پزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه مراغه، مراغه، ایران

۳- گروه گیاه پزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه لرستان، خرم آباد، ایران

1. Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Malayer University, Malayer, Iran.

2. Plant Protection Department, Faculty of Agriculture, University of Maragheh, Maragheh, Iran.

3. Plant Protection Department, Faculty of Agriculture, Lorestan University, Khorramabad, Iran.

*Corresponding Author, Email: پست الکترونیکی: ralmasi@malayeru.ac.ir

ralmasi@malayeru.ac.ir

(تاریخ دریافت: ۱۴۰۴/۳/۱۲ - تاریخ پذیرش: ۱۴۰۴/۵/۱ - تاریخ انتشار: ۱۴۰۴/۸/۶)

Received: 2025/06/02 | Accepted: 2025/07/23 | Published: 2025/10/28

Abstract

Mycorrhizal fungi, particularly arbuscular mycorrhizal fungi (AMF), serve as key symbionts for terrestrial plants, playing a crucial role in enhancing nutrient uptake, promoting growth, and inducing resistance against biotic and abiotic stresses. One of the most complex biological interactions involves the tripartite interaction among plants, viruses, and mycorrhizal fungi, which has diverse effects on plant health and the dynamics of viral diseases. This study aimed to investigate the effect of the AMF species, *Gigaspora margarita* (GM), on the disease severity caused by *Tomato mosaic virus* (ToMV) in tomato plants under greenhouse conditions. The impact of mycorrhizal colonization on the reduction of viral disease severity and on traits such as plant height, aerial biomass, content of photosynthetic pigments, antioxidant enzyme activities (catalase and ascorbate peroxidase), content of total phenolic and nutrient elements (nitrogen, phosphorus, and potassium) was assessed. Results indicated that interaction with GM significantly improved growth traits and increased chlorophyll a and b contents, while no significant effect was observed on carotenoid levels. Additionally, antioxidant enzyme activities were enhanced significantly in mycorrhizal plants as well as in GM-ToMV inoculated plants. The contents of nitrogen, phosphorus, and potassium also showed significant increases in GM-inoculated plants both in the presence and absence of the virus. Disease severity was reduced in plants treated with the fungus. However, studies have shown that the effect of AMF on plant-virus interactions is not always beneficial and, under certain conditions, may lead to increased plant susceptibility to viral infections, a phenomenon known as mycorrhiza-induced susceptibility (MIS). These findings highlight the complexity of these biological interactions and underscore the necessity for context-specific investigations to optimize the application of AMF in managing plant viral diseases.

Keywords: arbuscular mycorrhiza, tomato mosaic virus, induced resistance, defense compounds

چکیده

رفرنس دهی این مقاله Citation

Almasi R, Roumi V, Pakbaz S, Sedaghatian H. (2025). Effect of *Gigaspora margarita* on Tomato-ToMV Interaction. Genetic Engineering and Biosafety Journal, 13 (2): 277-289. Doi: [10.61882/gebsj.13.2.10](https://doi.org/10.61882/gebsj.13.2.10) URL: <http://gebsj.ir/article-1-511-en.html>

Genetic Engineering and Biosafety Journal
Volume 13, Number 2, 2025

خلاصه

قارچ‌های میکورایزا، به‌ویژه گونه‌های آربوسکولار (AMF)، به‌عنوان هم‌زیست‌های کلیدی گیاهان خشکی‌زی، نقش مهمی در بهبود جذب مواد غذایی، افزایش رشد و القای مقاومت در برابر تنش‌های زنده و غیرزنده ایفا می‌کنند. یکی از پیچیده‌ترین هم‌کنش‌های زیستی، هم‌کنش‌های سه‌جانبه میان گیاه، ویروس و قارچ‌های میکورایزا است که پیامدهای متنوعی بر سلامت گیاه و پویایی بیماری‌های ویروسی دارد. پژوهش حاضر با هدف بررسی اثر قارچ AMF گونه *Gigaspora margarita* (GM) بر شدت بیماری‌زایی ویروس موزاییک گوجه‌فرنگی در گیاه گوجه‌فرنگی در شرایط گلخانه‌ای انجام شد. بدین منظور اثر میکورایزا در شدت بیماری ویروسی و در صفاتی مانند ارتفاع بوته، وزن اندام هوایی، محتوای رنگدانه‌های فتوسنتزی، میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت کاتالاز و آسکوربات‌پراکسیداز، محتوای ترکیبات فنولی و محتوای عناصر نیتروژن، فسفر و پتاسیم بررسی شد. نتایج نشان داد که هم‌زیستی با GM، موجب بهبود صفات رشدی و افزایش معنی‌دار محتوای رنگدانه‌های کلروفیل آ و کلروفیل ب شد؛ اما در مورد کاروتنوئید اثر معنی‌داری دیده نشد. همچنین فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت مانند کاتالاز و آسکوربات‌پراکسیداز در گیاهان آلوده به ویروس و میکورایزا و در گیاهان آلوده به میکورایزا به‌طور معنی‌داری افزایش پیدا کرد. محتوای عناصر نیتروژن، فسفر و پتاسیم نیز در اثر مایه‌زنی با GM در حضور ویروس و در نبود ویروس افزایش معنی‌داری افزایش نشان داد. شدت بیماری نیز در گیاهان تیمار شده با قارچ کاهش یافت. پژوهش‌ها نشان داده‌اند که تأثیر قارچ‌های AMF بر هم‌کنش‌های گیاه - ویروس همواره مثبت نیست و در برخی شرایط ممکن است به حساسیت بیشتر گیاه به آلودگی‌های ویروسی منجر شود؛ پدیده‌ای که به‌عنوان حساسیت القایی توسط میکورایزا (MIS) شناخته می‌شود. این یافته‌ها بر پیچیدگی هم‌کنش‌های زیستی تأکید دارد و لزوم بررسی‌های زمینه‌محور برای بهره‌گیری دقیق‌تر از AMF در مدیریت بیماری‌های ویروسی گیاهی را نشان می‌دهند.

واژگان کلیدی: میکورایزا آربوسکولار، ویروس موزاییک گوجه‌فرنگی، مقاومت القایی، ترکیبات دفاعی

مقدمه

Introduction

هم‌کنش‌های میان گیاه، ویروس و قارچ‌های میکورایزا، نوعی رابطه سه‌جانبه پیچیده هستند که از نظر بوم‌شناسی اهمیت بالایی دارند و می‌توانند بر سلامت گیاه، پویایی ویروس و پایداری اکوسیستم تأثیرگذار باشند. قارچ‌های میکورایزا که با ریشه‌های حدود ۸۰ درصد از گیاهان خشکی‌زی ارتباط هم‌زیستی برقرار می‌کنند، به دلیل نقش مهم خود در افزایش جذب عناصر غذایی، بهبود رشد گیاه و افزایش تحمل به تنش‌های زنده و غیرزنده شناخته شده‌اند (Fattahi et al., 2021; Shirali, et al., 2020; Wahab et al., 2023; Wu et al., 2024; Zaman et al., 2024). در مقابل، ویروس‌های گیاهی معمولاً به‌عنوان عوامل بیماری‌زایی شناخته می‌شوند که فیزیولوژی گیاه را مختل کرده، عملکرد محصولات زراعی را کاهش داده و امنیت غذایی جهانی را تهدید می‌کنند. با این حال، هم‌کنش میان قارچ‌های میکورایزا و ویروس‌های گیاهی جنبه پیچیده‌ای به این ارتباط می‌افزاید، چراکه قارچ‌های میکورایزا می‌توانند نقشی دوگانه ایفا کرده و از طریق تغییر در فیزیولوژی گیاه میزبان، پاسخ‌های ایمنی و پویایی انتقال ویروس، بر تعامل گیاه-ویروس اثرگذار باشند؛ به‌گونه‌ای که این تأثیر می‌تواند منجر به افزایش مقاومت یا در برخی موارد افزایش حساسیت گیاه میزبان به آلودگی‌های ویروسی شود (Miozzi et al., 2019).

