Plant Production Technology/ Volume 26/ Issu 1/ Pages 85-110/ Spring and Summer 2026
https://doi.org/ 10.22084/ppt.2026.32584.2185

ORIGINAL RESEARCH PAPER

Mitigation of Tomato Mosaic Virus (ToMV)-Induced Stress and Improvement of Physiological and Biochemical Parameters in Tomato Plants by the Fungus *Serendipita Indica*

Fereydouni Valashjerdi[1], S., Ghabooli[2*], M. and Almasi[3*], R.

1. MSc. graduate of Horticultural Engineering of Greenhouse Products, Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Malayer University, Malayer, Iran
2. Associate Professor, Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Malayer University, Malayer, Iran
3. Assistant Professor, Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Malayer University, Malayer, Iran

*: Corresponding Author Email: m.ghabooli@malayeru.ac.ir , ralmasi@malayeru.ac.ir

Received: 2026/05/16 Accepted: 2026/06/22

Introduction

Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) is one of the most important vegetable crops worldwide, widely cultivated for both fresh consumption and processing. However, its production is greatly affected by various pathogens, particularly viral diseases, which can significantly reduce plant growth, yield, and fruit quality. Among these pathogens, Tomato mosaic virus (ToMV), a member of the genus *Tobamovirus*, is considered one of the most important viruses infecting tomato plants. Infection with ToMV disrupts normal physiological processes, reduces photosynthetic efficiency, and induces oxidative stress through the excessive accumulation of reactive oxygen species, ultimately leading to growth inhibition and yield losses. In recent years, the use of beneficial soil microorganisms has gained considerable attention as an environmentally friendly approach to enhance plant resistance against biotic stresses. Endophytic fungi are among the most important groups of these microorganisms, as they establish mutualistic associations with host plants and can improve plant growth, nutrient uptake, and stress tolerance. *Serendipita indica* (formerly *Piriformospora indica*), a root-colonizing endophytic fungus belonging to the order Sebacinales, is one of the most well-studied beneficial fungi. This fungus can colonize the roots of a wide range of plant species and can be easily cultured under laboratory conditions. Numerous studies have shown that *S. indica* promotes plant growth by improving nutrient acquisition, enhancing photosynthetic performance, and regulating plant hormonal balance. In addition, it has been reported to increase plant tolerance to various abiotic stresses such as drought, salinity, and nutrient deficiency. Moreover, *S. indica* can stimulate plant defense mechanisms by enhancing antioxidant enzyme activities, promoting the accumulation of protective metabolites, and activating defense-related pathways. Through these mechanisms, this endophytic fungus can help plants better cope with pathogen attacks. Therefore, due to its ability to promote plant growth and strengthen plant defense responses, *S. indica* is considered a promising biological agent for mitigating the adverse effects of plant pathogens, including viral infections in tomato.

Materials and Methods

To investigate the effect of the endophytic fungus *S. indica* on improving growth, physiological, and biochemical responses of tomato under ToMV infection, a factorial experiment was conducted in a completely randomized design with five replications under greenhouse conditions. The experimental treatments included of two factors: virus infection at two levels (non-infected control and ToMV-infected plants) and fungal inoculation at two levels (non-inoculated and inoculated with *S. indica*). Tomato seedlings were grown under controlled greenhouse conditions, and at the two-leaf stage they were inoculated with a spore suspension of *S. indica*. Subsequently, at the four-leaf stage they were mechanically inoculated with the virus. Plants were then maintained under greenhouse conditions and monitored until the typical symptoms of viral infection appeared. After the appearance of symptoms, a comprehensive set of morphological, physiological, and biochemical parameters was evaluated. Growth characteristics such as shoot and root growth and biomass were measured. Physiological traits including photosynthetic pigments (chlorophyll a, chlorophyll b, and total chlorophyll) and relative water content were also determined. In addition, oxidative stress indicators, including electrolyte leakage, malondialdehyde (MDA), and hydrogen peroxide (H_2O_2), were assessed to evaluate membrane damage and oxidative injury. Furthermore, osmotic and defense-related metabolites such as total phenolic compounds, soluble sugars, and total protein were quantified, along with the activities of major antioxidant enzymes including catalase, peroxidase, and ascorbate peroxidase. These measurements were carried out to better understand the role of *S. indica* in modulating plant responses to viral stress.

Results and discussion
The results indicated that viral infection significantly impaired plant performance, leading to marked reductions in growth parameters, biomass accumulation, chlorophyll content, and relative water content. In addition, virus-infected plants exhibited elevated levels of oxidative stress, as evidenced by increased electrolyte leakage, malondialdehyde (MDA), and hydrogen peroxide (H_2O_2) accumulation, reflecting enhanced membrane damage and cellular oxidative damage. In contrast, inoculation with the endophytic fungus *S. indica* markedly alleviated the detrimental effects of viral infection. Plants colonized by S. indica showed significant improvements in growth traits and biomass production, along with increased concentrations of photosynthetic pigments compared with non-inoculated plants. Furthermore, fungal inoculation substantially reduced oxidative stress markers, including electrolyte leakage, MDA, and H_2O_2 levels. *S. indica* also enhanced the plant's biochemical defense system by increasing total phenolic compounds, soluble sugars, and total protein content, while significantly stimulating the activities of key antioxidant enzymes such as catalase (CAT), peroxidase (POX), and ascorbate peroxidase (APX). Collectively, these responses indicate that *S. indica* strengthens the antioxidant and metabolic defense mechanisms of the plant, thereby improving its tolerance and physiological stability under both non-infected and virus-infected conditions.

Conclusions
Overall, the results indicate that the endophytic fungus *S. indica* enhances tomato tolerance to viral infection through the modulation of oxidative stress and activation of plant defense mechanisms. Colonization by *S. indica* reduced the accumulation of reactive oxygen species and cellular damage while increasing antioxidant enzyme activities and protective metabolites such as phenolics, soluble sugars, and proteins. These responses improved cellular stability and supported better physiological performance under viral stress. Therefore, *S. indica* can be considered a promising biological agent for the management of viral diseases and for promoting sustainable agricultural practices.

Keywords: biotic stresses, biomass, tomato, endophytic fungi.

Citations: Fereydouni Valashjerdi, S., Ghabooli, M. and Almasi, R. (2026). Mitigation of Tomato Mosaic Virus (ToMV)-Induced Stress and Improvement of Physiological and Biochemical Parameters in Tomato Plants by the Fungus *Serendipita Indica*. *Plant Production Technology*, 26(1), 85-110.
https://doi.org/ 10.22084/ppt.2026.32584.2185

© 2022 The Author(s). Bu- Ali Sina University Publication. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

Online ISSN: 2476-5651 **Print ISSN: 2476-6321**

فنآوری تولیدات گیاهی/ جلد بیست و ششم/ شمارهٔ اول/ صفحات ۸۵-۱۱۰/ بهار و تابستان ۱۴۰۵
https://doi.org/ 10.22084/ppt.2026.32584.2185

تعدیل تنش القاء شده توسط ویروس موزاییک گوجه‌فرنگی (ToMV) و بهبود شاخص‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی گیاه گوجه‌فرنگی توسط قارچ *Serendipita indica*

Mitigation of Tomato Mosaic Virus (ToMV)-Induced Stress and Improvement of Physiological and Biochemical Parameters in Tomato Plants by the Fungus *Serendipita Indica*

سحر فریدونی ولاشجردی[۱]، مهدی قبولی[۲*] و رضا الماسی[۳*]

تاریخ دریافت: ۱۴۰۵/۰۲/۲۶ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۵/۰۴/۰۱
(مقاله پژوهشی)

چکیده

گوجه‌فرنگی یکی از مهم‌ترین محصولات سبزی در جهان است که تولید آن به‌طور قابل‌توجهی تحت تأثیر بیماری‌های ویروسی از جمله ویروس موزاییک گوجه‌فرنگی (*Tomato mosaic virus*) قرار می‌گیرد. قارچ اندوفیت *Serendipita indica* به دلیل توانایی در بهبود رشد و القای پاسخ‌های دفاعی در گیاهان، گزینه‌ای امیدبخش برای کاهش اثرات تنش‌های بیماری‌زا از جمله ویروس‌ها محسوب می‌شود. به‌منظور بررسی اثر قارچ *S. indica* بر بهبود پاسخ‌های رشدی، فیزیولوژیک و بیوشیمیایی گوجه‌فرنگی در شرایط آلودگی با ویروسToMV، آزمایشی به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی در شرایط گلخانه‌ای اجرا شد. تیمارها شامل آلودگی با ویروس (شاهد و آلوده) و وضعیت تلقیح با قارچ (تلقیح‌شده و عدم تلقیح با قارچ) بودند. نشاءها در مرحله دوبرگی با سوسپانسیون اسپور قارچ تلقیح و در مرحله چهاربرگی به‌صورت مکانیکی با ویروس آلوده شدند. نتایج نشان داد که آلودگی با ویروس موجب کاهش معنی‌دار رشد، زیست‌توده، کلروفیل و محتوای نسبی آب و افزایش نشت الکترولیت، مالون‌دی‌آلدئید و پراکسید هیدروژن شد. در مقابل، تلقیح با قارچ سبب بهبود شاخص‌های رشدی و افزایش رنگدانه‌های فتوسنتزی شد و به‌طور معنی‌داری شاخص‌های تنش اکسیداتیو را کاهش داد. همچنین قارچ با افزایش فنول کل، قندهای محلول، پروتئین کل و تقویت فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان ظرفیت دفاعی گیاه را در شرایط شاهد و آلودگی با ویروس بهبود بخشید. به‌طورکلی، نتایج این پژوهش نشان داد که قارچ اندوفیت *S. indica* با تعدیل تنش اکسیداتیو و تقویت سیستم دفاعی گیاه، نقش مؤثری در افزایش تحمل گوجه‌فرنگی به آلودگی ویروسی دارد و می‌تواند به‌عنوان یک راهکار زیستی امیدبخش در مدیریت بیماری‌های ویروسی مورد استفاده قرار گیرد.

واژه‌های کلیدی: تنش‌های زیستی، زیست‌توده، گوجه‌فرنگی، قارچ‌های اندوفیت.

ارجاع به مقاله: فریدونی ولاشجردی، س.، قبولی، م.، الماسی، ر. (۱۴۰۵). تعدیل تنش القاء شده توسط ویروس موزاییک گوجه‌فرنگی (ToMV) و بهبود شاخص‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی گیاه گوجه‌فرنگی توسط قارچ *Serendipita indica*، *مجله فنآوری تولیدات گیاهی*، ۲۶(۱)، ۸۵-۱۱۰.
https://doi.org/10.22084/ppt.2026.32584.2185/

حق نشر متعلق به نویسنده (گان) است و نویسنده تحت مجوز Commons Creative License Attribution (http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/) به مجله اجازه می‌دهد مقاله‌ی چاپ شده را در سامانه به اشتراک بگذارد، منوط بر اینکه حقوق مؤلف اثر حفظ و به انتشار اولیه مقاله در این مجله اشاره شود.

شاپا الکترونیکی: ۲۴۷۶-۵۶۵۱ شاپا چاپی: ۲۴۷۶-۶۳۲۱

۱. دانش‌آموخته کارشناسی ارشد تولید محصولات گلخانه‌ای، گروه تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ملایر، ملایر، ایران
۲. دانشیار گروه تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ملایر، ملایر، ایران
۳. استادیار گروه تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ملایر، ملایر، ایران
*: نویسنده مسئول Email: ms.abedini@yahoo.com , ralmasi@malayeru.ac.ir

۱. مقدمه

گوجه‌فرنگی (*Solanum lycopersicum*. L) یکی از مهم‌ترین سبزیجات جهان از نظر سطح زیر کشت، تولید و مصرف است و علاوه بر مصرف تازه‌خوری، در صنایع فرآوری مواد غذایی نیز جایگاه ویژه‌ای دارد. ارزش اقتصادی این محصول، به‌ویژه در نظام‌های تولید تجاری و نیمه‌تجاری، به‌قدری بالاست که در بسیاری از کشورها به‌عنوان یک محصول راهبردی شناخته می‌شود (Ogunwande, 2023). آفات و بیماری‌ها یکی از عوامل اصلی کاهش مقدار تولید و افت کیفیت در گوجه‌فرنگی می‌باشند و هزینه‌های مدیریت آن‌ها بخش قابل توجهی از هزینه‌های تولید را به‌خود اختصاص می‌دهند. در میان عوامل بیماری‌زا، بیماری‌های ویروسی به دلیل ویژگی‌های زیستی، دشواری کنترل مستقیم و نبود روش‌های درمانی قطعی در گیاهان، از چالش‌برانگیزترین عوامل کاهش تولید و کیفیت محصولات محسوب می‌شوند.

ویروس‌ها انگل‌های اجباری داخل‌سلولی هستند که توانایی ایجاد بیماری‌های شدید در موجودات میزبان خود را دارند. ویروس‌های گیاهی با برهم زدن فرآیندهای طبیعی گیاه، از جمله کاهش فتوسنتز و تثبیت کربن، ایجاد اختلال در تعادل هورمونی، تغییر مسیر انتقال مواد غذایی، تغییر متابولیسم معمول گیاه و مصرف عناصر غذایی، سبب تضعیف سیستم دفاعی گیاه می‌شوند. این وضعیت در نهایت تکثیر بیشتر ویروس و افزایش شدت بیماری را به‌دنبال دارد (Culver and Padmanabhan, 2007). ویروس موزاییک گوجه‌فرنگی (*Tomato mosaic virus*, ToMV) از عوامل بیماری‌زا و خسارت‌زای مهم در گیاهان خانواده سولاناسه است که می‌تواند عملکرد و کیفیت محصول را کاهش دهد. ToMV در جنس *Tobamovirus* و خانواده *Virgaviridae* قرار می‌گیرد. این ویروس می‌تواند گونه‌های مختلف گیاهی ازجمله گیاهان زراعی، گل‌های زینتی و علف‌های هرز را آلوده کند. بدشکلی برگ‌ها، ریزشدن و بدشکلی میوه‌ها، لکه‌های حلقوی زردرنگ روی میوه، موزاییک برگ‌ها و کوتولگی بوته‌ها از جمله نشانه‌های آلودگی با این ویروس است (Kumar *et al*., 2011). به‌دلیل داشتن دامنه میزبانی وسیع و سهولت انتقال مکانیکی، کنترل این ویروس مشکل است. همچنین این ویروس می‌تواند در بقایای گیاهی و برخی بسترها برای مدت طولانی باقی بماند که این موضوع مدیریت آن را دشوارتر می‌کند (Elsharkawy *et al*., 2022).

تا امروز، دو راهبرد اصلی برای مدیریت بیماری‌های ویروسی به‌کار گرفته شده‌اند که شامل مقاومت ژنتیکی و کنترل ناقل‌ها می‌باشد. هرچند روش‌هایی مانند تولید ارقام مقاوم و متحمل، انتقال ژن‌های مقاومت از گیاهان وحشی به ارقام تجاری و استفاده از گیاهان تراریخته بیان‌کننده پروتئین‌های ویروسی می‌توانند در سطح RNA یا پروتئین با آلودگی‌های ویروسی مقابله کنند، این رویکردها غالباً زمان‌بر بوده و توانایی واکنش سریع به بیماری‌های نوپدید یا ویروس‌های ناشناخته را ندارند (Miozzi *et al*., 2019). از سوی دیگر، نرخ بالای جهش و نوترکیبی در ژنوم ویروس‌ها موجب شکسته‌شدن مقاومت ژنتیکی می‌شود و ارقام مقاوم و متحمل را در مدت کوتاهی آسیب‌پذیر می‌کند. علاوه‌براین، استفاده گسترده از آفت‌کش‌های شیمیایی برای کنترل ناقل‌ها پیامدهای زیان‌باری برای محیط زیست و سلامت انسان به‌همراه دارد. در چنین شرایطی، توجه به رویکردهای زیستی و مبتنی بر تقویت توان دفاعی گیاه به‌عنوان مسیرهای مکمل و پایدار، افزایش یافته است. گیاهان در طول رشد خود با مجموعه‌ای از میکروارگانیسم‌ها هم‌کنش دارند و این هم‌کنش می‌تواند رشد، جذب عناصر و همچنین تحمل تنش‌ها و مقاومت به عوامل بیماری‌زا را در گیاه میزبان تقویت کند. در چندین سال گذشته، کاربرد عوامل کنترل زیستی مانند استفاده از قارچ‌های مایکورایز برای بیماری‌های گیاهی توجه پژوهشگران را به خود جلب کرده است (Elsharkawy *et al*., 2022). در چندین پژوهش نقش قارچ‌های مایکورایز آربوسکولار (Arbuscular Mycorrhizal Fungi, AMF) در کاهش اثرات مخرب ویروس ToMVبر گیاه گوجه‌فرنگی مورد بررسی قرار گرفته است (Almasi *et al*., 2025; Aseel *et al*., 2019; Sedaghatian *et al*., 2024). نتایج نشان داد که مایه‌زنی گیاهان گوجه‌فرنگی با قارچ‌های مایکورایز *Glomus fasciculatum* و *Gigaspora margarita* می‌تواند شدت بیماریزایی ToMV را کاهش دهد که این کاهش با کمک به جذب بیشتر عناصر نیتروژن، فسفر و پتاسیم توسط گیاه، افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان، بهبود محتوای فنول کل و افزایش محتوای رنگدانه‌های فتوسنتزی همراه بوده است (Almasi *et al*., 2025;

(Sedaghatian *et al*., 2024). در پژوهش دیگری نشان داده شد که کلونیزاسیون ریشه توسط AMF منجر به فعال‌سازی مسیرهای بیوسنتزی فلاونوئیدها و اسید کلروژنیک و تقویت پاسخ‌های دفاعی سیستمیک گیاه در مواجهه با ویروس می‌شود (Aseel *et al*., 2019). با این‌حال، استفاده از قارچ‌های مایکورایز محدودیت‌هایی دارد که مهم‌ترین آن نیاز به داشتن میزبان اجباری برای تکثیر این قارچ‌ها می‌باشد. گروه دیگری از میکروارگانیسم‌های مفید خاکزی، قارچ‌های اندوفیت می‌باشند. این قارچ‌ها با استقرار در بافت‌های ریشه و برقراری رابطه هم‌زیستی با گیاه، می‌توانند پاسخ‌های دفاعی سیستم ایمنی گیاه را فعال کنند، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی را افزایش دهند و در نتیجه توان گیاه را در مقابله با تنش‌های زیستی تقویت کنند (Saleem *et al*., 2022).

قارچ اندوفیت *Serendipita indica* که پیش‌تر با نام *Piriformospora indica* شناخته می‌شد، یکی از قارچ‌های مدل با قابلیت رشد در محیط‌های کشت مصنوعی است و ویژگی‌های مشترک زیادی با قارچ‌های آربوسکولار مایکورایز دارد. این قارچ توانایی برقراری هم‌زیستی با دامنه گسترده‌ای از گیاهان عالی را دارد. مطالعات نشان داده‌اند که هم‌زیستی با قارچ *S. indica* موجب بهبود رشد و عملکرد گیاهان میزبان از طریق افزایش جذب عناصر غذایی، به‌ویژه فسفر، پتاسیم و منیزیم، و نیز تولید هورمون‌های رشدی مانند اکسین و سیتوکینین می‌شود. علاوه بر این، این قارچ با افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، تجمع اسمولیت‌ها و القای بیان برخی ژن‌های مرتبط با انتقال‌دهنده‌های هگزوز، به ارتقای تحمل گیاهان در برابر تنش‌های زیستی و غیرزیستی کمک می‌کند (Huang *et al*., 2024).

مطالعات و پژوهش‌های متعددی نشان داده است که این قارچ می‌تواند تحمل به تنش‌های غیر زیستی مختلف را در طیف وسیعی از گیاهان میزبان ازجمله گوجه‌فرنگی افزایش دهد (Kaboosi *et al*., 2022; Teimory *et al*., 2021). با اینحال، تأثیر این قارچ در تحمل به تنش‌های زیستی در پژوهش‌های بسیار کمتری بررسی شده است. برای مثال، نتایج یک پژوهش نشان داده است که تلقیح گندم با قارچ *S. indica* به‌طور قابل‌توجهی بروز زنگ زرد گندم را کاهش داده و عملکرد را بهبود می‌بخشد (Anwaar *et al*., 2019). همچنین در پژوهش دیگری مشخص شد که کلونیزاسیون گیاهان پیاز (*Allium cepa*) با این قارچ نه تنها رشد گیاه را افزایش می‌دهد، بلکه مکانیسم‌های پیام‌رسانی دفاعی را نیز فعال کرده که در نتیجه سبب مقاومت در برابر سوختگی برگ ناشی از پاتوژن قارچی *Stemphylium vesicarium* می‌شود (Roylawar *et al*., 2021). نتایج یک پژوهش دیگر نشان داده است که تلقیح با قارچ *S. indica* به‌طور موثری از نهال‌های *Rhododendron arboreum* در برابر بیماری‌های ناشی از *Phytophthora cinnamomi* یا *P. plurivora* که منجر به پژمردگی برگ و نکروزه شدن ریزوم می‌شوند، محافظت می‌کند (Trzewik *et al*., 2020). در مورد ویروس‌های گیاهی تعداد بسیار محدودتری پژوهش انجام شده است. برای نمونه، بررسی اثرات تلقیح با قارچ *S. indica* بر رشد، کیفیت میوه و هم‌کنش با ویروس پیچیدگی برگ زرد گوجه‌فرنگی (Tomato yellow leaf curl virus) در ارقام گوجه‌فرنگی حساس و مقاوم به TYLCV نشان داد که این قارچ علاوه‌بر تحریک رشد ریشه، افزایش زیست توده گیاه، افزایش عملکرد و بهبود طعم میوه‌ها، موجب ایجاد مقاومت القایی نسبت به ویروس از طریق افزایش بیان ژن‌های *PR* می‌شود (Wang *et al*., 2015). ارزیابی تأثیر قارچ اندوفیت *S. indica* بر رشد، عملکرد و کنترل ویروس پیچیدگی برگ گوجه‌فرنگی (*Tomato leaf curl virus*, TLCV) نشان داد تلقیح با قارچ *S. indica* باعث بهبود فاکتورهای رشدی، فیزیولوژیک و بیوشیمیایی و در نهایت افزایش گلدهی و تشکیل میوه می‌شود. همچنین تلقیح با قارچ مذکور با کاهش تولید رادیکال‌های آزاد اکسیژن (ROS) و افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان باعث کاهش بروز و شدت بیماری شد (Saru, 2021). در پژوهش دیگری، تأثیر کلونیزاسیون قارچ *S. indica* در کنترل ویروس موزاییک لوبیا چشم بلبلی (*Blackeye cowpea mosaic virus*) بررسی شد و نتایج نشان داد که هم‌زیستی با این اندوفیت موجب کاهش علائم بیماری و افزایش زیست‌توده اندام هوایی و ریشه گیاه می‌شود (Chandran *et al*., 2021). به نظر می‌رسد حفظ یکپارچگی سلولی، تنظیم فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، القای بیان ژن دفاعی و تعدیل مسیرهای متابولیسم هورمونی ازجمله مکانیسم‌هایی است که از طریق آن‌ها قارچ *S. indica* موجب

افزایش تحمل گیاهان در برابر بیماری‌های گیاهی می‌شود (Li *et al.*, 2023).

با توجه به کشت وسیع گوجه‌فرنگی در سطح کشور و تأثیر زیاد آن در سبد غذایی مردم و نیز اهمیت ویروس ToMV از نظر بیماری‌زایی و دشواری کنترل مستقیم آن توسعه راهکارهای پایدار ضروری می‌باشد. بنابراین درک ماهیت سازوکار مدیریت بیماری‌ها با قارچ‌های اندوفیت از جمله قارچ *S. indica* که توان تحریک مسیرهای دفاعی و بهبود وضعیت فیزیولوژیک گیاه را دارند، می‌تواند رویکردی امیدبخش در برابر این ویروس بوده و در ارائه رهیافت‌های مدیریتی مناسب راهگشا باشد. بنابراین هدف از این پژوهش درک اثرات رابطه هم‌زیستی قارچ اندوفیت *S. indica* با گیاه گوجه فرنگی بر روی شدت آلودگی با ویروس ToMV می‌باشد. در این چارچوب، انتظار می‌رود کلونیزاسیون ریشه توسط *S. indica* با تقویت مقاومت القایی، تنظیم پاسخ‌های آنتی‌اکسیدانی و کاهش تنش اکسیداتیو، منجر به کاهش شدت بیماری و خسارت ناشی از ToMV و بهبود صفات رشدی در گیاه و در نهایت افزایش عملکرد گوجه‌فرنگی بشود.

۲. مواد و روش‌ها

۲-۱. کشت گیاهان، قارچ اندوفیت و اعمال تیمارها

این آزمایش به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با پنج تکرار در گلخانه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه ملایر انجام شد. تیمارهای آزمایش شامل تلقیح با قارچ اندوفیت *S. indica* (تلقیح‌نشده و تلقیح‌شده با قارچ) و آلودگی با ویروس موزاییک گوجه‌فرنگی (شاهد بدون ویروس و آلوده‌شده با ویروس) می‌باشد. قارچ *S. indica* از آزمایشگاه ژنتیک و تولید گیاهی دانشکده کشاورزی دانشگاه ملایر تهیه و در محیط کشت پیچیده (حاوی عناصر پرمصرف، کم‌مصرف، عصاره مخمر، پپتون و کازئین) به‌مدت چهار هفته کشت و تکثیر داده شد. برای تهیه سوسپانسیون اسپور، مقدار پنج تا ده میلی‌لیتر محلول آب-توئین ۲۰ به هر پتری‌دیش اضافه و پس از جمع‌آوری اسپورهای قارچ، با استفاده از لام نئوبار شمارش اسپورها انجام و غلظت ($۱۰^{۵}$ × ۵ اسپور در میلی‌لیتر) تعیین شد (Ghabooli *et al.*, 2013).

بذرهای گیاه گوجه‌فرنگی (رقم عنبری) ابتدا در آب مقطر شستشو و سپس به‌مدت ۳۰ ثانیه در الکل ۷۰ درصد قرار داده شدند. در مرحله بعد، بذرها در محلول هیپوکلرید سدیم با غلظت یک درصد به‌مدت ۱۰ دقیقه ضدعفونی و در نهایت سه الی چهار مرتبه با آب مقطر شستشو داده شدند. بذرهای ضدعفونی شده سپس در سینی نشاء کشت و در ژرمیناتور قرار داده شدند. برای تلقیح با قارچ، نشاءهای تقریباً یکنواخت در مرحله دو برگی انتخاب و در محلول سوسپانسیون قارچ با غلظت $۱۰^{۵}$ × ۵ اسپور در میلی‌لیتر قرار داده شدند. در مرحله بعد، نشاءها به گلدان‌های حاوی مخلوط استریل ورمیکولیت و ماسه (به نسبت ۱:۱ حجمی) منتقل شدند. پس از انتقال، مجددا یک میلی‌لیتر از سوسپانسیون قارچ به اطراف ریشه هر گیاه در گلدان اضافه شد. یک هفته پس از تلقیح، نمونه‌برداری از ریشه‌های گیاهان انجام و درصد کلنیزاسیون (نسبت قطعات ریشه‌ای که در آنها اندام‌های قارچ مشاهده شده تقسیم به تعداد ریشه‌های مورد بررسی) محاسبه شد. در مرحله چهاربرگی (دو هفته پس از تلقیح با قارچ)، نیمی از گیاهان، از هر دو گروه تلقیح‌شده و تلقیح‌نشده، به صورت مکانیکی با ویروس مایه‌زنی شدند؛ نیمی دیگر از هر گروه به عنوان شاهد (بدون آلودگی با ویروس) در نظر گرفته شدند. مایه‌زنی مکانیکی شامل عصاره‌گیری برگ گیاهان گوجه‌فرنگی آلوده به ToMV در بافر فسفات پتاسیم ۰/۱ مولار با pH=۷ و پاشیدن پودر کاربوراندوم و مالیدن عصاره آلوده روی برگ‌ها بود. تمام تیمارها در شرایط گلخانه‌ای با دوره نوری ۱٤ ساعت روشنایی و ۱۰ ساعت تاریکی و دمای ۳ ± ۲٤ درجه سانتی‌گراد نگهداری شدند. پس از گذشت حدود دو هفته از مایه‌زنی، علائم آلودگی با ویروس بر روی گیاهان آلوده‌شده مشاهده شد. شش هفته بعد از تلقیح با قارچ *S. indica* و چهار هفته پس از مایه‌زنی نمونه‌برداری از گیاهان انجام و صفات مختلف شامل صفات رشدی و مورفولوژیک، رنگدانه‌های فتوسنتزی، شاخص‌های فیزیولوژیک، شاخص‌های تنش و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی سنجش شدند.

۲-۲. بررسی صفات مورفوفیزیولوژیکی و بیوشیمیایی

برای تعیین وزن تر و خشک اندام هوایی و ریشه، از هر تیمار سه گیاه به صورت تصادفی، انتخاب شدند. نمونه‌های برداشت

شده بلافاصله به آزمایشگاه منتقل و پس از ثبت وزن تر، به‌مدت ۷۲ ساعت در آون با دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد قرار داده شدند تا به طور کامل خشک شوند. سپس وزن خشک آن‌ها با استفاده از یک ترازوی دیجیتال با دقت ۰/۰۱ گرم اندازه‌گیری و ثبت شد. ارتفاع گیاهان نیز قبل از برداشت بوته‌ها، از سطح خاک تا انتهای بلندترین مریستم انتهایی و طول ریشه‌ها پس از برداشت بوته‌ها با استفاده از خط‌کش (با دقت میلی‌متر) اندازه‌گیری شد.

استخراج و سنجش رنگدانه‌های برگ (کلروفیل و کاروتنوئیدها) با استفاده از استون ۸۰ درصد انجام شد. غلظت کلروفیل a، کلروفیل b و کاروتنوئید با استفاده از اسپکتروفتومتر و در طول موج‌های ٦٦٣، ٦٤٥، ٥١٠ و ٤٨٠ نانومتر و با استفاده از فرمول‌های زیر تعیین شد (Arnon, 1949).

کلروفیل a (میلی‌گرم در گرم وزن تر) = $[(12.7 \times A_{663}) - (2.69 \times A_{645})] \times V / (1000 \times W)$

کلروفیل b (میلی‌گرم در گرم وزن تر) = $[(22.9 \times A_{645}) - (4.69 \times A_{663})] \times V / (1000 \times W)$

کاروتنوئید کل (میلی‌گرم در گرم وزن تر) = $[(7.6 \times A_{480}) - (14.9 \times A_{510})] \times V / (1000 \times W)$

برای اندازه‌گیری محتوای آب نسبی برگ (RWC)، ابتدا وزن تر (FW) نمونه‌ها بلافاصله پس از برداشت ثبت و سپس برگ‌ها به‌مدت ٢٤ ساعت در آب مقطر و در دمای ٤ درجه سانتی‌گراد قرار داده شدند تا وزن تورژسانس (TW) آنها تعیین گردد. در نهایت، نمونه‌ها در آون در دمای ۷۲ درجه سانتی‌گراد تا رسیدن به وزن ثابت خشک شدند و وزن خشک (DW) آنها اندازه‌گیری شد. محتوای نسبی آب با استفاده از رابطه RWC (%)=[(FW-DW)/(TW-DW)] × 100 اندازه‌گیری شد (Kirnak, 2001).