مطالعات ساختاری و عملکردی چهار نوع اصلی قارچ‌های میکورایزا را شناسایی کرده‌اند که عبارتند از: میکورایزای آربوسکولار (AM)، اکتومایکورایزا (ECM)، اریکوئید میکورایزا (ERM) و میکورایزای ارکیدهای (ORM). این گونه‌ها از نظر ساختار، بوم‌شناسی و تاریخچه تکاملی با یکدیگر تفاوت دارند (Figueiredo et al., 2021; Shi et al., 2023). قارچ‌های میکورایزای آربوسکولار (AM)، که متعلق به راسته *Glomales* در رده *Zygomycetes* هستند، قارچ‌هایی ابتدایی‌اند که با ریشه‌های بسیاری از گونه‌های گیاهی رابطه هم‌زیستی برقرار می‌کنند.

ویژگی اصلی این قارچ‌ها توانایی آن‌ها در نفوذ به سلول‌های ریشه گیاه و تشکیل آربوسکول، ساختارهای تخصصی برای تبادل مواد غذایی، است. قارچ‌های AM بیشتر عناصر معدنی را از خاک جذب کرده و در ازای آن از گیاه مواد فتوسنتزی دریافت می‌کنند (d'Entremont and Kivlin, 2023).

قارچ‌های میکورایزا آربوسکولار (AMF) نقش چشمگیری در تقویت مکانیسم‌های دفاعی گیاهان در برابر عوامل بیماری‌زا ایفا می‌کنند. این هم‌زیستی با ریشه‌های گیاه باعث افزایش جذب آب و عناصر معدنی ضروری مانند فسفات و نیتрат می‌شود که برای سلامت کلی گیاه و مقاومت آن در برابر بیماری‌ها حیاتی هستند (Weng et al., 2022). برای نمونه، پژوهش‌ها نشان می‌دهند که کلونیزاسیون ریشه گیاهان توسط AMF موجب افزایش جذب عناصر غذایی کلیدی و آب شده و بدین ترتیب، کاهش زیست‌توده و عملکرد ریشه که ناشی از آلودگی به بیماری‌گرها است را جبران می‌کند (Weng et al., 2022; Sedaghatian et al., 2024). قارچ‌های میکورایزا همچنین می‌توانند مقاومت سیستمیک را در گیاهان القا کنند و توانایی آن‌ها را در مقابله با آلودگی‌های ویروسی افزایش دهند (Campos-Soriano et al., 2012).

افزون بر این، تغییرات ناشی از میکورایزا در ترشحات ریشه و دسترسی به عناصر غذایی می‌تواند رفتار حشرات ناقل را تحت تأثیر قرار داده و در نتیجه، نرخ انتقال ویروس را تغییر دهد (Bernaola et al., 2018). همچنین نشان داده شده است که هم‌زیستی میکورایزایی قادر است بر بیان ژن‌های ویروسی و تکثیر پیکره‌های ویروسی تأثیر بگذارد، که این موضوع احتمال نقش این قارچ‌ها در مهار بیماری‌زایی ویروس‌ها را تقویت می‌کند (Miozzi et al., 2019).

پژوهش‌های تازه توانایی AMF را در آماده‌سازی پاسخ‌های دفاعی گیاهان میزبان در برابر آلودگی‌های ویروسی برجسته کرده‌اند، که این اثرها بیشتر از طریق فعال‌سازی مسیرهای مقاومت سیستمیک و تنظیم پیام‌دهی هورمونی گیاه انجام می‌شود. برای نمونه، کلونیزاسیون با گونه *Rhizophagus irregularis* موجب افزایش مقاومت در گوجه‌فرنگی در برابر ویروس پژمردگی لکه‌ای گوجه‌فرنگی (TSWV) شده است، که این امر با کاهش شدت نشانه‌های بیماری و کاهش میزان ویروس همراه بوده و احتمالاً ناشی از افزایش بیان مسیرهای وابسته به اسید سالیسیلیک (SA) است (Cameron et al., 2020). همچنین، مایه‌زنی گیاه سیب‌زمینی با AMF موجب کاهش چشمگیر اثرات ویروس Y سیب‌زمینی (PVY) شد که این موضوع با افزایش بیان ژن‌های مرتبط با دفاع و پاسخ آنتی‌اکسیدانتی قوی‌تر همراه بود (Lingua et al., 2021). در پژوهش دیگری روی ویروس موزایک گوجه‌فرنگی در گیاهان گوجه‌فرنگی نشان داده شد که مایه‌زنی گیاهان با میکورایزای *Glomus fasciculatum* منجر به کاهش اثرات مخرب ویروس از طریق افزایش رنگدانه‌های فتوسنتزی، آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت و افزایش جذب برخی عناصر معدنی و در نتیجه کاهش شدت بیماری‌زایی ویروس شده است (Sedaghatian et al., 2024).

افزون بر این، میکورایزا می‌تواند بر بیان پروتئین‌های حرکتی ویروس و ژن‌های حساسیت گیاه میزبان اثر گذاشته و بدین ترتیب توانایی ویروس برای گسترش سیستمیک را مختل کند (Balestrini et al., 2019). این یافته‌ها نشان می‌دهد که AMF می‌تواند نه تنها به عنوان کودزیستی، بلکه به عنوان محافظان زیستی در راهبردهای سلامت گیاهان مورد استفاده قرار گیرند. با این حال، ماهیت این هم‌کنش‌ها پیچیده است و تحت تأثیر عوامل زنده و غیرزنده مختلف قرار دارند، از این رو بررسی‌های بیشتر در زمینه شبکه‌های پیام‌دهی و شرایط محیطی مؤثر بر مقاومت ضدویروسی القاشده توسط AMF ضروری به نظر می‌رسد.

همچنین AMF قادر به القای تولید متابولیت‌های ثانویه در گیاهان هستند، ترکیباتی که نقش حیاتی در مقاومت گیاه به بیماری‌ها ایفا می‌کنند. این ترکیبات شامل کالوزها، آلکالوئیدها و فنول‌ها هستند که به عنوان سدهای دفاعی در برابر عوامل بیماری‌زا عمل می‌کنند (Weng et al., 2022). مطالعات نشان داده‌اند که AMF می‌تواند تجمع ترکیبات فنولی را در ریشه‌های گیاه افزایش دهند، که این امر با مقاومت سیستمیک در برابر بیماری‌هایی نظیر بیماری ناشی از باکتری *Ralstonia solanacearum* در گیاه گوجه‌فرنگی مرتبط است. افزایش محتوای ترکیبات فنولی نه تنها در مدیریت تنش‌های زیستی مؤثر است، بلکه به افزایش تحمل کلی گیاه در برابر شرایط نامساعد نیز کمک می‌کند (Weng et al., 2022).

(2022). قارچ‌های میکورایزا با بهبود جذب عناصر غذایی و القای تغییرات بیوشیمیایی، نقش مهمی در افزایش توانایی گیاه برای مقابله با بیماری‌ها ایفا کرده و در نتیجه، موجب رشد سالم‌تر و قوی‌تر گیاه می‌شوند. این نقش دوگانه در تبادل عناصر غذایی و آماده‌سازی دفاعی، اهمیت قارچ‌های میکورایزا را در کشاورزی پایدار و حفظ اکوسیستم‌ها به‌خوبی نمایان می‌سازد.

با وجود مزایای اثبات‌شده قارچ‌های میکورایزا آربوسکولار (AM) در بهبود رشد گیاه و افزایش مقاومت در برابر طیف وسیعی از عوامل بیماری‌زا، تأثیر آن‌ها بر آلودگی‌های ویروسی به‌مراتب پیچیده‌تر بوده و همواره سودمند نیست. اثر همزیستی میکورایزا بر تعاملات گیاه-ویروس می‌تواند به‌طور قابل‌توجهی بسته به عوامل مختلفی نظیر گونه‌های خاص میکورایزا و ویروس، مرحله رشد گیاه میزبان، شرایط محیطی و زمان آلودگی نسبت به کلنی‌زایی قارچ متفاوت باشد (Maffei et al., 2014; Vos et al., 2013).

برخی مطالعات نشان داده‌اند که قارچ‌های میکورایزا می‌توانند در شرایط خاصی منجر به تشدید آلودگی‌های ویروسی شوند. برای نمونه، قارچ‌های AM ممکن است از طریق تغییر در فیزیولوژی گیاه میزبان، شرایط را برای همانندسازی ویروس یا گسترش سیستمیک آن تسهیل کنند (Hao et al., 2019). افزون بر این، تغییرات ناشی از همزیستی میکورایزا در مسیر پیام‌دهی هورمون‌های گیاهی یا تخصیص عناصر غذایی ممکن است با مسیرهای دفاعی ضدویروسی گیاه تداخل ایجاد کرده یا آن‌ها را تضعیف کند، به‌ویژه در مواردی که این مسیرها با مسیرهای مقاومت القاشده توسط میکورایزا هم‌پوشانی یا تعارض دارند. این یافته‌ها ماهیت دوگانه قارچ‌های AM در هم‌کنش‌های گیاه-ویروس را برجسته کرده و بر اهمیت انجام مطالعات زمینه‌محور و موردی برای درک کامل این هم‌کنش‌ها تأکید دارند (Fiorilli et al., 2024; Pozo et al., 2015; Pozo et al., 2010). برای نمونه، شواهد نشان داده است که نشانه‌های بیماری در گیاهان میکورایزی آلوده به ویروس موزاییک توتون (TMV) نسبت به گیاهان غیرمیکورایزی شدیدتر است (Hao et al., 2019). همچنین، افزایش تجمع ویروس در برگ‌های گیاهان توت‌فرنگی و سیب‌زمینی آلوده به ویروس Y سیب‌زمینی (PVY) که با قارچ‌های میکورایزا هم‌زیست بودند، نشان می‌دهد که گیاهان میکورایزی ممکن است به‌مرور زمان نسبت به حضور ویروس حساس‌تر شوند، زیرا غلظت ویروس در این گیاهان نسبت به گیاهان شاهد غیرمیکورایزی به‌طور پیوسته افزایش می‌یابد (Hao et al., 2019). این پدیده که به‌عنوان حساسیت القایی توسط میکورایزا (Mycorrhiza-Induced Susceptibility, MIS) شناخته می‌شود، نشان می‌دهد که هم‌کنش بین ویروس، قارچ‌های AM و گیاه میزبان می‌تواند در برخی موارد تعادل دینامیک را به‌سمت تشدید آلودگی ویروسی سوق دهد (Miozzi et al., 2019). این اثر متغیر بر پیچیدگی هم‌کنش‌های میان قارچ‌های میکورایزا، گیاهان میزبان و عوامل بیماری‌زای ویروسی تأکید دارد؛ هم‌کنشی که بسته به زمینه‌های زیستی و محیطی خاص، می‌تواند منجر به پیامدهای مفید یا زیان‌آور شود (Eck et al., 2022; Miozzi et al., 2019).

بنابراین، اگرچه قارچ‌های میکورایزا اغلب به‌عنوان هم‌زیست‌های سودمند شناخته می‌شوند، اما اثر آن‌ها بر ویروس‌ها باید به‌صورت موردی و با در نظر گرفتن شرایط خاص هر سیستم ارزیابی شود. درک سازوکارهای مولکولی و فیزیولوژیکی این هم‌کنش‌ها برای توسعه راهبردهای کشاورزی پایدار که از هم‌زیستی‌های میکروبی برای ارتقاء سلامت و پایداری گیاهان زراعی بهره می‌برند، امری حیاتی است.

Materials and Methods

مواد و روش‌ها

کشت گیاه، مایه‌زنی با ویروس و قارچ، و ارزیابی شدت بیماری: این پژوهش در گلخانه دانشکده کشاورزی دانشگاه ملایر و با استفاده از گیاه گوجه‌فرنگی (*Solanum lycopersicum* cv. Matin) انجام شد. بذره‌های گوجه‌فرنگی در بستر استریل‌شده‌ای شامل مخلوطی از ورمی‌کولایت و ماسه استریل (به نسبت ۱:۱) و همراه با اسپورهای قارچ میکورایزا *Gigaspora margarita* (GM) به میزان ۵۰ اسپور در هر

گرم خاک، تهیه‌شده از شرکت زیست‌فناور توران، شاهرود، ایران) کاشته شدند. در مرحله چهاربرگی، گیاهچه‌ها با استفاده از ویروس موزاییک گوجه‌فرنگی (ToMV) که روی گیاه گوجه‌فرنگی نگهداری می‌شد و با آزمون RT-PCR تایید شده بود، به‌صورت مکانیکی مایه‌زنی شدند. برای آماده‌سازی عصاره ویروسی، مقدار ۰.۱ گرم از بافت برگ گیاه آلوده در یک میلی‌لیتر از بافر فسفات پتاسیم ۰.۱ مولار با pH برابر ۷ همگن شد و عصاره حاصل بر روی برگ‌هایی که از پیش کاربوردوم‌پاشی شده بودند، مایه‌زنی شد.

چهار هفته پس از مایه‌زنی و ظهور و توسعه نشانه‌های بیماری، شدت بیماری در ده گیاه (ده تکرار) بر اساس مقیاس زیر نمره‌دهی شد و درصد شدت بیماری (Disease Severity, DS) با استفاده از فرمول پیشنهادی Raupach و همکاران (۱۹۹۶) محاسبه شد. مقیاس نمره‌دهی شامل موارد زیر بود: نمره صفر برای گیاهان بدون نشانه، نمره ۲ برای موزاییک خفیف، نمره ۴ برای موزاییک شدید، نمره ۶ برای موزاییک خفیف همراه با کوتولگی، نمره ۸ برای موزاییک شدید همراه با کوتولگی، و نمره ۱۰ برای مرگ گیاهان.

فرمول محاسبه درصد شدت بیماری به صورت زیر بود (Raupach et al., 1996):

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

آزمایش در قالب طرح فاکتوریل بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تکرار انجام شد. تیمارها شامل ترکیب‌های مختلف مایه‌زنی قارچ و ویروس در چهار گروه شامل مایه‌زنی با قارچ و ویروس (+GM +V)، بدون مایه‌زنی با قارچ و ویروس (-GM -V)، مایه‌زنی فقط با ویروس (-GM +V)، و مایه‌زنی فقط با قارچ مایکورایزا (+GM -V) انجام شد.

ردیابی ویروس در گیاهان آزمایش: برای تأیید آلودگی ویروس در گیاهان مایه‌زنی‌شده، از واکنش زنجیره‌ای پلیمرز رونویسی معکوس (RT-PCR) با استفاده از آغازگرهای اختصاصی ژن پروتئین پوششی (Coat Protein, CP) ویروس موزاییک گوجه‌فرنگی استفاده شد. ترادف آغازگرها مطابق جدول ۱ و بر اساس گزارش Chen و همکاران (۲۰۱۱) بود.

جدول ۱- آغازگرهای مورد استفاده برای ردیابی ToMV در گیاهان مایه‌زنی شده (Chen et al., 2011).

Table 1. Primers used for ToMV detection in inoculated plants (Chen et al., 2011).