برای سنجش نشت الکترولیت ابتدا دیسک‌های برگی یکنواخت از برگ‌های کاملا توسعه‌یافته شستشو و سپس به لوله‌های حاوی آب مقطر منتقل شدند. نمونه‌ها به‌مدت ۳۰ دقیقه در شیکر با دور ٦٠ rpm قرار داده شده و مقدار هدایت الکتریکی آن با EC متر اندازه‌گیری شد (EC_1). سپس ظروف حاوی نمونه‌ها به‌مدت ۱۰ دقیقه در آب جوش قرار داده شد و پس از ۳۰ دقیقه تکان داده شدن مقدار هدایت الکتریکی آن سنجیده شد (EC_2). شاخص نشت الکترولیت از فرمول EL%=(EC_1/EC_2) × 100 محاسبه شد (Ershadi *et al.*, 2016). غلظت مالون دی آلدئید با استفاده از معرف تیوباربیتوریک اسید اندازه‌گیری شد. نیم گرم از بافت تازه گیاهی با پنج میلی‌لیتر محلول TCA ۲۰ درصد همگن و به‌مدت ۱۵ دقیقه در چهار درجه سانتی‌گراد با سرعت ۱۰۰۰۰ دور در دقیقه سانتریفیوژ گردید. یک میلی‌لیتر از فاز رویی با دو میلی‌لیتر محلول TBA ۰/۵ درصد مخلوط و ۳۰ دقیقه در حمام آب گرم قرار داده شد، سپس سریع سرد و دوباره ۱۰ دقیقه سانتریفیوژ شد. در پایان جذب نوری فاز شفاف در طول موج‌های ۵۳۲ و ٦٠٠ نانومتر اندازه‌گیری و غلظت MDA با استفاده از منحنی استاندارد محاسبه گردید (Wang *et al.*, 2009). برای اندازه‌گیری پراکسید هیدروژن، ۰/۱ گرم بافت تازه و سائیده شده برگ با پنج میلی‌لیتر از محلول تری کلرواستیک اسید (TCA) مخلوط و سپس با استفاده از کاغذ صافی فیلتر شد. در مرحله بعد، بافر یدید پتاسیم (اسیدیته ۷/۵) به این مخلوط اضافه و جذب آن در طول موج ۳۹۰ نانومتر با استفاده از اسپکتروفتومتر اندازه‌گیری شد (Velikova and Loreto, 2005).

برای اندازه‌گیری فنول کل، بافت برگ با اتانول کوبیده شده و سانتریفیوژ شد. محلول رونشین با کربنات سدیم و فولین ۱۰ درصد مخلوط و پس از طی شدن مدت زمان لازم، میزان جذب در طول موج ۷۲۵ نانومتر اندازه‌گیری شد؛ سپس با استفاده از نمودار استاندارد گالیک اسید، میزان فنول بر حسب میلی‌گرم بر وزن تر به دست آمد (Velioglu *et al.*, 1998). برای استخراج و اندازه‌گیری پروتئین کل، ۰/۵ گرم بافت پودر شده برگ با پنج میلی‌لیتر بافر استخراج (شامل تریس-HCl ۰/۰۵ مولار حاوی EDTA ۰/۱ مولار، PVPP یک درصد و آسکوربیک اسید پنج میلی‌مولار با pH=۷/۵) مخلوط شد. پس از همگن‌سازی، محلول به‌مدت ۲۵ دقیقه در در دمای چهار درجه سانتی‌گراد و سرعت ٦٠٠٠ دور سانتریفیوژ شد. برای سنجش پروتئین ۰/۱ میلی‌لیتر از نمونه با پنج میلی‌لیتر معرف برادفورد ترکیب و پس از ۲۰ دقیقه جذب نمونه‌ها در طول موج ۵۹۵ نانومتر اندازه‌گیری شد. غلظت نهایی پروتئین با استفاده از منحنی استاندارد آلبومین سرم گاوی (BSA) تعیین و برحسب میلی‌گرم پروتئین در هر گرم وزن تازه بافت گزارش شد (Bradford, 1976). برای اندازه‌گیری قندهای محلول کل

از روش Irigoyen و همکاران (۱۹۹۲) استفاده شد. ابتدا ۰/۵ گرم نمونه برگی با پنج میلی‌لیتر اتانول ۹۵ درصد آسیاب شد و این استخراج دو بار دیگر با اتانول ۷۰ درصد تکرار شد. پس از سانتریفیوژ، ۰/۱ میلی‌لیتر از عصاره با سه میلی‌لیتر معرف آنترون مخلوط و لوله‌ها به‌مدت ۱۰ دقیقه در حمام آب جوش قرار داده شدند. پس از خنک شدن، جذب نمونه‌ها در طول موج ٦٢٥ نانومتر با اسپکتروفتومتر اندازه‌گیری شد. برای سنجش پرولین از تولوئن استفاده شد. نیم گرم برگ تازه با ۱۰ میلی‌لیتر اسید سولفوسالیسیلیک سه درصد همگن و ۲۰ دقیقه با سرعت ٤٠٠٠ دور در دقیقه سانتریفیوژ شد. دو میلی‌لیتر از عصاره رویی با اسید استیک گلاسیال و معرف نین‌هیدرین مخلوط و به‌مدت ٦٠ دقیقه در حمام آب گرم قرار گرفته و سپس سرد شد. پس از افزودن تولوئن و ورتکس، فاز آلی جدا و جذب آن در ٥٢٠ نانومتر اندازه‌گیری گردید (Bates *et al.*, 1973).

برای سنجش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، ابتدا با افزودن بافر استخراج به نمونه‌ها، عصاره آنزیمی تهیه و از آن برای اندازه‌گیری هر یک از آنزیم‌ها استفاده شد. برای اندازه‌گیری فعالیت کاتالاز، ٥٠ میکرولیتر از عصاره گیاهی با بافر استخراج و EDTA مخلوط و با افزودن هیدروژن پراکسید واکنش آغاز شد؛ سپس تغییرات جذب در طول موج ٢٤٠ نانومتر ثبت شد (Bergmeyer, 1970). فعالیت پراکسیداز با اندازه‌گیری جذب در طول موج ٤٧٠ نانومتر تعیین شد (Hemeda and Kelin, 1990). فعالیت آسکوربات پراکسیداز نیز بر اساس کاهش جذب در طول موج ۲۹۰ نانومتر، که نشان‌دهنده اکسیداسیون و کاهش غلظت آسکوربات است، اندازه‌گیری شد (Nakano and Asada, 1981). تجزیه و تحلیل آماری داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار JMP 16 انجام شد. مقایسه میانگین‌ها با استفاده از آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال ٥ درصد انجام شد و در نهایت از نرم‌افزار Excel برای رسم نمودارها استفاده شد.

۳. نتایج

۳-۱. بررسی همزیستی، ارتفاع گیاه، وزن تر و خشک اندام هوایی، وزن تر و خشک ریشه و طول ریشه

بررسی میکروسکوپی ریشه‌ها نشان داد که مطابق با پژوهش‌های قبلی (Ghabooli and Kaboosi, 2022; Kaboosi *et al.*, 2023)، قارچ *S. indica* قادر به کلنیزاسیون ریشه گوجه‌فرنگی است (شکل ۱)؛ بطوریکه میزان کلنیزاسیون در آزمایش حاضر بیش از ۸۰ درصد بود، در حالیکه درصد کلنیزاسیون در گیاهان تلقیح‌نشده صفر می‌باشد.

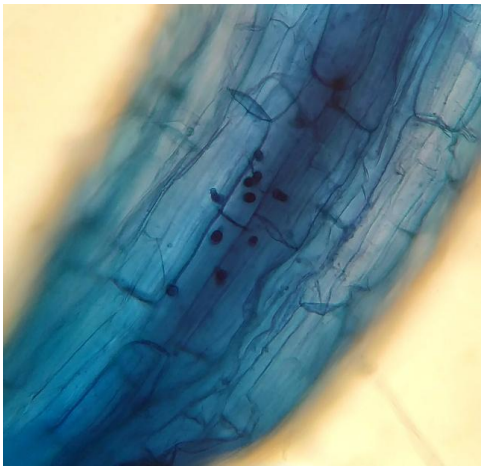


Fig. 1: Root of an inoculated tomato plant colonized by *S. indica*. Fungal spores in root cells are shown. Tomato root stained with trypan blue and visualized by light microscopy

نتایج جدول تجزیه واریانس برای صفت ارتفاع گیاه نشان داد که اثرات اصلی ویروس، قارچ و همچنین اثرات متقابل دوگانه ویروس × قارچ در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار است (جدول ۱). نتایج آنالیز مقایسه میانگین نشان داد که تیمار تلقیح‌شده در شرایط بدون آلودگی با ویروس بیشترین (۱۵/۵ سانتی‌متر) و تیمار تلقیح‌نشده در شرایط آلودگی با ویروس

کمترین ارتفاع (۱۱/۷ سانتی‌متر) را داشتند (شکل ۲). در مجموع، اگرچه آلودگی با ویروس تأثیر کاهشی بر ارتفاع گیاه داشت، با این حال تلقیح با قارچ توانست اثرات منفی آلودگی را کاهش دهد، به‌طوری که ارتفاع در گیاهان تلقیح شده بالاتر از گیاهان تلقیح‌نشده بود.

Table 1: Variance analysis of the effect of different virus and fungal treatments on the plant height, shoot fresh weight, shoot dry weight, root fresh weight, root dry weight, and root length of tomato plants

Source of variation	DF	Plant height	Shoot fresh weight	Shoot dry weight	Root fresh weight	Root dry weight	Root length
Virus (V)	1	28.80**	11.60**	0.07**	2.89**	0.15**	65.33**
Fungus (F)	1	9.80**	1.08ns	0.06**	0.52**	0.01**	6.75ns
F × V	1	6.05**	4.56*	0.01*	0.30*	0.0005ns	0.0001ns
Error	16	0.5563	0.4741	0.0012	0.0375	0.0003	1.7917

**: Significant at 1% probability level, *: Significant at 5% probability level, and ns: Not significant

نتایج جدول تجزیه واریانس برای صفت وزن تر اندام هوایی نیز نشان داد که اثر اصلی ویروس در سطح احتمال ۱ درصد و اثرات متقابل دوگانه ویروس × قارچ در سطح احتمال ۵ درصد معنی‌دار می‌باشد درحالی که اثر اصلی قارچ معنی‌دار نبود (جدول ۱). نتایج آنالیز مقایسه میانگین نشان داد که تیمار شاهد (بدون آلودگی با ویروس و تلقیح‌نشده) بیشترین (۶/۵ گرم) و تیمار تلقیح‌نشده در شرایط آلودگی با ویروس کمترین وزن تر اندام هوایی (۳/۳ گرم) را داشتند (شکل ۳-الف).

همچنین نتایج جدول تجزیه واریانس برای صفت وزن خشک اندام هوایی نشان داد که اثرات اصلی ویروس و قارچ در سطح احتمال ۱ درصد و اثر متقابل دوگانه ویروس × قارچ در سطح احتمال ۵ درصد معنی‌دار می‌باشد (جدول ۱). نتایج آنالیز مقایسه میانگین نشان داد که تیمار تلقیح شده با قارچ در شرایط نرمال (بدون آلودگی با ویروس) بیشترین وزن خشک را داشته است (۰/۵۲ گرم)، در حالیکه تیمار تلقیح‌نشده در شرایط آلودگی با ویروس کمترین وزن خشک (۰/۲۲ گرم) را نشان داد (شکل ۳-ب). در مجموع، اگرچه آلودگی با ویروس تأثیر کاهشی چشمگیری بر وزن تر و خشک اندام هوایی داشت، اما تلقیح با قارچ توانست بخشی از اثرات منفی ناشی از ویروس را جبران نماید، به‌طوری که در شرایط آلودگی ویروسی، گیاهان تلقیح شده با قارچ وزن تر و خشک بالاتری نسبت به گیاهان تلقیح‌نشده داشتند. تأثیر آلودگی با ویروس و تلقیح با قارچ *S. indica* بر رشد و زیست‌توده گیاهان گوجه‌فرنگی در شکل‌های ۴، ۵ و ۶ آورده شده است.

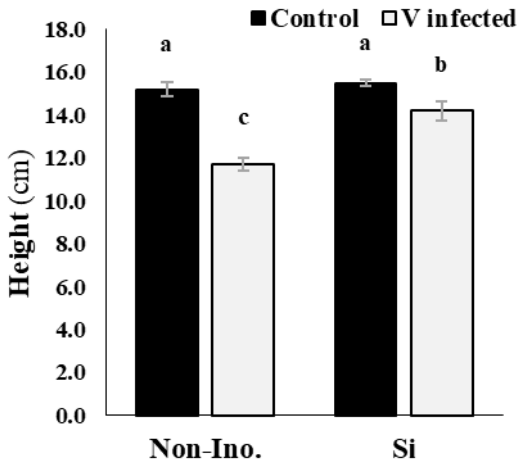


Fig. 2: Effect of different treatments of virus and fungus on tomato plant height. Values of mean of five replicates and means marked with at least one common letter do not have a significant difference from each other at the 5% probability level.

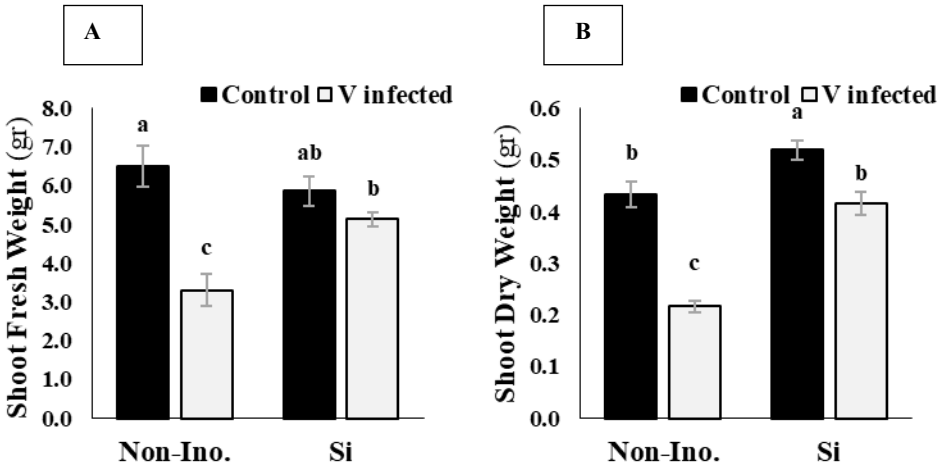


Fig. 3: Effect of different treatments of virus and fungus on (A) shoot fresh weight and (B) shoot dry weight of tomato. Values of mean of five replicates and means marked with at least one common letter do not have a significant difference from each other at the 5% probability level.

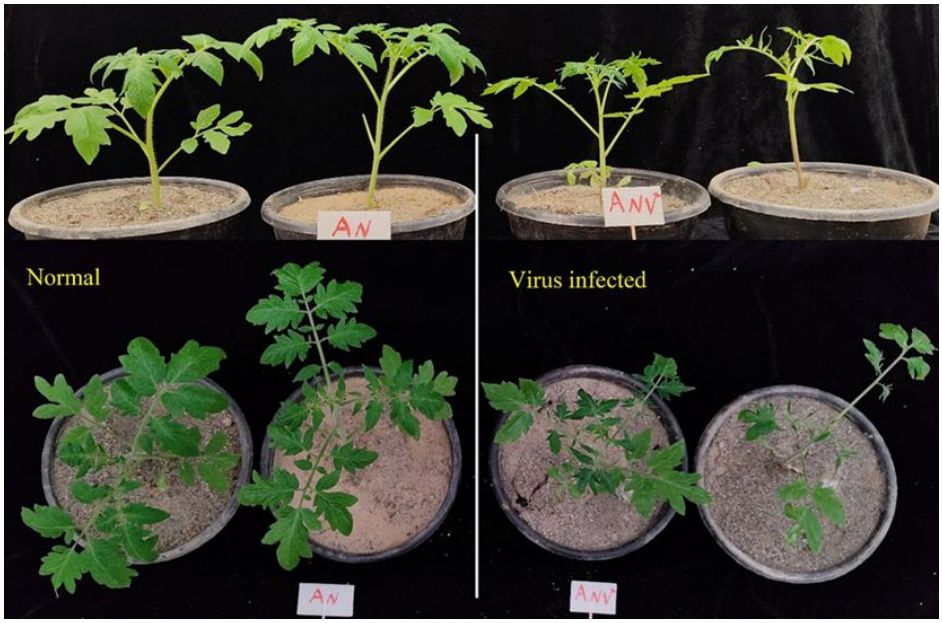


Fig. 4: Differences in growth and biomass between tomato plants infected with ToMV (right) and non-infected control plants (left)

نتایج تجزیه واریانس صفت وزن تر ریشه حاکی از معنی‌داری هر دو اثر اصلی ویروس و قارچ در سطح احتمال ۱ درصد و نیز معنی‌داری اثر متقابل آن‌ها در سطح ۵ درصد بود (جدول ۱). براساس نتایج مقایسه میانگین‌ها، بیشترین وزن تر ریشه در تیمار گیاهان تلقیح شده با قارچ بدون آلودگی با ویروس ثبت شد (دو گرم)، حال آن که کمترین مقدار این صفت (۰/٦ گرم) مربوط به گیاهان تلقیح‌نشده و آلوده به ویروس بود (شکل ۷). در مجموع، باوجود تأثیر کاهشی چشمگیر ویروس بر وزن تر ریشه، کاربرد قارچ توانست تا حد قابل‌توجهی شدت این اثر منفی را جبران کند.