Virus	Primer name	Product size	T _m	Position on the virus genome	Sequence (5'-3')
ToMV	ToMV (F)	421	52°C	5746-5762	CATCTGTATGGGCTGAC
ToMV	ToMV (R)			6148-6166	GAGGTCCARACCAAMCCAG

اندازه‌گیری صفات ظاهری: ارزیابی صفات ظاهری گیاهان شامل ارتفاع، وزن تر و وزن خشک اندام هوایی چهار هفته پس از مایه‌زنی با ویروس انجام گرفت. به این منظور، اندام‌های هوایی چهار گیاه از هر تیمار از ناحیه طوقه قطع و برداشت شدند. وزن تر نمونه‌ها بلافاصله با استفاده از ترازوی دیجیتال با دقت ۰.۰۱ گرم اندازه‌گیری و ثبت شد. سپس نمونه‌های گیاهی در پاکت‌های کاغذی قرار داده شده و به مدت ۷۲ ساعت در آون با دمای ثابت ۷۵ درجه سلسیوس خشک شدند. پس از خشک شدن کامل، وزن خشک نمونه‌ها نیز با همان ترازوی دیجیتال اندازه‌گیری شد. این داده‌ها به‌منظور بررسی اثر تیمارهای مختلف بر رشد گیاه مورد تجزیه و تحلیل قرار گرفتند.

محتوای رنگدانه‌های فتوسنتزی (کلروفیل و کاروتنوئید) در گیاهان آزمایش: محتوای رنگدانه‌های فتوسنتزی برگ شامل کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و کاروتنوئیدها، بر اساس روش موران (Moran, 1982) اندازه‌گیری شد. برای این منظور، به‌صورت تصادفی از برگ‌های چهار گیاه دیسک‌هایی به قطر ۸ میلی‌متر تهیه شد. رنگدانه‌ها از این دیسک‌های برگ با استفاده از ۱۰ میلی‌لیتر حلال دی‌متیل‌فرم‌آمید

استخراج شدند. سپس جذب نوری محلول‌های استخراج‌شده در طول موج‌های ۶۴۷، ۶۶۴ و ۴۷۰ نانومتر با استفاده از دستگاه اسپکتروفوتومتر مدل Jenway Genova 1200 اندازه‌گیری شد. مقادیر به‌دست‌آمده از جذب نوری در فرمول‌های استاندارد زیر قرار داده شد تا محتوای کلروفیل a، کلروفیل b، کل کلروفیل و کاروتنوئیدها برحسب میلی‌گرم بر گرم وزن تر محاسبه شود.

$$\text{Chlorophyll a (mg/g FW)} = 12.7 (A663) - 2.69 (A645) \times V/1000 w$$

$$\text{Chlorophyll b (mg/g FW)} = 22.9 (A645) - 4.68 (A663) \times V/1000 w$$

$$\text{Total chlorophyll (mg/g FW)} = 20.2 (A645) - 8.02 (A663) \times V/1000 w$$

$$\text{Carotenoid (mg/g FW)} = 7.6 (A470) - 1.49 (A645 + A663) \times V/1000 w$$

میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت: کاتالاز (CAT) و آسکوربات پراکسیداز (APX): برای ارزیابی میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت، نمونه‌برداری به‌صورت تصادفی از برگ چهار گیاه انجام شد. به‌منظور تهیه عصاره آنزیمی، ۵۰۰ میلی‌گرم از بافت تازه برگ در ۵ میلی‌لیتر بافر فسفات پتاسیم ۵۰ میلی‌مولار (حاوی ۱ میلی‌مولار EDTA و یک درصد PVP با pH برابر با ۷٫۵)، روی یخ همگن شد. سپس مخلوط به مدت ۲۰ دقیقه در دمای ۴ درجه سلسیوس و با سرعت ۱۴۰۰۰ دور در دقیقه سانتریفیوژ شد. محلول رویی (رونشین) به‌عنوان عصاره آنزیمی برای سنجش فعالیت آنزیم‌ها مورد استفاده قرار گرفت.

فعالیت آنزیم کاتالاز بر اساس کاهش غلظت پراکسید هیدروژن (H_2O_2) در طول موج ۲۴۰ نانومتر و مطابق روش ابی (1984) تعیین شد (Aebi, 1984). واکنش شامل ۱۵ میلی‌مولار H_2O_2 و ۱۰۰ میکرولیتر عصاره آنزیمی بود که با بافر استخراج به حجم نهایی ۳ میلی‌لیتر رسانده شد. پس از آغاز واکنش، کاهش جذب نور در طول موج ۲۴۰ نانومتر به‌عنوان شاخص مصرف H_2O_2 هر ۱۰ ثانیه و به‌مدت ۱۲۰ ثانیه با دستگاه اسپکتروفوتومتر (Jenway Genova 1200) ثبت شد. یک واحد از فعالیت آنزیم کاتالاز به‌عنوان میزان آنزیمی تعریف می‌شود که یک میکرومول H_2O_2 را در دقیقه تجزیه می‌کند.

فعالیت APX با استفاده از روش ناکانو و آسادا (Nakano & Asada, 1981) ارزیابی شد. مخلوط واکنش شامل ۵۰ میلی‌مولار بافر فسفات، ۰٫۵ میلی‌مولار آسکوربات و ۱۵۰ میکرولیتر عصاره آنزیمی بود. این روش مبتنی بر کاهش جذب نور در طول موج ۲۹۰ نانومتر است که بیانگر اکسیداسیون آسکوربیک اسید می‌باشد. تغییرات جذب نوری در این طول موج به‌مدت ۱۲۰ ثانیه اندازه‌گیری شد.

میزان فنل: مقدار فنل کل برگ‌ها به روش اسپکتروفوتومتری و با استفاده از معرف فولین-سیوکالتو (Folin-Ciocalteu reagent) مطابق با روش مک دونالد و همکاران (McDonald et al., 2001) اندازه‌گیری شد. در این روش، ترکیبات فنولی در محیط بازی سبب احیای معرف فولین و تشکیل کمپلکس آبی‌رنگی می‌شوند که بیشینه جذب آن در طول موج ۷۶۰ نانومتر مشاهده می‌شود. برای استخراج فنل کل، بافت تازه برگ در اتانول ۸۰ درصد (۱۰ میلی‌گرم در میلی‌لیتر) همگن‌سازی شد و پس از سانتریفیوژ در سرعت ۱۰۰۰۰ دور در دقیقه به‌مدت ۲۰ دقیقه، عصاره به‌دست آمد. سپس ۵۰۰ میکرولیتر از عصاره با ۵۰۰ میکرولیتر معرف فولین-سیوکالتو و ۵۰ میکرولیتر محلول کربنات سدیم ۱۰ درصد مخلوط شد. میزان جذب نوری در طول موج ۷۶۰ نانومتر با استفاده از اسپکتروفوتومتر مدل Jenway Genova 1200 اندازه‌گیری شد. نتایج به‌صورت میلی‌گرم فنل کل در گرم وزن تر برگ گزارش شد.

اندازه‌گیری عناصر نیتروژن، فسفر و پتاسیم: مقدار فسفر برگ‌ها با استفاده از روش رنگ‌سنجی بر اساس روش اولسن و سامرز (Olsen and Sommers, 1982) و با استفاده از اسپکتروفوتومتر Jenway Genova 1200 در طول موج ۶۶۰ نانومتر تعیین شد. محتوای پتاسیم با روش شعله‌سنجی طبق دستورالعمل نادسن و همکاران (Knudsen et al., 1982) و با استفاده از دستگاه فلیم‌فوتومتر Jenway PFP7 اندازه‌گیری شد.

تعیین مقدار نیتروژن کل به روش کلدال و مطابق روش برمنر (Bremner, 1996) انجام شد. محتوای عناصر برحسب درصد ماده خشک گیاه بیان شد.

تجزیه و تحلیل آماری: تحلیل داده‌ها با استفاده از تجزیه واریانس (ANOVA) در قالب طرح فاکتوریل بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تکرار، و با کمک نرم‌افزار آماری SPSS نسخه ۲۶ انجام شد. مقایسه میانگین تیمارها با آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال ۵ درصد انجام شد.

نتایج و بحث

Results and Discussion

ظهور نشانه‌های بیماری، شدت بیماری و ردیابی ویروس در گیاهان مایه‌زنی شده

در گیاهان تیمار شده با ویروس، نشانه‌های بیماری شامل موزاییک و رنگ‌پریدگی برگ‌ها از روز پانزدهم پس از مایه‌زنی مشاهده شد. در مقابل، گیاهانی که با ویروس و GM مایه‌زنی شده بودند، بروز علائم بیماری با تأخیر همراه بود. به‌طور مشخص، در تیمارهای ترکیبی ویروس با GM، ظهور نشانه‌های بیماری به مدت ۶ روز به تعویق افتاد. این نتایج نشان‌دهنده تأثیر هم‌زیستی مایکورایزا در کاهش سرعت پیشرفت علائم بیماری ویروسی در گیاه میزبان است. ارزیابی شدت بیماری نشان داد که در گیاهان تیمار قارچ و ویروس (+GM+V)، نشانه غالب بیماری موزاییک شدید برگ‌ها بود که بر اساس مقیاس شدت بیماری، امتیاز ۴ و شدت بیماری ۴۲ درصد را کسب کردند. در مقابل، گیاهانی که فقط با ویروس مایه‌زنی شده بودند (+GM-V)، در اغلب موارد، کوتولگی شدید و موزاییک شدید را نشان دادند (نمره ۸) و شدت بیماری ۶۰ درصد بود. این نتایج نشان‌دهنده کاهش ۱۸ درصدی شدت بیماری در نتیجه تیمار با مایکورایزا است. ردیابی ویروس در گیاهان مایه‌زنی شده با استفاده از آزمون RT-PCR و آغازگرهای اختصاصی ژن پروتئین پوششی ویروس موزاییک گوجه‌فرنگی (ToMV)، و همچنین الکتروفورز محصولات PCR در ژل آگاروز ۱٪، نشان داد که قطعه‌ای به طول تقریبی ۴۲۰ جفت باز (bp) مربوط به ژن cp ویروس تکثیر شده است. این نتیجه بیانگر وقوع آلودگی سیستمیک توسط ToMV در گیاهان مایه‌زنی شده است و تأییدی بر حضور فعال ویروس در بافت‌های گیاهی است.

اثر ویروس و قارچ مایکورایزا بر صفات رشدی گیاه

ارزیابی صفات رشدی شامل ارتفاع بوته، وزن تر و وزن خشک اندام هوایی در گیاهان در تیمارهای مختلف نشان داد که آلودگی به ویروس (-GM+V)، در مقایسه با گیاهان شاهد (-GM-V)، موجب کاهش معنی‌دار در تمامی صفات بالا شد. به‌طور مشخص، در گیاهان آلوده به ویروس، ارتفاع بوته ۲۹ درصد، وزن تر ۴۱ درصد و وزن خشک اندام هوایی ۵۲ درصد کاهش یافت (جدول ۲). در مقابل، مایه‌زنی گیاهان با قارچ مایکورایزا (-GM+V)، در مقایسه با گیاهان شاهد (-GM-V)، باعث افزایش معنی‌دار در صفات رشدی شد. به عبارت دیگر، مایه‌زنی با GM موجب افزایش ۲۱ درصدی در ارتفاع بوته، ۵۶ درصدی در وزن تر و ۳۴ درصدی در وزن خشک اندام هوایی گیاهان شد (جدول ۲).

آنالیز اثرات متقابل مایکورایزا و ویروس نیز نشان داد که مایه‌زنی گیاهان با قارچ GM پیش از آلودگی به ویروس (+GM+V) به‌طور قابل توجهی اثرات منفی ویروس را کاهش داده است، به‌طوری‌که در مقایسه با گیاهان آلوده به ویروس (-GM+V)، ارتفاع بوته ۵۱ درصد، وزن تر ۷۶ درصد و وزن خشک ۱۲۱ درصد افزایش نشان داد.

جدول ۲- میانگین ویژگی های رشدی گیاهان در تیمارهای مختلف: GM-: تیمار بدون مایکورایزا؛ GM+: تیمار دارای مایکورایزا؛ V-: تیمار بدون ویروس؛ V+: تیمار دارای ویروس. SEM: خطای استاندارد میانگین؛ M: اثر اصلی مایکورایزا؛ V: اثر اصلی ویروس؛ M×V: اثر متقابل مایکورایزا و ویروس. حروف موجود در جدول بیانگر گروه بندی دانکن هستند. وجود حروف متفاوت در هر ردیف نشان دهنده تفاوت معنی دار بین تیمارها در سطح احتمال ۵٪ می باشد.

Table 2. Mean values of growth characteristics of plants under different treatment conditions. GM-: treatment without mycorrhiza; GM+: treatment with mycorrhiza; V-: treatment without virus; V+: treatment with virus. SEM: standard error of the mean; M: main effect of mycorrhiza; V: main effect of virus; M×V: interaction effect between mycorrhiza and virus. Values within a row followed by different letters indicate statistically significant differences among treatments based on Duncan's multiple range test at the 5% significance level.

Parameter	GM-		GM+		SEM	P value		
	V-	V+	V-	V+		M	V	M*V
Height (cm)	56.56 ^b	39.86 ^c	68.68 ^a	60.26 ^b	1.518	<0.01	<0.01	<0.01
Wet weight (g)	110 ^b	64 ^d	172.4 ^a	112.8 ^c	3.602	<0.01	<0.01	<0.01
Dry weight (g)	12.42 ^b	5.96 ^c	16.74 ^a	13.22 ^b	0.527	<0.01	<0.01	<0.01

محتوای رنگدانه های فتوسنتزی

محتوای رنگدانه های فتوسنتزی شامل کلروفیل کل، کلروفیل a، کلروفیل b و کاروتنوئیدها در گیاهان در تیمارهای مختلف اندازه گیری شد. نتایج نشان داد که آلودگی به ویروس (GM +V) موجب کاهش معنی دار این رنگدانه ها در مقایسه با گیاهان شاهد (GM -V) شد؛ به طوری که به ترتیب ۶۰٪، ۵۸٪، ۶۴٪ و ۳۸٪ کاهش در محتوای کلروفیل کل، کلروفیل a، کلروفیل b و کاروتنوئیدها دیده شد. در مقابل، مایه زنی گیاهان با GM (-V) باعث افزایش معنی دار در مقدار رنگدانه های فتوسنتزی شد؛ به طوری که نسبت به گیاهان شاهد، به ترتیب افزایش ۴۹٪، ۴۸٪، ۵۴٪ و ۳۰٪ در کلروفیل کل، کلروفیل a، کلروفیل b و کاروتنوئیدها دیده شد (جدول ۳). آنالیز اثرات متقابل ویروس و مایکورایزا نشان داد که این اثرات بر صفات کلروفیل کل، کلروفیل a و کلروفیل b معنی دار بوده است، در حالی که بر کاروتنوئید معنی دار نبود. به بیان دیگر، در شرایط آلودگی همزمان ویروس و مایکورایزا (GM +V) در مقایسه با گیاهانی که فقط با ویروس مایه زنی شده بودند (GM +V، -GM) منجر به بهبود معنی دار در محتوای کلروفیل کل (۵۰ درصد)، کلروفیل a (۴۰ درصد) و کلروفیل b (۷۵ درصد) شد، اما در محتوای کاروتنوئیدها تفاوت معنی داری نسبت به گیاهان ویروسی دیده نشد (جدول ۳).

جدول ۳- میانگین محتوای رنگدانه های فتوسنتزی (برحسب میلی گرم بر گرم وزن تر) شامل کلروفیل کل (Chl.T)، کلروفیل آ (Chl.a)، کلروفیل ب (Chl.b) و کاروتنوئیدها (Carotenoids) در تیمارهای مختلف: GM-: تیمار بدون مایکورایزا؛ GM+: تیمار دارای مایکورایزا؛ V-: تیمار بدون ویروس؛ V+: تیمار دارای ویروس. SEM: خطای استاندارد میانگین؛ M: اثر اصلی مایکورایزا؛ V: اثر اصلی ویروس؛ M×V: اثر متقابل مایکورایزا و ویروس. حروف موجود در جدول بیانگر گروه بندی دانکن هستند. وجود حروف متفاوت در هر ردیف نشان دهنده تفاوت معنی دار بین تیمارها در سطح احتمال ۵٪ می باشد.