نتایج جدول تجزیه واریانس در مورد وزن خشک ریشه نیز نشان داد که اثرات اصلی ویروس و قارچ در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار می‌باشد، اما اثرات متقابل دوگانه ویروس × قارچ بر این صفت معنی‌دار نمی‌باشد (جدول ۱). تأثیر کاهشی آلودگی با ویروس بر صفت وزن خشک ریشه در نتایج مقایسه میانگین مشاهده شد به این صورت که وزن خشک ریشه در

گیاهان آلوده نشده (نرمال) ۰/۳۲ گرم و در گیاهان آلوده شده با ویروس ۰/۰۹۳ گرم بود. همچنین نتایج مقایسه میانگین تیمارها نشان داد که تأثیر قارچ *S. indica* بر میزان وزن خشک ریشه گیاه افزایشی می‌باشد؛ به‌گونه‌ای‌که کمترین میزان وزن خشک ریشه در گیاهان تلقیح‌نشده با مقدار ۰/۱۷۲ گرم و بیشترین میزان آن در گیاه تلقیح شده به مقدار ۰/۲۴۲ گرم مشاهده شد.

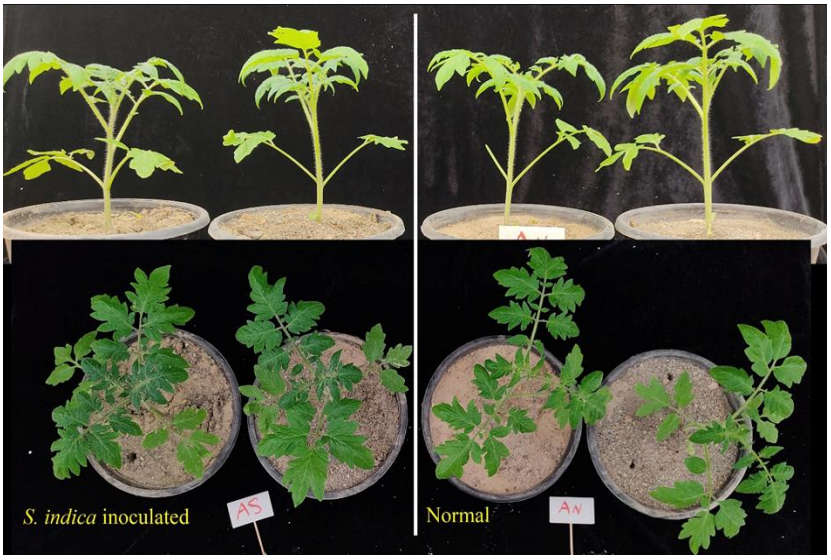


Fig. 5: Differences in growth and biomass between non-inoculated plants (right) and plants inoculated with *S. indica* (left) under non-infected conditions with ToMV virus

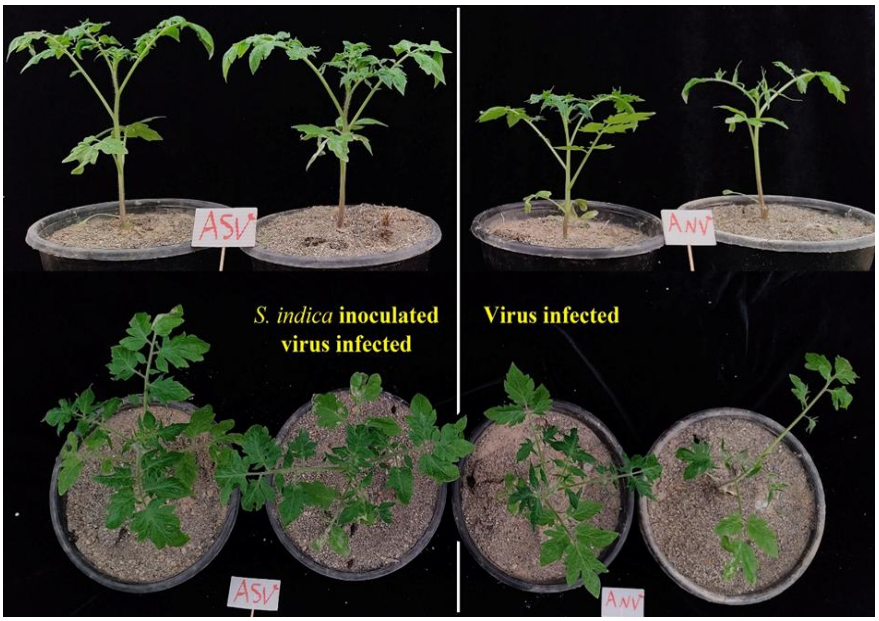


Fig. 6: Differences in growth and biomass between non-inoculated plants (right) and plants inoculated with *S. indica* (left) under ToMV infection conditions (40 days after fungal inoculation)

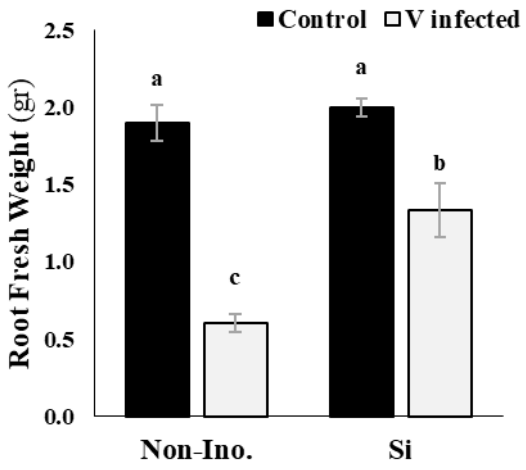


Fig. 7: Effect of different treatments of virus and fungus on root fresh weight of tomato plants. Values of mean of five replicates and means marked with at least one common letter do not have a significant difference from each other at the 5% probability level

نتایج جدول تجزیه واریانس برای صفت طول ریشه نشان داد که اثر اصلی ویروس در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار می‌باشد، اما اثر اصلی قارچ و اثر متقابل دوگانه ویروس × قارچ بر این صفت معنی‌دار نمی‌باشد (جدول ۱). تأثیر کاهشی آلودگی با ویروس بر صفت طول ریشه در نتایج مقایسه میانگین مشاهده شد، به‌طوری‌که طول ریشه در گیاهان آلوده نشده (نرمال) ۱۸/۲۵ سانتیمتر و در گیاهان آلوده شده با ویروس ۱۳/۵۸ سانتیمتر بود. شکل ۸ تأثیر تیمارهای مختلف بر طول و زیست‌توده ریشه گیاهان گوجه‌فرنگی را نشان می‌دهد.



Fig. 8. Differences in root growth between plants inoculated with *S. indica* and non-inoculated plants under ToMV infection and non-infection conditions (40 days after inoculation).
(1) Inoculated with fungus; (2) Non-inoculated; (3) Infected with virus; (4) Inoculated with fungus and infected with virus

۳-۲. رنگدانه‌های فتوسنتزی (محتوای کلروفیل و کاروتنوئید)

نتایج جدول تجزیه واریانس برای صفات کلروفیل a و b نشان داد که اثر اصلی قارچ در سطح احتمال ۵ درصد معنی‌دار می‌باشد، اما اثر اصلی ویروس و اثر متقابل دوگانه ویروس × قارچ بر این صفات معنی‌دار نمی‌باشد (جدول ۲). اثر افزایشی تلقیح با قارچ *S. indica* بر میزان کلروفیل a در نتایج مقایسه میانگین مشاهده شد، به‌طوری‌که بیشترین مقدار کلروفیل a در گیاهان تلقیح شده با قارچ (۱/۶۰ میلی‌گرم در گرم وزن تر) و کمترین آن در گیاهان تلقیح‌نشده (۱/۴۵ میلی‌گرم در گرم وزن تر) ثبت شد. از طرفی قارچ تأثیر مشابهی بر میزان کلروفیل b داشت؛ بطوریکه بیشترین مقدار کلروفیل b در گیاهان تلقیح شده با قارچ به مقدار ۱/۱۴ میلی‌گرم در گرم وزن تر و کمترین آن در گیاهان تلقیح‌نشده به میزان ۱/۰۵ میلی‌گرم در گرم وزن تر ثبت شد.

همچنین براساس نتایج تجزیه واریانس (جدول ۲) مشخص شد که اثر اصلی قارچ و همچنین اثر متقابل دوگانه ویروس × قارچ بر صفت کاروتنوئیدها در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار می‌باشد، در حالی که اثر اصلی ویروس فاقد معنی‌داری آماری بود. نتایج مقایسه میانگین نشان داد که بیشترین میزان کاروتنوئیدها (۸/۰۶ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) در گیاهان تلقیح شده با قارچ در شرایط نرمال (بدون آلودگی با ویروس) و کمترین میزان (۶/۴۴ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) در گیاهان تلقیح‌نشده و بدون آلودگی به ویروس مشاهده شد. در شرایط آلودگی با ویروس نیز تلقیح با قارچ توانست میزان کاروتنوئیدها را از ۷/۵۸ به ۷/۶۴ میلی‌گرم بر گرم وزن تر افزایش دهد (شکل ۹). اگرچه ویروس به تنهایی تأثیر معنی‌داری بر کاهش کاروتنوئیدها نداشت، اما حضور قارچ در هر دو شرایط (با و بدون ویروس) سبب افزایش این رنگدانه شد.

Table 2: Variance analysis of the effect of different virus and fungal treatments on the photosynthetic pigments of tomato plants

Source of variation	DF	Chl. a	Chl. b	Carotenoids	RWC
Virus (V)	1	0.009^{ns}	0.001^{ns}	0.382^{ns}	67.57^{**}
Fungus (F)	1	0.061^{*}	0.023^{*}	2.132^{**}	111.37^{**}
F × V	1	0.0001^{ns}	0.00002^{ns}	1.799^{**}	1.404^{ns}
Error	16	0.0106	0.004	0.119	5.65

**: Significant at 1% probability level, *: Significant at 5% probability level, and ns: Not significant

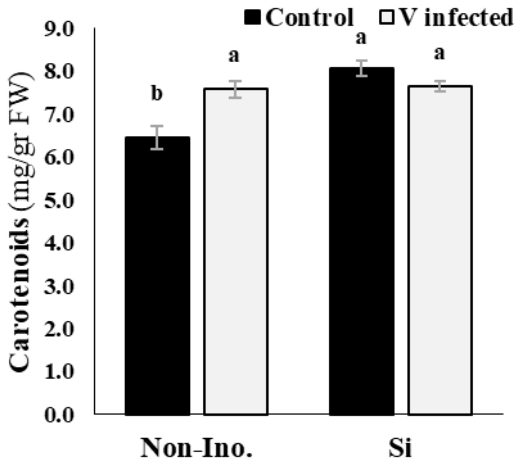


Fig. 9: Effect of different treatments of virus and fungus on carotenoids of tomato plants. Values of mean of five replicates and means marked with at least one common letter do not have a significant difference from each other at the 5% probability level

۳-۳. محتوای نسبی آب برگ (RWC)

نتایج جدول تجزیه واریانس در مورد محتوای نسبی آب برگ (RWC)، اثرات اصلی ویروس و قارچ در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار می‌باشد، اما اثرات متقابل دوگانه ویروس × قارچ بر این صفت معنی‌دار نیست (جدول ۲). تأثیر کاهشی آلودگی با ویروس بر محتوای نسبی آب برگ در نتایج مقایسه میانگین مشاهده شد به این صورت که این صفت در گیاهان آلوده نشده (شاهد) ۷۷/۰۹ درصد و در گیاهان آلوده شده با ویروس ۷۲/۳٤ درصد بود. همچنین نتایج مقایسه میانگین تیمارها نشان داد که تأثیر قارچ *S. indica* بر محتوای نسبی آب برگ گیاه افزایشی می‌باشد؛ به‌گونه‌ای که کمترین میزان این صفت در گیاهان تلقیح‌نشده با مقدار ۷۱/٦۷ درصد و بیشترین میزان آن در گیاه تلقیح شده به مقدار ۷۷/۷٦ درصد مشاهده شد.

۳-٤. نشت الکترولیتی (EC)، مالون‌دی‌آلدئید (MDA) و پراکسید هیدروژن (H_2O_2)

با توجه به جدول ۳، نتایج تجزیه واریانس برای صفت نشت الکترولیت نشان داد که اثر اصلی ویروس و قارچ به ترتیب در سطح احتمال ۱ و ۵ درصد معنی‌دار می‌باشد، اما اثر متقابل دوگانه ویروس × قارچ بر این صفت معنی‌دار نمی‌باشد. تأثیر افزایشی آلودگی با ویروس بر نشت الکترولیت در نتایج مقایسه میانگین مشاهده شد به این صورت که این صفت در گیاهان آلوده نشده (نرمال) ۲۷/٦۹ درصد و در گیاهان آلوده شده با ویروس ٤۹/۳٤ درصد بود. همچنین نتایج مقایسه میانگین تیمارها نشان داد که تأثیر قارچ بر نشت الکترولیتی گیاه کاهشی می‌باشد؛ به‌گونه‌ای که بیشترین میزان نشت الکترولیتی در گیاهان تلقیح‌نشده با مقدار ٤۱/۰٦ درصد و کمترین میزان آن در گیاه تلقیح شده به مقدار ۳۵/۹٦ درصد مشاهده شد.

نتایج جدول تجزیه واریانس برای صفت مالون‌دی‌آلدئید (MDA) نشان داد که اثر اصلی ویروس و اثر متقابل دوگانه ویروس × قارچ در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار می‌باشد، در حالی که اثر اصلی قارچ معنی‌دار نیست (جدول ۳). نتایج مقایسه میانگین نشان داد که بیشترین میزان مالون‌دی‌آلدئید (۳/۳۳ میکرومول بر گرم وزن تر) در گیاهان تلقیح‌نشده و آلوده به ویروس و کمترین میزان آن (۱/۰۰۳ میکرومول بر گرم وزن تر) در گیاهان تلقیح‌نشده و عاری از ویروس مشاهده شد. در شرایط آلودگی با ویروس، تلقیح با قارچ توانست میزان مالون‌دی‌آلدئید را از ۳/۳۳ به ۲/٦٦ میکرومول بر گرم وزن تر کاهش دهد. اگرچه ویروس باعث افزایش معنی‌دار پراکسیداسیون لیپیدهای غشایی شد، اما حضور قارچ در شرایط آلودگی، توانست این اثر منفی را تعدیل و از شدت آسیب اکسیداتیو بکاهد (شکل ۱۰-الف).

همچنین برای صفت پراکسید هیدروژن (H_2O_2) نتایج جدول تجزیه واریانس نشان داد که اثرات اصلی ویروس، قارچ و همچنین اثر متقابل دوگانه ویروس × قارچ بر این صفت در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار می‌باشد (جدول ۳). نتایج مقایسه میانگین نشان داد که بیشترین میزان پراکسید هیدروژن (۰/۵۸ میکرومول بر گرم وزن تر) در گیاهان تلقیح‌نشده و آلوده به ویروس و کمترین میزان آن (۰/٤۱ میکرومول بر گرم وزن تر) در گیاهان تلقیح‌نشده و عاری از ویروس مشاهده شد. در شرایط آلودگی با ویروس، تلقیح با قارچ توانست میزان پراکسید هیدروژن را از ۰/۵۸ به ۰/٤۸ میکرومول بر گرم وزن تر کاهش داده و اثر منفی ویروس را تعدیل نماید کند (شکل ۱۰-ب).