Table 3. Mean values of photosynthetic pigments (mg/gFW), including total chlorophyll (Chl.T), chlorophyll a (Chl.a), chlorophyll b (Chl.b), and carotenoids under different treatment conditions. GM-: treatment without mycorrhiza; GM+: treatment with mycorrhiza; V-: treatment without virus; V+: treatment with virus. SEM: standard error of the mean; M: main effect of mycorrhiza; V: main effect of virus; M×V: interaction effect between mycorrhiza and virus. Values within a row followed by different letters indicate statistically significant differences among treatments based on Duncan's multiple range test at the 5% significance level.

Parameter	GM-		GM+		SEM	P value		
	V-	V+	V-	V+		M	V	M*V
Chl. T	4.54 ^b	1.81 ^d	6.79 ^a	2.72 ^c	0.287	<0.01	<0.01	<0.05
Chl. a	3.07 ^b	1.29 ^d	4.55 ^a	1.81 ^c	0.191	<0.01	<0.01	<0.05
Chl. b	1.47 ^b	0.52 ^d	2.26 ^a	0.91 ^c	0.104	<0.01	<0.01	<0.01
Carotenoids	0.76	0.47	0.99	0.59	0.053	<0.01	<0.01	0.06

فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت، محتوای فنول کل و محتوای عناصر N، K و P

تحلیل داده‌های مربوط به فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت و محتوای فنول کل نشان داد که اثرات اصلی ناشی از آلودگی ویروسی و مایه‌زنی مایکورایزی بر این صفات از نظر آماری معنادار بود (جدول ۴). اندازه‌گیری فعالیت آنزیم کاتالاز (CAT) نشان داد که آلودگی گیاهان به ویروس موزائیک گوجه‌فرنگی (ToMV) منجر به افزایش معنی‌دار ۴۴ درصدی در فعالیت این آنزیم در تیمار فاقد مایکورایزا و آلوده به ویروس (-GM +V) در مقایسه با گیاهان عاری از ویروس و مایکورایزا (-GM -V) شد. همچنین، مایه‌زنی گیاهان با قارچ GM در نبود ویروس (-GM -V) نیز سبب افزایش معنی‌دار ۸۹ درصدی فعالیت آنزیم CAT شد (جدول ۴).

فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز (APX) نیز در گیاهان آلوده به ویروس (-GM +V) به میزان ۸۴ درصد نسبت به گیاهان شاهد (-GM -V) افزایش یافت. افزون بر این، مایه‌زنی گیاهان با مایکورایزا (+GM -V) موجب افزایش قابل توجه ۱۶۰ درصدی در فعالیت آنزیم APX شد (جدول ۴).

سنجش میزان فنول کل (TPC) نشان داد که مایه‌زنی با مایکورایزا (+GM -V) موجب افزایش معنی‌دار ۱۲۴ درصدی در محتوای فنول کل شد. همچنین، آلودگی به ویروس (-GM +V) نیز به طور معنی‌داری میزان فنول کل را به میزان ۶۷ درصد افزایش داد (جدول ۴).

افزون بر اثرات اصلی، اثرات متقابل ویروس و مایکورایزا نیز از نظر آماری معنی‌دار بود. به‌طوری‌که در تیمار ویروس همراه با مایکورایزا (+GM +V)، در مقایسه با تیمار بدون مایکورایزا و آلوده به ویروس (-GM +V)، به ترتیب افزایش معنی‌دار ۶۴ و ۷۰ درصدی در فعالیت آنزیم‌های CAT و APX و افزایش ۱۲۵ درصدی در محتوای فنول کل دیده شد ($p < 0.01$).

محتوای عناصر نیتروژن، فسفر و پتاسیم به صورت درصد ماده خشک گزارش شد. نتایج نشان داد که مایه‌زنی با مایکورایزا منجر به افزایش معنی‌دار ($p < 0.01$) در جذب این عناصر توسط گیاهان شد، به‌طوری‌که میزان نیتروژن، پتاسیم و فسفر به ترتیب ۱۰۷، ۹۷ و ۷۴ درصد افزایش یافت (جدول ۴). در مقابل، آلودگی به ویروس باعث کاهش معنی‌دار ($p < 0.01$) محتوای این عناصر شد؛ به گونه‌ای که نیتروژن، پتاسیم و فسفر به ترتیب ۵۱، ۵۷ و ۷۳ درصد کاهش یافتند.

بررسی اثرات متقابل ویروس و مایکورایزا بر محتوای عناصر معدنی نیز نشان داد که تیمار گیاهان آلوده به ویروس همراه با مایکورایزا (+GM +V) نسبت به گیاهان آلوده به ویروس بدون مایکورایزا (-GM +V)، افزایش معنی‌داری در میزان عناصر NKP داشت ($p < 0.01$). این نتایج نشان می‌دهد که مایکورایزا توانسته است تا حد زیادی اثرات منفی ناشی از آلودگی ویروسی بر جذب عناصر غذایی را جبران کند (جدول ۴).

بحث

این پژوهش به منظور بررسی اثر مایکورایزای آربوسکولار *Gigaspora margarita* در امکان کاستن نشانه‌ها و شدت بیماری ناشی از ویروس موزائیک گوجه‌فرنگی با اندازه‌گیری صفات مختلف رشدی، بیوشیمیایی، تغذیه‌ای و ارزیابی شدت بیماری در گیاهان گوجه‌فرنگی انجام شد. یافته‌های پژوهش حاضر نشان‌دهنده کاهش سرعت ظهور نشانه‌ها و آهسته شدن روند پیشرفت بیماری در گیاهانی است که پیش از آلودگی ویروسی و در زمان کشت بذرها با مایکورایزا مایه‌زنی شده بودند. در همین راستا، ارزیابی شدت بیماری نیز نشان داد GM می‌تواند منجر به کاهش شدت بیماری در گیاهان آلوده به ToMV شود. پژوهش‌های متعددی نشان داده‌اند که هم‌کنش با مایکورایزا می‌تواند منجر به کاهش اثرات منفی بیمارگرهای گیاهی از قبیل ویروس‌ها شود (Bernola et al., 2018; Campos-Soriano et al., 2012; Miozzi et al., 2019; Sedaghatian et al., 2024). به عنوان نمونه در پژوهشی تازه روی اثر یک قارچ AMF، *Glomus fasciculatum*، در کاهش اثرات ویروس موزائیک گوجه‌فرنگی در گیاه گوجه‌فرنگی نشان داده شد که مایه‌زنی گیاهچه‌های گوجه‌فرنگی با این قارچ موجب کاهش اثرات منفی ویروس و بهبود تحمل گیاهان به ToMV شد (Sedaghatian et al., 2024).

جدول ۴- میانگین فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانسی (برحسب واحد در دقیقه در میلی گرم بافت تر برگ) شامل کاتالاز (CAT) و آسکوربات پراکسیداز (APX)، همچنین میزان فنول کل (TPC) (برحسب میلی گرم در گرم بافت تر برگ) و مقادیر عناصر نیتروژن، فسفر و پتاسیم (برحسب درصد ماده خشک) در گیاهان تحت تیمارهای مختلف GM-، نشان‌دهنده تیمار بدون مایکورایزا، GM+ بیانگر تیمار با مایکورایزا، V- به معنای تیمار بدون آلودگی ویروسی، و V+ نشان‌دهنده تیمار همراه با آلودگی ویروسی است SEM. نمایانگر خطای معیار میانگین است M اثر اصلی مایکورایزا، V اثر اصلی ویروس، و M×V اثر متقابل مایکورایزا و ویروس را نشان می‌دهد. حروف متفاوت در هر ردیف نمایانگر گروه‌بندی دانکن بوده و اختلاف معنی‌دار بین تیمارها را در سطح احتمال ۵ درصد نشان می‌دهند.

Table 4. Mean activity levels of antioxidant enzymes (unit/min⁻¹ mgFW) —catalase (CAT) and ascorbate peroxidase (APX)—along with total phenolic content (TPC) (mg/gFW) and concentrations of nitrogen, phosphorus, and potassium (% dry matter) in plants under different treatments. GM- refers to the treatment without mycorrhizal inoculation, while GM+ indicates the treatment with mycorrhiza. V- and V+ represent treatments without and with viral infection, respectively. SEM denotes the standard error of the mean. M represents the main effect of mycorrhiza, V the main effect of virus, and M×V their interaction effect. Different letters within a row indicate statistically significant differences among treatments based on Duncan's multiple range test at the 5% significance level.

Parameter	GM-		GM+		SEM	P value		
	V-	V+	V-	V+		M	V	M×V
CAT	0.38 ^d	0.55 ^c	0.72 ^b	0.90 ^a	0.020	<0.01	<0.01	<0.05
APX	2.78 ^d	5.12 ^c	7.24 ^b	8.72 ^a	0.289	<0.01	<0.05	<0.05
Total phenolic content	2.25 ^d	3.76 ^c	5.06 ^b	8.48 ^a	0.308	<0.01	<0.01	<0.05
N	4.29 ^c	0.99 ^d	5.98 ^a	4.95 ^b	0.151	<0.01	<0.01	<0.01
K	2.74 ^b	1.00 ^c	4.01 ^a	2.52 ^b	0.194	<0.01	<0.01	<0.01
P	0.28 ^b	0.04 ^c	0.41 ^a	0.23 ^b	0.026	<0.01	<0.01	<0.01

گرچه پژوهش‌های دیگری یافته‌های متناقضی را نشان می‌دهند و بیانگر افزایش حساسیت گیاهان به بیمارگرهای ویروسی در نتیجه هم‌کنش با مایکورایزا هستند (Maffei et al., 2014). به نظر می‌رسد دلایل این نتایج متناقض در مورد اثر هم‌کنش مایکورایزا در پاسخ به بیمارگرهای گیاهی، به ویژه ویروس‌ها، بستگی زیادی به عوامل گوناگونی مانند گونه مایکورایزا، گونه ویروس، مرحله رشدی گیاه در زمان آلودگی به ویروس و مایکورایزا باشد (Maffei et al., 2014; Vos et al., 2013). بنابراین به دلیل پیچیده بودن ماهیت هم‌کنش‌های مایکورایزا-گیاه-ویروس، انجام پژوهش‌های موردی و پرشمار می‌تواند به افزایش درک ما از ماهیت و جزئیات این هم‌کنش‌ها کمک شایانی کند.

در این پژوهش نیز در راستای بسیاری از پژوهش‌های پیشین اثر مثبت مایه‌زنی با مایکورایزا بر صفات رشدی (مانند ارتفاع و وزن بوته) هم در گیاهانی که فقط با مایکورایزا مایه زنی شده بودند و هم در گیاهان آلوده به ویروس دیده شد. پژوهش‌های پیشین نشان داده‌اند که مایکورایزا از طریق تحریک گیاه به افزایش هورمون‌های رشد مانند اکسین‌ها و همچنین تولید این هورمون‌ها توسط مایکورایزا می‌تواند منجر به افزایش رشد گیاهان شوند (Gao et al., 2023, Tang et al., 2023). گرچه در گیاهان آلوده به ویروس اثر افزایشی GM روی صفات رشدی گیاه، افزون بر افزایش تولید هورمون‌ها، می‌تواند به دلیل کاهش اثرات منفی ویروس روی گیاه از طریق تحریک گیاه به تولید ترکیبات دفاعی و سرکوب بیماری ویروسی نیز باشد (Baričević et al., 2023; Chen et al., 2023). پژوهش حاضر نشان داد که GM می‌تواند تولید ترکیبات فنولی و میزان فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز را افزایش دهد. مایکورایزا می‌تواند تولید ترکیبات دفاعی مانند آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت و ترکیبات فنولی را در گیاهان افزایش دهد که این ترکیبات می‌توانند در کاهش شدت بیماری‌های ویروسی که عموماً باعث کوتولگی و کاهش رشد گیاهان آلوده می‌شوند، نقش داشته باشد (Baričević et al., 2023; Campos-Soriano et al., 2012; Lingua et al., 2021).

افزون بر این، مایکورایزا با تسهیل جذب عناصر غذایی مانند نیتروژن، پتاسیم و به‌ویژه فسفر به ماده‌سازی بیشتر و افزایش رشد گیاه و همچنین تقویت سیستم دفاعی گیاه در برابر تنش‌های زنده و غیرزنده نیز کمک می‌کند (Chen et al., 2023; Malviya et al., 2023; Tang et al., 2023). در همین راستا، پژوهش ما نیز نشان داد GM می‌تواند محتوای عناصر نیتروژن، فسفر و پتاسیم را در گیاهان گوجه‌فرنگی در حضور ویروس و یا در نبود آن نیز افزایش دهد.

افزایش محتوای رنگدانه‌های فتوسنتزی و کلروفیل نیز به نوبه خود می‌تواند در افزایش ماده‌سازی و زیست‌توده گیاهان و در نهایت در افزایش توان دفاعی آنها در برابر بیمارگرها موثر باشد (Baričević et al., 2023). همان‌گونه که در این پژوهش دیده شد، اثر مثبت و افزایشی GM بر محتوای رنگدانه‌های فتوسنتزی در گیاهان گوجه‌فرنگی معنی‌دار بود و این اثرات نیز می‌تواند بیانگر افزایش تحمل مشاهده شده نسبت به ویروس در گیاهان آزمایش باشد. در نهایت می‌توان گفت مایه‌زنی گیاهان گوجه‌فرنگی با مایکورایزای آربوسکولار *G. margarita* می‌تواند رهیافتی مناسب در جهت کاهش اثرات مخرب ویروس موزاییک گوجه‌فرنگی باشد.

اهمیت مطالعه هم‌کنش‌های گیاه-ویروس-مایکورایزا در توان بالقوه آنها برای ارائه راهکارهای پایدار در مدیریت ویروس‌های گیاهی نهفته است. در چارچوب کشاورزی پایدار، درک و بهره‌برداری از این هم‌کنش‌ها می‌تواند جایگزینی امیدوارکننده برای روش‌های سنتی و شیمیایی کنترل بیمارگرها و ناقلان آنها باشد. بهره‌گیری از اثرات سودمند قارچ‌های مایکورایزا می‌تواند منجر به کاهش مصرف آفت‌کش‌ها، افزایش مقاومت گیاهان زراعی و بهبود سلامت اکوسیستم شود. نیاز فوری به انجام پژوهش‌های بیشتر در زمینه سازوکارهای مولکولی و بوم‌شناختی این هم‌کنش‌ها وجود دارد. همچنین بررسی کاربردهای عملی آنها در کاهش تأثیر ویروس‌های گیاهی بر بهره‌وری کشاورزی، بسیار مهم است. این تلاش‌ها می‌تواند راه را برای توسعه رویکردهای نوین و سازگار با محیط‌زیست در مدیریت بیماری‌های ویروسی گیاهان هموار سازد و در نهایت به امنیت غذایی جهانی و ارتقای کشاورزی پایدار کمک کند.