Table 3: Variance analysis of the effect of different virus and fungal treatments on EC, MDA, H_2O_2, total phenol, protein, sugars and proline of tomato plants.

Source of variation	DF	EC	MDA	H_2O_2	Phenol	Protein	Sugars	Proline
Virus (V)	1	1405.75**	9.063**	0.0403**	0.0202**	0.508**	89.48**	0.0033**
Fungus (F)	1	77.96*	0.0208^{ns}	0.0047**	0.0315**	0.180**	1135.51**	0.0116**
F × V	1	10.67^{ns}	1.035**	0.0098**	0.0023**	0.0013^{ns}	363.50**	0.371**
Error	16	9.61	0.065	0.00002	0.0001	0.0014	5.44	0.00005

**: Significant at 1% probability level, *: Significant at 5% probability level, and ns: Not significant.

۳-۵. فنول کل، پروتئین کل، قندهای محلول و پرولین

نتایج جدول تجزیه واریانس برای صفت فنول کل نشان داد که اثرات اصلی ویروس، قارچ و همچنین اثر متقابل دوگانه ویروس × قارچ بر این صفت در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار می‌باشد (جدول ۳). نتایج مقایسه میانگین نشان داد که بیشترین میزان فنول کل (۰/۳۶ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) در گیاهان تلقیح شده با قارچ و آلوده به ویروس و کمترین میزان آن (۰/۱۸ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) در گیاهان تلقیح‌نشده و عاری از ویروس مشاهده شد. در شرایط آلودگی با ویروس، تلقیح با قارچ توانست میزان فنول کل را از ۰/۲۹ به ۰/۳۶ میلی‌گرم بر گرم وزن تر افزایش دهد. اگرچه ویروس به تنهایی باعث افزایش معنی‌دار فنول کل شد، اما حضور قارچ *S. indica* در هر دو شرایط (با و بدون ویروس) سبب افزایش بیشتر این ترکیب دفاعی شد که نشان‌دهنده نقش مؤثر قارچ در تحریک مسیرهای بیوسنتز ترکیبات فنولی و تقویت سیستم دفاعی گیاه است (شکل ۱۱).

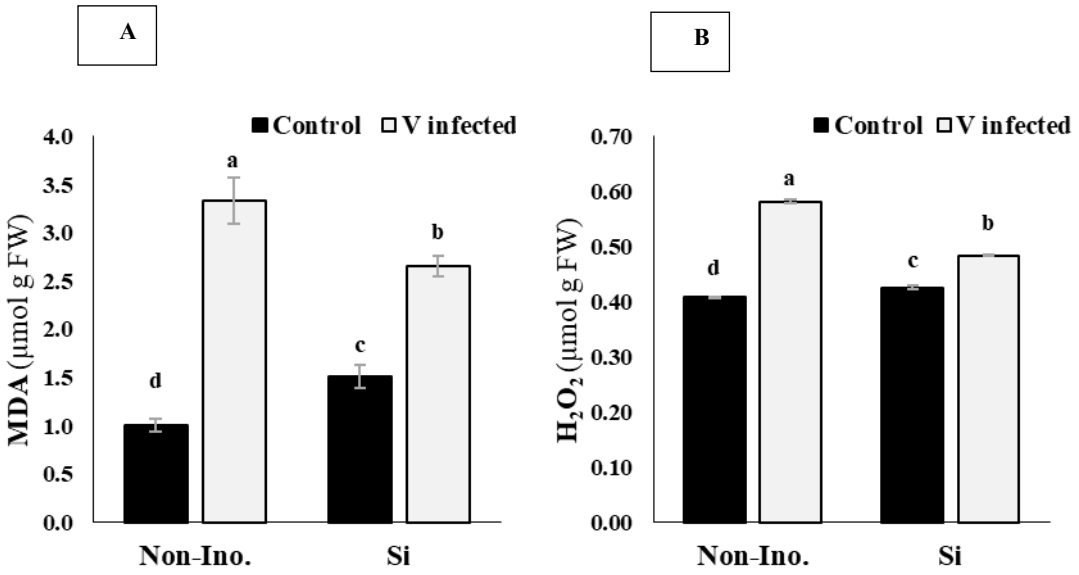


Fig. 10: Effect of different treatments of virus and fungus on (A) MDA and (B) H_2O_2 content of tomato. Values of mean of five replicates and means marked with at least one common letter do not have a significant difference from each other at the 5% probability level

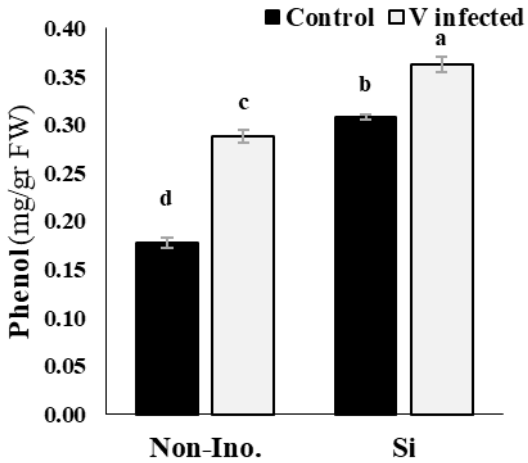


Fig. 11: Effect of different treatments of virus and fungus on phenol content of tomato plants. Values of mean of five replicates and means marked with at least one common letter do not have a significant difference from each other at the 5% probability level

.

نتایج جدول تجزیه واریانس برای صفت پروتئین کل نشان دهنده معنی‌دار شدن اثرات اصلی ویروس و قارچ در سطح احتمال ۱ درصد است، اما اثر متقابل دوگانه ویروس × قارچ بر این صفت معنی‌دار نمی‌باشد (جدول ۳). تأثیر افزایشی آلودگی با ویروس بر میزان پروتئین کل در نتایج مقایسه میانگین مشاهده شد به این صورت که این صفت در گیاهان آلوده نشده (نرمال) ۰/۴۲ میلی‌گرم بر گرم وزن تر و در گیاهان آلوده شده با ویروس ۰/۸۳ میلی‌گرم بر گرم وزن تر بود. همچنین نتایج مقایسه میانگین تیمارها نشان داد که تأثیر تلقیح با قارچ *S. indica*، میزان پروتئین کل گیاه افزایش می‌یابد؛ به‌گونه‌ای‌که کمترین میزان پروتئین کل در گیاهان تلقیح‌نشده با مقدار ۰/۵۰ میلی‌گرم بر گرم وزن تر و بیشترین میزان آن در گیاه تلقیح شده به مقدار ۰/۷۵ میلی‌گرم بر گرم وزن تر مشاهده شد.

همانطور که در جدول ۳ گزارش شده است، نتایج تجزیه واریانس برای صفت قندهای محلول نشان داد که اثرات اصلی ویروس، قارچ و همچنین اثر متقابل دوگانه ویروس × قارچ بر این صفت در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار می‌باشد. نتایج مقایسه میانگین نشان داد که بیشترین میزان قندهای محلول (۶۳/۵ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) در گیاهان تلقیح شده با قارچ و عاری از ویروس و کمترین میزان آن (۳۳/۱ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) در گیاهان تلقیح‌نشده و عاری از ویروس مشاهده شد. در شرایط آلودگی با ویروس، تلقیح با قارچ توانست میزان قندهای محلول را از ۳۸/۶ به ۴۷/۱ میلی‌گرم بر گرم وزن تر افزایش دهد. اگرچه آلودگی با ویروس به تنهایی در گیاهان تلقیح‌نشده باعث افزایش قندهای محلول شد، اما حضور قارچ *S. indica* در هر دو شرایط (با و بدون ویروس) سبب افزایش بیشتر این ترکیبات شد که می‌تواند به نقش این قارچ در بهبود تنظیم اسمزی و تأمین انرژی مورد نیاز برای پاسخ‌های دفاعی گیاه مرتبط باشد (شکل ۱۲-الف).

نتایج تجزیه واریانس برای صفت پرولین نشان داد که اثرات اصلی ویروس، قارچ و همچنین اثر متقابل دوگانه ویروس × قارچ بر این صفت در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار است (جدول ۳). نتایج مقایسه میانگین نشان داد که بیشترین میزان پرولین (۰/۲۳ میکرومول بر گرم وزن تر) در گیاهان تلقیح شده با قارچ و عاری از ویروس و کمترین میزان آن (۰/۰۵ میکرومول بر گرم وزن تر) در گیاهان تلقیح‌نشده و عاری از ویروس مشاهده شد. در شرایط آلودگی با ویروس، تلقیح با قارچ توانست میزان پرولین را از ۰/۱۳ به ۰/۰۸ میکرومول بر گرم وزن تر کاهش دهد. آلودگی با ویروس به تنهایی در گیاهان تلقیح‌نشده باعث افزایش معنی‌دار پرولین شد (شکل ۱۲-ب).

۳-۶. آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان

نتایج جدول تجزیه واریانس برای صفت فعالیت آنزیم کاتالاز (CAT) نشان داد که اثر اصلی قارچ و اثر متقابل دوگانه ویروس × قارچ در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار می‌باشد، در حالی که اثر اصلی ویروس فاقد معنی‌داری آماری بود (جدول ٤). نتایج مقایسه میانگین نشان داد که بیشترین فعالیت آنزیم کاتالاز (۰/۰۱۹۹ واحد بر میلی‌گرم پروتئین) در گیاهان تلقیح شده با قارچ و آلوده به ویروس و کمترین میزان آن (۰/۰۱۰۹ واحد بر میلی‌گرم پروتئین) در گیاهان تلقیح‌نشده و آلوده به ویروس مشاهده شد. در شرایط بدون آلودگی ویروسی، تفاوت معنی‌داری بین گیاهان تلقیح شده و تلقیح‌نشده از نظر فعالیت کاتالاز وجود نداشت. اگرچه ویروس به تنهایی تأثیر معنی‌داری بر فعالیت این آنزیم نداشت، اما حضور قارچ *S. indica* در شرایط آلودگی، توانست فعالیت کاتالاز را به‌طور چشمگیری افزایش داده و از این طریق در کاهش تنش اکسیداتیو ناشی از آلودگی ویروسی مؤثر واقع شود (شکل ۱۳-الف).

همچنین نتایج جدول تجزیه واریانس برای صفت فعالیت آنزیم پراکسیداز (POD) نشان داد که اثر اصلی قارچ و اثر متقابل دوگانه ویروس × قارچ در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار است، در حالی که اثر اصلی ویروس فاقد معنی‌داری آماری بود (جدول ٤). نتایج مقایسه میانگین نشان داد که بیشترین فعالیت آنزیم پراکسیداز (۰/۰۵۲ واحد بر میلی‌گرم پروتئین) در گیاهان تلقیح شده با قارچ و عاری از ویروس و کمترین میزان آن (۰/۰۳٦ واحد بر میلی‌گرم پروتئین) در گیاهان تلقیح‌نشده و عاری از ویروس مشاهده شد. در شرایط آلودگی با ویروس، تلقیح با قارچ توانست فعالیت پراکسیداز را از ۰/۰٤٦ به ۰/۰٤۲ واحد بر میلی‌گرم پروتئین کاهش دهد. اگرچه ویروس به تنهایی تأثیر معنی‌داری بر فعالیت این آنزیم نداشت، اما حضور قارچ در شرایط بدون ویروس موجب

افزایش فعالیت پراکسیداز شد، در حالی که در شرایط آلودگی ویروسی، کاهش جزئی در فعالیت این آنزیم مشاهده شد که می‌تواند ناشی از تغییر مسیرهای دفاعی و تعدیل تنش اکسیداتیو توسط قارچ باشد (شکل ۱۳-ب). مطابق با نتایج جدول تجزیه واریانس اثرات اصلی و متقابل ویروس و قارچ بر آنزیم آسکوربات پراکسیداز (APX) معنی‌دار نیست.

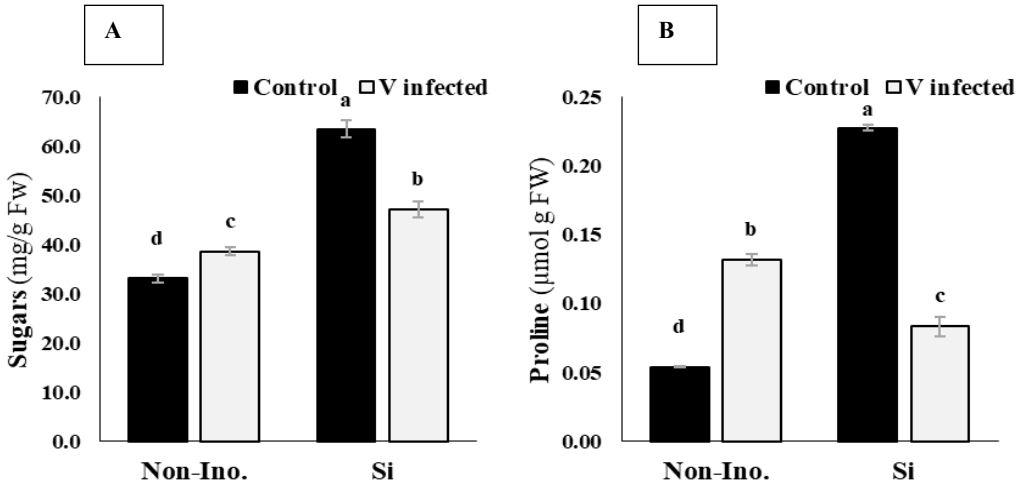


Fig. 12: Effect of different treatments of virus and fungus on (A) sugars and (B) proline content of tomato. Values of mean of five replicates and means marked with at least one common letter do not have a significant difference from each other at the 5% probability level

Table 4: Variance analysis of the effect of different virus and fungal treatments on the antioxidant enzymes of tomato plants

Source of variation	DF	CAT	POD	APX
Virus (V)	1	0.000007^{ns}	0.0000002^{ns}	0.0368^{ns}
Fungus (F)	1	0.00006^{**}	0.0001^{**}	0.2253^{ns}
F × V	1	0.00006^{**}	0.00028^{**}	0.1781^{ns}
Error	16	0.000001	0.000004	0.0567

**: Significant at 1% probability level, *: Significant at 5% probability level, and ns: Not significant

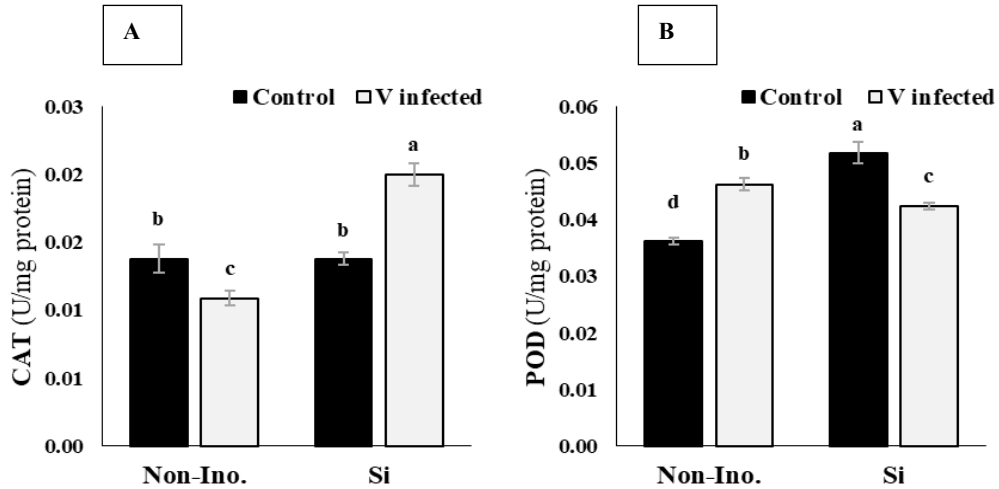


Fig. 13: Effect of different treatments of virus and fungus on (A) catalase and (B) peroxidase activity of tomato. Values of mean of five replicates and means marked with at least one common letter do not have a significant difference from each other at the 5% probability level.

٤. بحث

ویروس موزاییک گوجه‌فرنگی (ToMV) به‌عنوان یک عامل محدودکننده کشت گوجه‌فرنگی از طریق اختلال در فرآیندهای فیزیولوژیک مانند فتوسنتز و توزیع کربوهیدرات‌ها، منجر به کوتولگی، کاهش زیست‌توده و خسارت اقتصادی می‌شود. نتایج حاضر مبنی بر کاهش معنی‌دار صفات رشدی ازجمله وزن تر و خشک اندام هوایی و ریشه در گیاهان آلوده به ویروس، تأییدی بر پژوهش‌های پیشین درباره تأثیر منفی این ویروس می‌باشد (Almasi *et al*., 2025; Huseynova et al., 2018; Sedaghatian *et al*., 2024; Sofy *et al*., 2021). در مقابل، تلقیح با قارچ اندوفیت *S. indica* سبب کاهش اثرات ویروس و افزایش معنی‌دار این صفات در مقایسه با گیاهان تلقیح‌نشده گردید. مطالعات مختلف نشان می‌دهد این قارچ سبب افزایش تحمل به تنش‌های زیستی و غیر زیستی مختلف می‌شود (Chandran *et al*., 2021; Mehri *et al*., 2023; Ghabooli *et al*., 2020). هرچند در پژوهش‌های زیادی تأثیر این قارچ بر تحمل به تنش‌های غیرزیستی مطالعه شده است، اما تعداد پژوهش‌هایی که به بررسی نقش این قارچ در مقابله با تنش‌های زیستی پرداخته‌اند، بسیار کمتر است؛ برای مثال، نتایج مطالعه Fakhro و همکاران (۲۰۱۰) نشان داده است که هم‌زیستی با این قارچ باعث کاهش ۳۰ درصدی در شدت علائم پژمردگی ورتیسیلیومی ناشی از قارچ بیماری‌زای *Verticillium dahliae* می‌شود، که نشان‌دهنده توانایی آن در القای مقاومت در گیاه میزبان است. در مورد تأثیر این قارچ بر تحمل یا مقاومت به ویروس‌ها گزارش‌های بسیار کمتری منتشر شده است. در یک پژوهش، کاربرد قارچ اندوفیت *S. indica* در ارقام حساس و مقاوم گوجه‌فرنگی نسبت به ویروس پیچ خوردگی برگ زرد گوجه‌فرنگی (*Tomato yellow leaf curl virus*, TYLCV) منجر به تحریک رشد ریشه، افزایش معنادار زیست‌توده‌ی گیاهی و بهبود عملکرد به‌ویژه در ارقام حساس شد. علاوه بر این، قارچ با القای بیان پروتئین‌های مرتبط با بیماری‌زایی، مقاومت سیستمیک را در گیاه میزبان تقویت کرده و سبب کاهش علائم و شدت بیماری در شرایط آلودگی با ویروس شد. همچنین نتایج نشان داده است هم‌زیستی با قارچ *S. indica* در مدیریت ویروس موثر است و سبب بهبود معنی‌دار شاخص‌های رشدی و تسریع در گلدهی و افزایش عملکرد می‌شود (Saru, 2021). در پژوهش دیگری، نتایج نشان داد که هم‌زیستی با این قارچ *S. indica* موجب کاهش علائم بیماری ویروس موزاییک لوبیا چشم بلبلی (*Blackeye cowpea mosaic virus*) و افزایش زیست‌توده اندام هوایی و ریشه گیاه می‌شود (Chandran *et al*., 2021). این قارچ توسعه رویشی گیاه را از نظر ارتفاع، تعداد برگ، رشد ساقه و ریشه، وزن تر، وزن خشک و همچنین سنتز رنگدانه‌های فتوسنتزی و هورمون‌ها تقویت می‌کند و با تحریک جذب و کارایی عناصر غذایی منجر به بهبود رشد و افزایش عملکرد گیاه می‌شود (Su *et al*., 2017; Murphy *et al*., 2014; Ghabooli *et al*., 2020). این قارچ همچنین با افزایش سطح و دخالت در انتقال پیام از طریق هورمون‌های کلیدی مانند اکسین، جیبرلین و سیتوکینین، توسعه ریشه و ساقه را تحریک کرده و سبب رشد بهتر ریشه و افزایش زیست‌توده می‌شود (Xu *et al*., 2018; Lee *et al*., 2011; Pan *et al*., 2017).

نتایج پژوهش حاضر نشان داد که تلقیح با قارچ اندوفیت *S. indica* نقش مؤثری در بهبود وضعیت رنگدانه‌های گیاه گوجه‌فرنگی ایفا می‌کند. اگرچه آلودگی با ویروس ToMV تأثیر معنی‌داری بر میزان کلروفیل a و b نداشت، اما اثر قارچ بر میزان کلروفیل معنی‌دار بود و سبب افزایش این رنگدانه‌ها در گیاهان شد. در مورد کاروتنوئیدها، نیز تلقیح با قارچ هم در شرایط بدون آلودگی و هم در شرایط آلودگی ویروسی توانست سطح کاروتنوئیدها را افزایش دهد. افزایش محتوای کلروفیل و سایر رنگدانه‌های فتوسنتزی در گیاهان تلقیح شده با قارچ اندوفیت *S. indica* نتیجه مجموعه‌ای از سازوکارهای تغذیه‌ای (بهبود جذب عناصر کلیدی مانند نیتروژن، منیزیم، فسفر و آهن)، هورمونی (تنظیم سطوح هورمون‌هایی نظیر اکسین، جیبرلین و سیتوکینین) و مولکولی (تنظیم بیان ژن‌های انتقال‌دهنده عناصر مانند ژن‌های مرتبط با جذب فسفر و آهن و نیز تحریک متابولیسم نیتروژن به واسطه افزایش بیان آنزیم نیترات ردوکتاز) است (Wan *et al*., 2024; Saleem *et al*., 2022; Batool *et al*., 2025). از سوی دیگر، هم‌زیستی با قارچ از طریق فعال‌سازی سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی و کاهش شاخص‌های پراکسیداسیون غشاء به پایداری رنگدانه‌ها کمک می‌کند. این حفاظت از ساختارهای کلروپلاستی، به ویژه در

شرایط تنش، منجر به حفظ سطوح بالاتری از کلروفیل‌ها و کاروتنوئیدها می‌شود (Lin *et al*., 2025). بنابراین، افزایش مشاهده شده در مقادیر رنگدانه‌ها در پژوهش حاضر را می‌توان نتیجه تلفیقی از بهبود تغذیه‌ای، حفاظت آنتی‌اکسیدانی و تحریک مستقیم مسیرهای بیوسنتزی رنگدانه‌ها توسط قارچ *S. indica* دانست که با نتایج پژوهش‌های پیشین تطابق دارد (Batool *et al*., 2025; Kaboosi *et al*., 2023).

نتایج پژوهش حاضر نشان داد که آلودگی با ویروس ToMVموجب کاهش معنی‌دار محتوای نسبی آب برگ (RWC) و افزایش چشمگیر نشت الکترولیت (EC)، مالوندی‌آلدئید (MDA) و پراکسید هیدروژن (H_2O_2) شد. با مطالعات دیگر مشخص شده است که آلودگی گیاه گوجه‌فرنگی با ToMV منجر به القای تنش اکسیداتیو سیستمیک در برگ‌های گیاه می‌شود. در این وضعیت، تولید گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) مانند پراکسید هیدروژن (H_2O_2) و آنیون سوپراکسید (O_2^-) به‌طور قابل‌توجه افزایش می‌یابد که این افزایش، بخشی از پاسخ دفاعی اولیه گیاه به حمله ویروسی بوده و در القای مقاومت و مرگ سلولی برنامه‌ریزی‌شده نقش دارد. افزایش گونه‌های فعال اکسیژن منجر به پراکسیداسیون لیپیدهای غشایی می‌شود که محصول ثانویه آن، مالوندی‌آلدئید است که به‌عنوان شاخصی از تخریب غشاهای سلولی عمل می‌کند. این اختلالات غشایی به‌طور مستقیم با افزایش نشت الکترولیت‌ها همراه است؛ در نتیجه، ظرفیت سلول برای حفظ آب کاهش یافته و محتوای نسبی آب برگ به‌عنوان شاخصی از تنش فیزیولوژیک گسترده‌تر، افت می‌کند. چنین افزایش معناداری در سطوح پراکسید هیدروژن، آنیون سوپراکسید و مالوندی‌آلدئید تحت آلودگی ویروس موزاییک گوجه‌فرنگی، نمایانگر اختلالات شدید در فرآیندهای فیزیولوژیک و ساختارهای سلولی است که در نهایت با کاهش عملکرد فتوسنتزی و شاخص‌های رشد گیاه همراه می‌شود (Soosaar *et al*., 2005; Torres *et al*., 2006; Sofy *et al*., 2021). نتایج پژوهش حاضر نشان داد که تلقیح گیاهان گوجه‌فرنگی با قارچ *S. indica* در شرایط آلودگی به ToMV منجر به بهبود معنی‌دار شاخص‌های فیزیولوژیک مرتبط با تنش اکسیداتیو شد؛ به‌گونه‌ای‌که گیاهان تلقیح شده در مقایسه با گیاهان شاهد آلوده، افزایش محتوای نسبی آب برگ و کاهش چشمگیر نشت الکترولیتی، مالوندی‌آلدئید پراکسید هیدروژن را نشان دادند. این یافته‌ها نشان دهنده آن است که قارچ با کاهش آسیب‌های اکسیداتیو ناشی از ویروس نقش مؤثری در حفظ یکپارچگی غشاها و بهبود تحمل گیاه به تنش ناشی از ویروس ایفا می‌کند. احتمالا قارچ اندوفیت *S. indica* از طریق چندین مکانیسم می‌تواند مقاومت گیاهان را در برابر بیماری‌های ویروسی افزایش دهد. یکی از مهم‌ترین این مکانیسم‌ها، تقویت سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی گیاه است. کلونیزاسیون ریشه توسط این قارچ منجر به افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی می‌شود که نقش کلیدی در زدودن رادیکال‌های آزاد اکسیژن (ROS) دارند. این افزایش فعالیت آنزیمی با کاهش سطح پراکسید هیدروژن و مالوندی‌آلدئید در گیاهان کلونیزه شده همراه بوده و از پراکسیداسیون لیپیدهای غشایی و تخریب غشاهای سلولی جلوگیری می‌کند. در نتیجه، یکپارچگی سیستم غشایی حفظ شده و گیاه در برابر آسیب‌های اکسیداتیو ناشی از آلودگی ویروسی مقاومت بیشتری از خود نشان می‌دهد. در گیاهان مایه‌زنی‌شده با *S. indica* و آلوده به ویروس، کاهش جزئی فعالیت پراکسیداز می‌تواند نشان‌دهنده این باشد که قارچ با کاهش نیاز گیاه به یک پاسخ اکسیداتیو شدید، تنش را تعدیل کرده است. در واقع، *S. indica* معمولاً با تنظیم سامانه آنتی‌اکسیدانی، کاهش تجمع ROS و حفظ هموستازی اکسیداسیون-کاهش، فشار تنش را کم می‌کند. بنابراین وقتی شدت تنش کمتر می‌شود، گیاه دیگر مجبور نیست پراکسیداز را در سطح بالایی نگه دارد. این تفسیر با گزارش‌هایی سازگار است که نشان می‌دهند همزیستی با *S. indica* می‌تواند فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی را در بافت‌های آلوده یا تحت تنش به‌گونه‌ای تنظیم کند که دفاع مؤثرتر و کم‌هزینه‌تری ایجاد شود، نه لزوماً یک افزایش یکنواخت در همه آنزیم‌ها. به‌عبارت دیگر، قارچ با تقویت ظرفیت پاکسازی ROS و کمک به پایداری غشاها، پراکسیداسیون لیپیدی و آسیب اکسیداتیو را کاهش می‌دهد و در نتیجه نیاز به القای شدید پراکسیداز کمتر می‌شود (Kumar *et al*., 2009; Sun *et al*, 2010). علاوه بر این، قارچ *S. indica* با القای بیان مجموعه وسیعی از ژن‌های مرتبط با دفاع، شبکه ایمنی گیاه را فعال می‌کند. این القای ژنی شامل افزایش بیان پروتئین‌های مرتبط با بیماری‌زایی (PR) از جمله PR1،

PR2 و PR3 می‌باشد که نقش کلیدی در ایجاد مقاومت به طیف گسترده‌ای از عوامل بیماری‌زا دارند. همچنین مطابق با نتایج ما کلونیزاسیون ریشه توسط *S. indica* منجر به افزایش معنی‌دار حجم ریشه، طول ریشه و سطح ویژه ریشه می‌شود. این افزایش سطح تماس ریشه با محیط، کارایی جذب آب و عناصر غذایی را به طور چشمگیری بالا می‌برد. مطالعات متعدد نشان داده‌اند که گیاهان تلقیح‌شده در مقایسه با گیاهان شاهد، حجم ریشه بیشتری دارند که این امر نقش مستقیمی در بهبود محتوای نسبی آب برگ از طریق افزایش سطح جذب آب و عناصر غذایی ایفا می‌کند (Li *et al*., 2023; Kaboosi *et al*., 2023). علاوه بر این، قارچ با افزایش تجمع اسمولیت‌های سازگار نظیر پرولین و کربوهیدرات‌ها و نیز بهبود جذب عناصر غذایی مهمی مانند پتاسیم و فسفر، به حفظ پایداری غشاها، تنظیم اسمزی و در نتیجه کاهش نشت الکترولیت‌ها کمک می‌کند. به این ترتیب، مجموعه این مکانیسم‌های هم‌افزا موجب کاهش آسیب‌های اکسیداتیو و بهبود تحمل گیاه در شرایط تنش می‌شود.

به‌طورکلی نتایج حاصل از ارزیابی صفات بیوشیمیایی مرتبط با مکانیسم دفاعی و تنظیم اسمزی در گیاه گوجه‌فرنگی نشان داد که آلودگی با ویروس ToMV موجب تحریک سیستم دفاعی گیاه شده و به‌طور معنی‌داری میزان ترکیبات فنولی، پروتئین کل، قندهای محلول و پرولین را در گیاهان تلقیح‌نشده افزایش داد که این امر بیانگر فعال‌سازی مسیرهای دفاعی و پاسخ به تنش ناشی از آلودگی ویروسی است. با این حال، تلقیح با قارچ اندوفیت *S. indica* این پاسخ‌ها را تعدیل و یا بهبود بخشید. افزایش قندهای محلول و پرولین از پاسخ‌های رایج گیاه به تنش‌های زیستی، از جمله آلودگی‌های ویروسی، محسوب می‌شود که عمدتاً بازتابی از اختلال در تعادل متابولیکی و القای وضعیت تنش است. همان‌طور که گزارش شده است، آلودگی ویروسی می‌تواند از طریق ایجاد تغییر در روابط منبع–چاه (source–sink)، منجر به تجمع قندهای محلول در بافت‌های آلوده شود؛ این قندها هم به‌عنوان منبع انرژی برای تکثیر ویروس و هم به‌عنوان مولکول‌های سیگنال‌دهنده در پاسخ‌های دفاعی عمل می‌کنند، اما این وضعیت معمولاً با کاهش فتوسنتز و رشد همراه است (Pazarlar *et al*., 2013; Atkinson and Urwin, 2012; Jiang *et al*., 2025). به‌طور مشابه، تجمع پرولین نیز به‌عنوان یک شاخص تنش، در شرایط تنش اکسیداتیو و اختلالات فیزیولوژیک افزایش می‌یابد. در این چارچوب، کاهش قندهای محلول و پرولین در گیاهان آلوده به ویروس در حضور قارچ *S. indica* را می‌توان به بهبود وضعیت فیزیولوژیک گیاه و کاهش شدت تنش نسبت داد. به‌عبارت دیگر، همزیستی با این قارچ احتمالاً با حفظ کارایی فتوسنتز، تعدیل بازتوزیع کربوهیدرات‌ها و کاهش نیاز به پاسخ‌های تنشی پرهزینه، از تجمع بیش‌ازحد قندها و اسمولیت‌هایی مانند پرولین جلوگیری کرده است. این الگو با مطالعات مربوط به القای مقاومت و پرایمینگ سازگار است، که نشان می‌دهند در شرایط بهبودیافته و با کاهش بار تنش، گیاهان تمایل کمتری به انباشت ترکیبات مرتبط با تنش دارند و به‌جای آن، متابولیسم خود را به سمت رشد و عملکرد متعادل‌تر هدایت می‌کنند (Llorens *et al*., 2016; Scalschi *et al*., 2013). بنابراین، کاهش قندهای محلول و پرولین در حضور *S. indica* نه نشانه تضعیف پاسخ دفاعی، بلکه بیانگر کارایی بیشتر گیاه در مدیریت تنش ویروسی و حفظ همئوستازی متابولیک است. افزایش پروتئین کل تحت تأثیر مستقل ویروس و قارچ نیز نشان‌دهنده افزایش فعالیت متابولیکی و سنتز پروتئین‌های دفاعی در پاسخ به هر دو عامل است. همچنین پژوهش‌های پیشین نشان داده‌اند که در بیشتر آلودگی‌های ویروسی افزایش شدیدی در پروتئین‌های محلول کل در گیاهان دیده می‌شود که ناشی از سنتز پروتئین‌های ویروسی به‌ویژه پروتئین پوششی است. به عبارت دیگر در سلول‌های آلوده به ویروس موزاییک توتون دیده شده است که پروتئین پوششی ویروس ۵۰ تا ۷۰ درصد کل پروتئین‌های گیاه را شامل می‌شود (Siegel *et al*., 1978; Reinero and Beachy 1989). بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که افزایش میزان پروتئین کل در گیاهان آلوده گوجه‌فرنگی در آزمایش ما می‌تواند بازتابی از میزان تکثیر ویروس در گیاهان آزمایش باشد. در مجموع، یافته‌ها گویای آن است که قارچ *S. indica* با تحریک بیوسنتز ترکیبات دفاعی نظیر فنل‌ها و قندهای محلول و نیز کاهش نیاز به تجمع پرولین به‌عنوان یک اسمولیت تنشی، نقش مؤثری در افزایش تحمل گیاه گوجه‌فرنگی به ویروس ToMV ایفا می‌کند.