References

منابع

- Aebi, H. (1984). Catalase in vitro. *Methods in Enzymology*, 105, 121–126. [https://doi.org/10.1016/S0076-6879\(84\)05016-3](https://doi.org/10.1016/S0076-6879(84)05016-3)
- Balestrini, R., Chitarra, W., & Pagliarani, C. (2019). Molecular interactions between beneficial fungi and host plants in the light of transcriptomics. *Current Opinion in Plant Biology*, 50, 60–66. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2019.03.007>
- Baričević, D., Radić, T., Radić, J., & Radić, S. (2023). Arbuscular mycorrhizal fungi induce changes of photosynthesis-related parameters in virus-infected grapevine. *Plants*, 12(9), 1783. <https://doi.org/10.3390/plants12091783>
- Bernaola, L., Cosme, M., Schneider, R. W., & Stout, M. (2018). Belowground inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi increases local and systemic susceptibility of rice plants to different pest organisms. *Frontiers in Plant Science*, 9, 407. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00407>
- Bremner, J. M. (1996). Nitrogen-total. In D. L. Sparks (Ed.), *Methods of Soil Analysis: Part 3 - Chemical Methods* (pp. 1085–1121). Soil Science Society of America.
- Cameron, D. D., Neal, A. L., van Wees, S. C. M., & Ton, J. (2020). Mycorrhiza-induced resistance: More than the sum of its parts? *Trends in Plant Science*, 25(7), 611–623. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.02.009>
- Campos-Soriano, L., García-Martínez, J., & San Segundo, B. (2012). The arbuscular mycorrhizal symbiosis promotes the systemic induction of regulatory defence-related genes in rice leaves and confers resistance to pathogen infection. *Molecular Plant Pathology*, 13(6), 579–592. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2012.00788.x>
- 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
- Chen, X., Li, Y., & Wang, Z. (2023). Symbiotic synergy: How arbuscular mycorrhizal fungi enhance nutrient uptake, stress tolerance, and soil health through molecular mechanisms and hormonal regulation. *Frontiers in Microbiology*, 14, 11953731. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.11953731>

- d'Entremont, T. W., & Kivlin, S. N. (2023). Specificity in plant-mycorrhizal fungal relationships: Prevalence, parameterization, and prospects. *Frontiers in Plant Science*, 14, 1260286. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1260286>
- Eck, J. L., Kytöviita, M. M., & Laine, A. L. (2022). Arbuscular mycorrhizal fungi influence host infection during epidemics in a wild plant pathosystem. *New Phytologist*, 236(5), 1922–1935. <https://doi.org/10.1111/nph.18481>
- Fattahi, B., Almasi, R., Ghasemi Hajiabadi, F. (2021). Changes of morphological characteristics and nutrients of *Bromus tomentellus* under the influence of coexistence with mycorrhiza fungi for use in range seeding operation. *Rangeland*, 15(4), 665–676.
- Figueiredo, A. F., Boy, J., & Guggenberger, G. (2021). Common mycorrhizae network: A review of the theories and mechanisms behind underground interactions. *Frontiers in Fungal Biology*, 2, 735299. <https://doi.org/10.3389/ffunb.2021.735299>
- Fiorilli, V., Martínez-Medina, A., Pozo, M. J., & Lanfranco, L. (2024). Plant immunity modulation in arbuscular mycorrhizal symbiosis and its impact on pathogens and pests. *Annual Review of Phytopathology*, 62, 127–156. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-121423-042014>
- Gao, X., Liu, Y., Liu, C., Guo, C., Zhang, Y., Ma, C., & Duan, X. (2023). Individual and combined effects of arbuscular mycorrhizal fungi and phytohormones on the growth and physiobiochemical characteristics of tea cutting seedlings. *Frontiers in Plant Science*, 14, 1140267. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1140267>
- Hao, Z., Xie, W., & Chen, B. (2019). Arbuscular mycorrhizal symbiosis affects plant immunity to viral infection and accumulation. *Viruses*, 11(6), 534. <https://doi.org/10.3390/v11060534>
- 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
- Lafferty, K. D., & Kuris, A. M. (2005). Parasitism and environmental disturbances. In *Marine Parasitology* (pp. 113–123). CSIRO Publishing.
- Lingua, G., Manzotti, A., Bona, E., Marsano, F., Todeschini, V., & Berta, G. (2021). Mycorrhizal-induced resistance in solanaceous plants: Molecular mechanisms and practical applications. *Plants*, 10(11), 2390. <https://doi.org/10.3390/plants10112390>
- Maffei, M. E., Arimura, G., & Mithöfer, A. (2014). Natural elicitors, effectors and modulators of plant responses. *Natural Product Reports*, 31(9), 1189–1203. <https://doi.org/10.1039/c4np00032a>
- Malviya, D., Singh, P., Singh, U. B., Paul, S., Bisen, P. K., Rai, J. P., Verma, R. L., Fiyaz, R. A., Kumar, A., Kumari, P., Dei, S., Ahmed, M. R., Bagyaraj, D. J., & Singh, H. V. (2023). Arbuscular mycorrhizal fungi-mediated activation of plant defense responses in direct-seeded rice (*Oryza sativa* L.) against root-knot nematode *Meloidogyne graminicola*. *Frontiers in Microbiology*, 14, 1104490. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1104490>
- 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](https://doi.org/10.1016/S0308-8146(00)00288-0)
- 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. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01238>
- 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(5), 867–880.
- 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
- Pozo, M. J., López-Ráez, J. A., Azcón-Aguilar, C., & García-Garrido, J. M. (2015). Phytohormones as integrators of environmental signals in the regulation of mycorrhizal symbioses. *New Phytologist*, 205(4), 1431–1436. <https://doi.org/10.1111/nph.13252>
- Pozo, M. J., Verhage, A., García-Andrade, J., García, J. M., & Azcón-Aguilar, C. (2010). Priming plant defences by arbuscular mycorrhizal fungi. *Trends in Plant Science*, 15(12), 507–514. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.05.003>
- 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, 91–94. doi.org/10.1094/PD-80-0891
- 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](https://doi.org/10.61186/gebsj.13.1.3)
- Shaul, O., Hilgemann, D. W., de-Almeida-Engler, J., Van Montagu, M., Inzé, D., & Galili, G. (1999). Cloning and characterization of a novel Mg²⁺/H⁺ exchanger. *The EMBO Journal*, 18(14), 3973–3980. <https://doi.org/10.1093/emboj/18.14.3973>

- Shi, J., Wang, X., & Wang, E. (2023). Mycorrhizal symbiosis in plant growth and stress adaptation: From genes to ecosystems. *Annual Review of Plant Biology*, 74, 569–607. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-061722-090342>
- 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. Rangeland*, 14(4), 731-741.
- Tang, C., Zhang, Z., Yu, L., & Li, Y. (2023). Research progress of arbuscular mycorrhizal fungi promoting citrus growth. *Horticulturae*, 9(11), 1162. <https://doi.org/10.3390/horticulturae9111162>
- Vos, C. M., Yang, Y., de Coninck, B., Cammue, B. P. A., & François, I. E. J. A. (2013). Rhamnolipids: Biosurfactants with antifungal and plant-protective properties. *Microbial Biotechnology*, 6(4), 340–349. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.12029>
- Wahab, A., Muhammad, M., Munir, A., Abdi, G., Zaman, W., Ayaz, A., Khizar, C., & Reddy, S. P. P. (2023). Role of arbuscular mycorrhizal fungi in regulating growth, enhancing productivity, and potentially influencing ecosystems under abiotic and biotic stresses. *Plants*, 12(17), 3102. <https://doi.org/10.3390/plants12173102>
- Weng, W., Yan, J., Zhou, M., Yao, X., Gao, A., Ma, C., Cheng, J., & Ruan, J. (2022). Roles of arbuscular mycorrhizal fungi as a biocontrol agent in the control of plant diseases. *Microorganisms*, 10(7), 1266. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10071266>
- Wu, Y., Chen, C., & Wang, G. (2024). Inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi improves plant biomass and nitrogen and phosphorus nutrients: A meta-analysis. *BMC Plant Biology*, 24, 960. <https://doi.org/10.1186/s12870-024-05638-9>
- Zaman, F., Hassan, M. U., Khattak, W. A., & Ali, A. (2024). The pivotal role of arbuscular mycorrhizal fungi in enhancing plant biomass and nutrient availability under drought stress conditions: A global meta-analysis. *Science of The Total Environment*, 955, 176960. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.176960>