ترکیبات فنولی به‌عنوان متابولیت‌های ثانویه مهم، نقش کلیدی در دفاع گیاه در برابر بیمارگرها ایفا می‌کنند و افزایش آن‌ها تحت تأثیر قارچ‌های همزیست، یکی از مکانیسم‌های اصلی القای مقاومت سیستمیک محسوب می‌شود (Wallis and Galarneau, 2020). نتایج پژوهش حاضر تأیید می‌کند که حضور قارچ در شرایط آلودگی ویروسی، به‌طور ویژه منجر به تجمع ترکیبات فنولی می‌شود. Akbar و همکاران (۲۰۲۳) در پژوهشی نشان دادند که تنظیم مولکولی آنتی‌اکسیدان‌ها و متابولیت‌های ثانویه به‌طور هماهنگ در دفاع گیاهان در برابر عفونت‌های بیمارگر عمل می‌کند و قارچ‌های اندوفیت با تحریک این مسیرها، موجب افزایش تحمل گیاه می‌شوند. از این‌رو، افزایش فنول کل در گیاهان تلقیح شده با قارچ (به‌ویژه در شرایط آلودگی ویروسی) را احتمالا می‌توان به نقش این قارچ در تحریک مسیر فنیل‌پروپانوئید و افزایش بیان ژن‌های دخیل در بیوسنتز ترکیبات فنولی مانند فنیل‌آلانین آمونیالیاز (PAL) نسبت داد (Wallis and Galarneau, 2020; Akbar *et al.*, 2023; Li *et al.*, 2023). افزایش معنی‌دار پروتئین کل تحت تأثیر ویروس و قارچ در این پژوهش نشان‌دهنده افزایش فعالیت متابولیکی و سنتز پروتئین‌های دفاعی در پاسخ به هر دو عامل است. بر اساس مطالعه Kaboosi و همکاران (۲۰۲۳)، تلقیح گیاه گوجه‌فرنگی با قارچ *S. indica* در شرایط تنش غیرزیستی منجر به افزایش معنی‌دار محتوای پروتئین کل شد. افزایش محتوای پروتئین کل با نقش قارچ *S. indica* در افزایش جذب عناصر غذایی به‌ویژه پتاسیم و فسفر که نقش مهمی در بهبود متابولیسم نیتروژن و در نتیجه سنتز پروتئین ایفا می‌کند، ارتباط دارد. همچنین قارچ با افزایش تجمع اسمولیت‌های سازگار نظیر کربوهیدرات‌ها و پرولین، از ساختار و عملکرد پروتئین‌ها در شرایط تنش محافظت کرده و از دناتوره شدن آن‌ها جلوگیری می‌کند. این ترکیبات با حفظ فشار اسمزی سلول و تثبیت ساختار ماکرومولکول‌ها، پایداری پروتئین‌ها را در شرایط نامطلوب تضمین می‌کنند. علاوه بر این، قارچ با افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی از آسیب اکسیداتیو به پروتئین‌ها و سایر ماکرومولکول‌ها جلوگیری کرده و بدین‌ترتیب سطح پروتئین‌های سلولی را حفظ می‌کند. کاهش معنی‌دار پراکسید هیدروژن و مالون‌دی‌آلدئید در گیاهان تلقیح شده با قارچ، تأییدی بر این نقش حفاظتی است (Kaboosi *et al.*, 2023). در مجموع، نتایج نشان می‌دهد که افزایش پروتئین کل در گیاهان تلقیح شده با قارچ، بخشی از پاسخ جامع فیزیولوژیک گیاه به همزیستی است که از طریق بهبود تغذیه معدنی، تجمع اسمولیت‌های محافظ و تقویت سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی حاصل می‌شود.

نتایج این پژوهش نشان داد که تلقیح با قارچ *S. indica* تأثیر چشمگیری بر تنظیم اسمزی گیاه گوجه‌فرنگی دارد، به‌گونه‌ای که میزان پرولین و قندهای محلول تحت تأثیر این همزیستی قرار گرفت. افزایش معنی‌دار پرولین در گیاهان تلقیح شده عاری از ویروس نسبت به گیاهان تلقیح‌نشده را می‌توان به نقش این قارچ در تحریک مسیرهای بیوسنتز پرولین نسبت داد. مطالعات گسترده نشان داده‌اند که *S. indica* از طریق تنظیم اسمزی (از جمله پرولین، قندهای محلول، بتائین و پتاسیم) موجب افزایش تحمل گیاهان به تنش‌های غیرزیستی می‌شود (Wan *et al.*, 2024; Rahbari *et al.*, 2025). این یافته با گزارش Liang و همکاران (۲۰۲۵) هم‌خوانی دارد که نشان دادند قارچ *S. indica* با تنظیم مسیر متابولیسم آرژنین و پرولین در سطح رونویسی، موجب بهبود تحمل به تنش می‌شود؛ به‌گونه‌ای که این قارچ با تنظیم بیان ژن‌های مرتبط با تبدیل پیتید به پرولین، تعادل این آمینواسید را در شرایط تنش حفظ می‌کند. همچنین Kaboosi و همکاران (۲۰۲۳) در مطالعه‌ای روی گوجه‌فرنگی گزارش کردند که کاربرد *S. indica* به‌طور معنی‌داری محتوای کربوهیدرات، پروتئین و پرولین را افزایش داده و از طریق کاهش پراکسید هیدروژن و مالون‌دی‌آلدئید، یکپارچگی غشاهای سلولی را حفظ می‌کند. در مورد قندهای محلول نیز افزایش معنی‌دار این ترکیبات در گیاهان تلقیح‌شده نشان دهنده نقش قارچ در تأمین انرژی مورد نیاز برای پاسخ‌های دفاعی و حفظ فشار اسمزی است.

به‌طورکلی نتایج حاصل از ارزیابی فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی نشان داد که تلقیح با قارچ اندوفیت *S. indica* می‌تواند به‌طور معنی‌داری الگوی فعالیت این آنزیم‌ها را تحت تأثیر قرار داد. در شرایط آلودگی ویروسی، قارچ توانست با افزایش چشمگیر فعالیت کاتالاز نقش مؤثری در کاهش تنش اکسیداتیو ایفا کند. در مقابل، فعالیت آنزیم پراکسیداز در شرایط عاری از ویروس تحت تأثیر قارچ افزایش یافت. این تنوع در پاسخ‌های آنزیمی با یافته‌های Shen و همکاران

(۲۰۲۵) همخوانی دارد که نشان دادند قارچ *S. indica* می‌تواند با توجه به نوع و مرحله تنش، استراتژی دفاعی گیاه را تغییر داده و با اولویت دهی به مسیرهای جایگزین مانند تقویت بیوسنتز فلاونوئیدها، وابستگی به برخی آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان را کاهش دهد. به‌طور کلی، قارچ با تعدیل فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی به‌ویژه کاتالاز، موجب کاهش آسیب‌های اکسیداتیو ناشی از ویروس ToMV شده و از این طریق به افزایش تحمل گیاه گوجه‌فرنگی در برابر بیماری کمک می‌کند. این یافته‌ها با گزارش‌های متعددی که نقش قارچ اندوفیت *S. indica* را در تعدیل سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی گیاهان تحت تنش‌های مختلف تأیید کرده‌اند، هم‌سو می‌باشد (Ghabooli and Kaboosi, 2022; Shen *et al*., 2025; Ding *et al*., 2025). مطالعه Huang و همکاران (۲۰۲٤) نیز نشان داد که قارچ *S. indica* می‌تواند فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان را در برگ‌های توت‌فرنگی افزایش داده و میزان مالون دی‌آلدئید را کاهش دهد. زمانی که گیاهان فقط در معرض قارچ بیمارگر *Fusarium oxysporum* قرار گرفتند، فعالیت آنزیم‌های محافظ در ریشه کاهش و میزان مالون دی آلدئید افزایش یافت که نشانه آسیب اکسیداتیو ناشی از بیماری است. اما در گیاهانی که ابتدا با قارچ *S. indica* تلقیح شده و سپس با بیمارگر مواجه شدند، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در ریشه به طور چشمگیری افزایش و میزان مالون دی آلدئید کاهش پیدا کرد. این نشان می‌دهد که قارچ توانسته است سیستم دفاعی گیاه را برای مقابله با تنش تقویت کند. مکانیسم فعال‌سازی آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان توسط قارچ *S. indica* عمدتا در سطح مولکولی و از طریق تنظیم بیان ژن‌های کدکننده این آنزیم‌ها صورت می‌گیرد. هنگامی که قارچ ریشه گیاه را کلونیزه می‌کند، با تولید ترکیبات سیگنالی یا تعدیل هورمون‌های گیاهی، مسیرهای پیام‌رسانی درون سلولی را فعال می‌کند. این فرآیند منجر به افزایش رونویسی ژن‌های مسئول سنتز آنزیم‌های کلیدی آنتی‌اکسیدان می‌شود. هورمون‌های گیاهی به ویژه اسید آبسیزیک (ABA) و اکسین نقش محوری در این القای ژنی ایفا می‌کنند. اکسین تولید شده توسط قارچ یا القا شده در گیاه میزبان، از طریق مسیرهای پیام‌رسانی خود، بیان ژن‌های دخیل در چرخه آسکوربات-گلوتاتیون را تنظیم می‌کند. علاوه بر این، قارچ با تنظیم چرخه آسکوربات-گلوتاتیون، فعالیت آنزیم‌های GR و POD را بهبود می‌بخشد. این چرخه یک مکانیسم حیاتی برای سمیت‌زدایی پراکسید هیدروژن در اندامک‌های مختلف سلولی است. در نتیجه این فعال‌سازی ژنی و تنظیم مسیرهای آنزیمی، سطح ROSها کاهش یافته، پراکسیداسیون لیپیدها (که با کاهش مالون دی آلدئید همراه است) مهار شده و یکپارچگی غشاهای سلولی حفظ می‌شود. این مکانیسم‌های هماهنگ در نهایت به کاهش آسیب اکسیداتیو و افزایش تحمل گیاه به طیف وسیعی از تنش‌ها منجر می‌شود (Tyagi *et al*., 2022; Saleem *et al*., 2022).

این مجموعه یافته‌ها به وضوح نقش قارچ *S. indica* را به‌عنوان یک محرک رشد قدرتمند و یک عامل کنترل‌کننده زیستی چندوجهی که می‌تواند از طریق مکانیسم‌های مستقیم و غیرمستقیم مقاومت به بیماری را تقویت کند و از سوی دیگر عملکرد کمی و کیفی محصول گوجه‌فرنگی را بهبود بخشد، تایید می‌کند. به‌نظر می‌رسد استفاده از این قارچ می‌تواند به عنوان یک راهکار زیستی مؤثر در جهت بهبود رشد و افزایش تحمل گوجه‌فرنگی در برابر تنش‌های ویروسی از جمله ویروس موزاییک گوجه‌فرنگی (ToMV) مورد توجه قرار گیرد.

۵. نتیجه‌گیری کلی

نتایج این پژوهش نشان داد که آلودگی ویروسی موجب کاهش معنی‌دار رشد، زیست‌توده، رنگدانه‌های فتوسنتزی و محتوای نسبی آب گیاه گوجه‌فرنگی و همچنین افزایش شاخص‌های تنش اکسیداتیو شد. در مقابل، تلقیح با قارچ اندوفیت *S. indica* توانست به‌طور مؤثری اثرات منفی ویروس را تعدیل کند. حضور قارچ موجب بهبود رشد ریشه و اندام هوایی، افزایش رنگدانه‌های فتوسنتزی، ارتقای محتوای نسبی آب برگ، تقویت فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و کاهش نشت الکترولیت، مالون‌دی‌آلدئید و پراکسید هیدروژن شد. همچنین قارچ با افزایش فنول کل، قندهای محلول و پروتئین کل، توان دفاعی و تنظیم اسمزی گیاه را در هر دو شرایط بدون آلودگی و آلودگی با ویروس تقویت کرد. به‌طورکلی، قارچ همزیست *S. indica* به‌عنوان یک اندوفیت کارآمد، تحمل گیاه را در برابر تنش ویروسی افزایش داد و عملکرد فیزیولوژیک و بیوشیمیایی آن را بهبود بخشید؛ بنابراین، این قارچ می‌تواند گزینه‌ای مؤثر

در برنامه‌های مدیریت زیستی بیماری‌های ویروسی و کشاورزی پایدار باشد.

٦. منابع

Akbar, M. U., Aqeel, M., Shah, M. S., Jeelani, G., Iqbal, N., Latif, A. and Noman, A. (2023). Molecular regulation of antioxidants and secondary metabolites act in conjunction to defend plants against pathogenic infection. *South African Journal of Botany*, *161*, 247-257. https://doi.org/10.1016/j.sajb.2023.08.028.

Almasi, R., Roumi, V., Pakbaz, S. and Sedaghatian, H. (2025). Effect of Gigaspora margarita on tomato–ToMV interaction. *Genetic Engineering and Biosafety Journal*, *13*(2), 277-289.

Anwaar, H.A., Perveen, R., Mansha, M.Z., Aatif, H.M., Sarwar, Z.M., ud din Umar, U., Hanif, C.M.S., Sajid, M., Rehman, A.U., Alam, M.M. and Shafique, M.S. (2019). Potential of Fungal Endophytes to Antagonise *puccinia Striiformis* Causing Wheat Yellow Rust (preprint).

Arnon, A. N. (1949). Method of extraction of chlorophyll in the plants. *Agronomy Journal*, *23*, 112-121.

Aseel, D. G., Rashad, Y. M. and Hammad, S. M. (2019). Arbuscular mycorrhizal fungi trigger transcriptional expression of flavonoid and chlorogenic acid biosynthetic pathways genes in tomato against Tomato Mosaic Virus. *Scientific reports*, *9*(1), 9692.

Atkinson, N. J. and Urwin, P. E. (2012). The interaction of plant biotic and abiotic stresses: from genes to the field. *Journal of Experimental Botany*, *63* (10): 3523–3543. https://doi.org/10.1093/jxb/ers100

Bates, L. S., Waldren, R. A. and Teare, I. D. (1973) Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, *39*, 205-207. https://doi.org/10.1007/BF00018060

Batool, A., Wang, C., Xia, Y., Xiao, L., Ahmad, J., Liu, L. and Chen, C. (2025). Transcriptional profiles of endophyte *Serendipita indica* associated with plant growth improvement in watermelon. *BMC Plant Biology*, *25*, 1776. https://doi.org/10.1186/s12870-025-07659-4.

Bergmeyer, H. U. (1970) Standardization of methods for estimation of enzyme activity in biological fluids. *Journal of Clinical Chemistry and Clinical Biochemistry*, *8*, 658-660. https://cir.nii.ac.jp/crid/1570854174602617472

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

Chandran, K., Sreeja, S. J. and Johnson, J. M. (2021). Beneficial root endophytic fungus *Piriformospora indica* inhibits the infection of Blackeye cowpea mosaic virus in yard long bean with enhanced growth promotion. *Journal of Tropical Agriculture*, *59*(1).

Culver, J. and Padmanabhan, M. (2007). Virus-induced disease: Altering host physiology one interaction at a time. *Annual Review of Phytopathology*, *45*, 221–243. doi.org/10.1146/annurev.phyto.45.062806.094422

Ding, A., Ahsan, T., Han, D., Wang, C., Du, S., Wang, W. and Zhang, S. (2025). Root colonization by *Serendipita indica* triggers resistance against stem rot in *Arachis hypogaea* L. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, *41*(11), 1-18. https://doi.org/10.1007/s11274-025-04604-3.

Elsharkawy, M.M., El-Okkiah, S., Elsadany, A.Y., Bedier, M.Y., Omara, R.I., Behiry, S.I., Hassan, S. and 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.

Ershadi, A., Karimi, R,. and Naderi Mahdei, K. (2016). Freezing tolerance and its relationship with soluble carbohydrates, proline and water content in 12 grapevine cultivars. *Acta Physiologiae Plantarum*, *38*(1): 1-10. https://doi.org/10.1007/s11738-015-2021-6

Fakhro, A., Andrade-Linares, D. R., von Bargen, S., Bandte, M., Büttner, C., Grosch, R. and Franken, P. (2010). Impact of *Piriformospora indica* on tomato growth and on interaction with fungal and viral pathogens. *Mycorrhiza*, *20*(3), 191-200. https://doi.org/10.1007/s00572-009-0279-5

Ghabooli, M. and Kaboosi, E. (2022). Alleviation of the adverse effects of drought stress using a desert adapted endophytic fungus and glucose in tomato. *Rhizosphere*, *21*, 100481. https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2022.100481

Ghabooli, M., Khatabi, B., Ahmadi, F. S., Sepehri, M., Mirzaei, M., Amirkhani, A., Jorrín-Novo, J. V. and Salekdeh, G. H. (2013) Proteomics study reveals the molecular mechanisms underlying water stress tolerance induced by *Piriformospora indica* in barley. *Journal of Proteomics*, *94*, 289-301. https://doi.org/10.1016/j.jprot.2013.09.017

Ghabooli, M., Rezaei, E., Movahedi, Z. and Mohsenifard, E. (2020). Effect of *Piriformospora indica* inoculation on some morphophysiological parameters in licorice (*Glycyrrhiza glabra* L.) under drought stress. *Iranian Journal of Plant Physiology*, *10*(4), 3379-3389. https://dx.doi.org/10.30495/ijpp.2020.677198

Hemeda, H. M. and Klein, B. P. (1990) Effects of naturally occurring antioxidants on peroxidase activity of vegetable extracts. *Journal of Food Science*, *55*(1), 184-185. https://doi.org/10.1111/j.1365-2621.1990.tb06048.x

Huang, Y., Li, J., Nong, C., Lin, T., Fang, L., Feng, X. and Miao, L. (2024). *Piriformospora indica* enhances resistance to fusarium wilt in strawberry by increasing the activity of superoxide dismutase, peroxidase, and catalase, while reducing the content of malondialdehyde in the roots. *Horticulturae*, *10*(3), 240.

Huseynova, I. M., Mirzayeva, S. M., Sultanova, N. F., Aliyeva, D. R., Mustafayev, N. S. and Aliyev, J. A. (2018). Virus-induced changes in photosynthetic parameters and peroxidase isoenzyme contents in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants. *Photosynthetica*, *56*(3), 841-850. https://doi.org/10.1007/s11099-017-0737-9.

Irigoyen, J., Einerich, D. and Sánchez-Díaz, M. (1992). Water stress induced changes in concentrations of proline and total soluble sugars in nodulated alfalfa (*Medicago sativa*) plants. *Physiologia Plantarum*, *84*(1), 55-60. https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.1992.840109.x

Jiang, T., Hao, T., Chen, W., Li, C., Pang, S., Fu, C., Cheng, J., Zhang, C., Ghorbanpour, M. and Miao, S. (2025). Reprogrammed Plant Metabolism During Viral Infections: Mechanisms, Pathways and Implications. *Molecular Plant Pathology*, 26(2), e70066. https://doi.org/10.1111/mpp.70066

Kaboosi, E., Ghabooli, M. and Karimi, R. (2022). *Piriformospora indica* inoculants enhance flowering, yield, and physiological characteristics of tomato (*Lycopersicon esculentum*) in different growth phases. *Iranian Journal of Plant Physiology*, *12*(3), 4183-4194. https://doi.org/10.30495/ijpp.2021.1923991.1302

Kaboosi, E., Ghabooli, M. and Karimi, R. (2023). Combined effect of trehalose and *Serendipita indica* inoculation might participate in *Solanum lycopersicum* induced cold tolerance. *Current Microbiology*, *80*(7), 224. https://doi.org/10.1007/s00284-023-03326-9

Kirnak, H., Kaya, C., Tas, I. and Higgs, D. (2001). The influence of water deficit on vegetative growth, physiology, fruit yield and quality in eggplants. Bulg. *Journal of Plant Physiology*, *27*(3-4), 34-46.

Kumar, S., Udaya Shankar, A. C., Nayaka, S. C., Lund, O. S. and 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*(3), 359-363.

Kumar, M., Yadav, V., Tuteja, N. and Johri, A. K. (2009). Antioxidant enzyme activities in maize plants colonized with *Piriformospora indica*. *Microbiology (Reading, England)*, *155*(Pt 3), 780–790. https://doi.org/10.1099/mic.0.019869-0

Lee, Y. C., Johnson, J. M., Chien, C. T., Sun, C., Cai, D., Lou, B. and Yeh, K. W. (2011). Growth promotion of Chinese cabbage and Arabidopsis by *Piriformospora indica* is not stimulated by mycelium-synthesized auxin. *Molecular plant-microbe interactions*, 24(4), 421-431.

Li, L., Feng, Y., Qi, F. and Hao, R. (2023). Research progress of *Piriformospora indica* in improving plant growth and stress resistance to plant. *Journal of Fungi*, *9*(10), 965.

Liang, S. M., Hashem, A., Fathi Abd_Allah, E. and Wu, Q. S. (2025). Transcriptomic analysis reveals potential roles of polyamine and proline metabolism in waterlogged peach roots inoculated with *Funneliformis mosseae* and *Serendipita indica*. *Tree Physiology*, *45*(2), tpaf013.

Lin, C., Hu, W., Qin, X., Fei, Y. and Hu, D. (2025). Effects of *Serendipita indica* on the Morphological and Physiological Characteristics of *Agrostis stolonifera* L. Under Drought Stress. *Agronomy*, *15*(1).

Llorens, E., Camañes, G., Lapeña, L. and García-Agustín, P. (2016). Priming by hexanoic acid induce activation of mevalonic and linolenic pathways and promotes the emission of plant volatiles. *Frontiers in Plant Science*, 7, 495. https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00495

Miozzi, L., Catoni, M., Fiorilli, V., Mullineaux, P. M., Accotto, G.P. and 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

Mehri, M., Ghabooli, M. and Movahedi, Z. (2023) Contribution of *Serendipita indica* on growth improvement, antioxidative capacity of *Dracocephalum kotschyi,* and its resistance against cadmium stress. *International Microbiology*, 1-11. https://doi.org/10.1007/s10123-023-00339-z

Murphy, B. R., Doohan, F. M. and Hodkinson, T. R. (2014). Yield increase induced by the fungal root endophyte *Piriformospora indica* in barley grown at low temperature is nutrient limited. *Symbiosis*, *62*(1), 29-39. https://doi.org/10.1007/s13199-014-0268-0

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

Ogunwande, I.O. (2023). Measurement of Technical Efficiency and Value Addition of Hybrid Tomato Production Under Urban Homestead Farming in Southwest Nigeria. Tropentag 2023: Conference on International Research on Food Security, Natural Resource Management and Rural Development, Berlin, Germany, 20–22 September.

Pan, R., Xu, L., Wei, Q., Wu, C., Tang, W., Oelmüller, R. and Zhang, W. (2017). *Piriformospora indica* promotes early flowering in Arabidopsis through regulation of the photoperiod and gibberellin pathways. *PLoS One*, *12*(12), e0189791. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189791

Pazarlar, S., Gumus, M. and Öztekin, G. B. (2013). The Effects of Tobacco mosaic virus Infection on Growth and Physiological Parameters in Some Pepper Varieties (*Capsicum annuum* L.). Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca, 41(2), 427–433. https://doi.org/10.15835/nbha4129008

Rahbari, A., Esmaielpour, B., Azarmi, R., Fatemi, H., Lajayer, H. M., Panahirad, S. and Vita, F. (2025). Symbiotic fungus *serendipita indica* as a natural bioenhancer against cadmium toxicity in chinese cabbage. *Plants*, *14*(17), 2773.

Reinero, A. and Beachy, R.N. (1989). Reduced photosystem II activity and accumulation of viral coat protein in chloroplasts of leaves infected with *tobacco mosaic virus*. *Plant Physiology*, 89(1), 111-116.

Roylawar, P., Khandagale, K., Randive, P., Shinde, B., Murumkar, C., Ade, A., Singh, M., Gawande, S. and Morelli, M. (2021). *Piriformospora indica* primes onion response against *stemphylium* leaf blight disease. *Pathogens*, 10(9), 1085.

Saleem, S., Sekara, A. and Pokluda, R. (2022). *Serendipita indica*—A review from agricultural point of view. *Plants*, *11*(24), 3417.

Saru, S. S. (2021). Evaluation of beneficial fungal root endophyte, *Piriformospora indica* for the management of Tomato leaf curl virus (Doctoral dissertation, Department of Plant Pathology, College of Agriculture, Vellayani).

Sedaghatian, H., Almasi, R., Pakbaz, S. and Roumi, V. (2024). Effects of a tripartite interaction among ToMV, tomato and *Glomus fasciculatum*. *Genetic Engineering and Biosafety Journal*, *13*(1), 51-62.

Scalschi, L., Vicedo, B., Camañes, G., Fernandez-Crespo, E., Lapeña, L., González-Bosch, C. and García-Agustín, P. (2013). Hexanoic acid is a resistance inducer that protects tomato plants against Pseudomonas syringae by priming the jasmonic acid and salicylic acid pathways. *Molecular Plant Pathology*, 14(4), 342–355. https://doi.org/10.1111/mpp.12010

Siegel, A., Hari, V., Montgomery, I. and Kolacz, K. (1976). A messenger RNA for capsid protein isolated from *tobacco mosaic virus*-infected tissue. *Virology*, 73(2), 363-371.

Shen, G., Cao, H., Zeng, Q., Guo, X., Shao, H., Wang, H. and Zeng, L. (2025). Integrated physiological, transcriptomic, and metabolomic analysis reveals mechanism underlying the *Serendipita indica*-enhanced drought tolerance in tea plants. *Plants*, *14*(7), 989.

Sofy, A. R., Sofy, M. R., Hmed, A. A., Dawoud, R. A., Alnaggar, A. E. A. M., Soliman, A. M. and El-Dougdoug, N. K. (2021). Ameliorating the adverse effects of tomato mosaic tobamovirus infecting tomato plants in Egypt by boosting immunity in tomato plants using zinc oxide nanoparticles. *Molecules*, *26*(5), 1337.

Soosaar, J. L., Burch-Smith, T. M. and Dinesh-Kumar, S. P. (2005). Mechanisms of plant resistance to viruses. *Nature Reviews Microbiology*, *3*(10), 789-798.

Su, Z. Z., Wang, T., Shrivastava, N., Chen, Y. Y., Liu, X., Sun, C. and Lou, B. G. (2017). *Piriformospora indica* promotes growth, seed yield and quality of Brassica napus L. *Microbiological research*, *199*, 29-39. https://doi.org/10.1016/j.micres.2017.02.006.

Sun, C., Johnson, J. M., Cai, D., Sherameti, I., Oelmüller, R. and Lou, B. (2010). *Piriformospora indica* confers drought tolerance in Chinese cabbage leaves by stimulating antioxidant enzymes, the expression of drought-related genes and the plastid-localized CAS protein. *Journal of plant physiology*, *167*(12), 1009–1017. https://doi.org/10.1016/j.jplph.2010.02.013

Teimory, H., Ghabooli, M., Movahedi, Z. (2021). Effects of different inoculation methods of *Serendipita indica* on some morphophysiological, biochemical, and yield traits of tomato under drought stress, *Journal of Plant Biological Sciences*, *13*(2), 1-22. https://doi.org/10.22108/ijpb.2021.128853.1253 [In Persian].

Torres, M. A., Jones, J. D. and Dangl, J. L. (2006). Reactive oxygen species signaling in response to pathogens. *Plant physiology*, *141*(2), 373-378.

Trzewik, A., Marasek-Ciolakowska, A. and Orlikowska, T. (2020). Protection of highbush blueberry plants against *Phytophthora cinnamomi* using *Serendipita indica*. *Agronomy*, 10(10), 1598.

Tyagi, J., Chaudhary, P., Mishra, A., Khatwani, M., Dey, S. and Varma, A. (2022). Role of endophytes in abiotic stress tolerance: with special emphasis on *Serendipita indica*. *International Journal of Environmental Research*, *16*(4), 62. https://doi.org/10.1007/s41742-022-00439-0.

Velikova, V. and Loreto, F. (2005) On the relationship between isoprene emission and thermotolerance in Phragmites australis leaves exposed to high temperatures and during the recovery from a heat stress. *Plant, Cell and Environment*, *28*(3), 318-327. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01314.x

Velioglu, Y., Mazza, G., Gao, L. and Oomah, B. D. (1998) Antioxidant activity and total phenolics in selected fruits, vegetables, and grain products. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, *46*(10), 4113-4117. https://doi.org/10.1021/jf9801973

Wallis, C. M. and Galarneau, E. R. A. (2020). Phenolic compound induction in plant-microbe and plant-insect interactions: a meta-analysis. *Frontiers in plant science*, *11*, 580753.

Wan, Y. X., Kapoor, R., da Silva, F. S. B., Abd-Allah, E. F., Kuča, K., Hashem, A. and Wu, Q. S. (2024). Elucidating the mechanism regarding enhanced tolerance in plants to abiotic stress by *Serendipita indica*. *Plant Growth Regulation*, *103*(2), 271-281. https://doi.org/10.1007/s10725-024-01124-2.

Wang, F., Zeng, B., Sun, Z. and Zhu, C. (2009) Relationship between proline and Hg^{2+} induced oxidative stress in a tolerant rice mutant. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, *56*(4), 723. https://doi.org/10.1007/s007260170026

Wang, H., Zheng, J., Ren, X., Yu, T., Varma, A., Lou, B. and Zheng, X. (2015). Effects of *Piriformospora indica* on the growth, fruit quality and interaction with Tomato yellow leaf curl virus in tomato cultivars susceptible and resistant to TYCLV. *Plant Growth Regulation*, *76*, 303-313. https://doi.org/10.1007/s10725-015-0025-2.

Xu, L., Wu, C., Oelmüller, R. and Zhang, W. (2018). Role of phytohormones in *Piriformospora indica*-induced growth promotion and stress tolerance in plan