Journal of Plant Environmental Physiology
ISSN: 7671-2423 (Print), 2783-4689 (Online) http://ecophysiologi.gorganiau.ac.ir

Doi: 10.30495/iper.2022.690250
Dor: 20.1001.1.24237671.1401.17.65.8.1

Evaluation of resistance and biochemical responses of different varieties of tomato to Dodder (*Cuscuta campestris* Yunck.)

Asieh Siahmarguee[1*], Fakhtak Taliei[2], Mahtab Yazdandost[3]

[1]Department of Agronomy, Faculty of Crop Production, Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources, Gorgan, Iran, Email: siahmarguee@gau.ac.ir
[2]Department of Plant Production, Faculty of Agriculture and Natural resources, Gonbad Kavous University, Gonbad Kavous, Iran
[3]Department of Agronomy, Islamic Azad University, Gorgan Branch, Gorgan, Iran

Serial 65, 17th year, Number 1, Spring 2022 (20-39)

Article type:
Research Full Paper

Article history
Received: **2021/05/24**
Revised: **2021/08/03**
Accepted: **2021/08/13**

Keywords
Dodder
Tomato
Resistance
Variety
Enzyme
Antioxidant

Abstract

Dodder (*Cuscuta campestris* Yunck.) is a one of the major parasitic weeds in the world. Dodder infestations reduce crop yield and increase harvesting costs. Different methods have been suggested to control dodder, but none of them have been able to control these plants reliably. It seems that using resistant varieties is the best option to achieve this goal. In this study, resistance of 15 varieties of tomato to dodder infection (*Cuscuta campestris* Yunck**.**) were investigated under greenhouse conditions. Among these varieties, two susceptible and resistant varieties (Supra Urbana and Super Chef, respectively) were selected and catalase, guaiacol peroxidase, ascorbate peroxidase, total phenolic compound, proline, flavonoid and soluble sugars were evaluated at different times after infection (0, 24, 48, 72, 96, 120, and 240 Hours). Results showed that dodder infection increased the enzymes concentration (catalase, guaiacol peroxidase, ascorbate peroxidase) compared to the non-infection treatment. Also, the amount of these enzymes in resistant cultivar were higher than susceptible cultivar. Variety and sampling time affected total phenol content, proline, flavonoids, and soluble sugars. Total phenolic compound and flavonoid levels increased after attaching the dodder to the tomato and reached its highest level 240 h after attachment. This indicates the induction antioxidant defence system in tomato under dodder infection. The results of this study show that contamination of tomato with dodder induces the defense mechanism system in this plant. Given that it is not possible to perfectly control parasitic weeds without crop damage; it can be very useful to know the deferent mechanisms by which cultivars resist against parasitic plants stand.

Please cite this article as Asieh Siahmarguee, Fakhtak Taliei, Mahtab Yazdandost. 2022. Evaluation of resistance and biochemical responses of different varieties of tomato to Dodder (*Cuscuta campestris* Yunck.). *Journal of Plant Environmental Physiology*. 65(1): 20-39.

© 2022. All Rights Reserved

نشریه فیزیولوژی محیطی گیاهی

شاپا: (چاپی) ۲۴۲۳-۷۶۷۱ (آنلاین) ۲۷۸۳-۴۶۸۹، http://ecophysiologi.gorganiau.ac.ir

Doi: 10.30495/iper.2022.690250
Dor: 20.1001.1.24237671.1401.17.65.8.1

دانشگاه آزاد اسلامی
واحد گرگان

CC BY NC

پاسخ دفاعی و بیوشیمیایی گوجه‌فرنگی در شرایط آلودگی به گیاه انگلی سس زراعی (*Cuscuta campestris* Yunck.)

آسیه سیاهمرگویی[1*]، فاختک طلیعی[2]، مهتاب یزدان دوست[3]

[1]گروه زراعت، دانشکده تولید گیاهی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، گرگان، ایران، رایانامه: siahmarguee@gau.ac.ir
[2]گروه تولیدات گیاهی، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه گنبد کاووس، گنبد کاووس، ایران
[3]گروه زراعت و اصلاح نباتات، واحد گرگان، دانشگاه آزاد اسلامی، گرگان، ایران

سال هفدهم، شماره ٦٥، بهار ١٤٠١ / صفحات: ٣٩-٢٠

نوع مقاله:
مقاله کامل علمی-پژوهشی

تاریخ دریافت: ١٤٠٠/٠٣/٣
تاریخ ویرایش:١٤٠٠/٥/١٢
تاریخ پذیرش: ١٤٠٠/٠٥/٢٢

واژه‌های کلیدی:
سس
گوجه فرنگی
مقاومت
رقم
آنزیم
آنتی‌اکسیدان

چکیده

سس (*Cuscuta campestris* Yunck.) یکی از علف‌های هرز مهم انگلی در جهان است. آلودگی به سس باعث کاهش عملکرد محصول و افزایش هزینه‌های برداشت می‌شود. برای کنترل علف‌های هرز انگلی روش‌های مختلفی پیشنهاد شده است؛ اما هیچکدام قادر به کنترل موثر این گیاه نیستند. به نظر می‌رسد استفاده از ارقام مقاوم بهترین گزینه برای دستیابی به این هدف است. در این تحقیق مقاومت ۱۵ رقم گوجه‌فرنگی به آلودگی سس در شرایط گلخانه مورد بررسی قرار گرفت. از بین این ارقام، دو رقم حساس و مقاوم (به‌ترتیب سوپراوربانا ۱۱۱ و سوپر چف) انتخاب و میزان فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، گایاکول پراکسیداز، آسکوربات پراکسیداز و همچنین مقدار فنل کل، پرولین، فلاوونویید و قندهای محلول در زمان‌های مختلف پس از آلودگی (صفر، ٢٤، ٤٨، ٧٢، ٩٦، ١٢٠ و ٢٤٠ ساعت) مورد بررسی قرار گرفت. نتایج نشان داد که آلودگی به سس زراعی باعث افزایش میزان آنزیم‌ها (کاتالاز، گایاکول پراکسیداز، آسکوربات پراکسیداز) در مقایسه با تیمار بدون آلودگی می‌شود. همچنین مقدار این آنزیمها در رقم مقاوم بیشتر از رقم حساس بود. رقم و زمان نمونه برداری، میزان فنل کل، پرولین، فلاوونویید‌ها و قندهای محلول را تحت تاثیر قرار داد. میزان فنل کل و فلاوونویید پس از اتصال سس به گوجه‌فرنگی افزایش یافت و در ٢٤٠ ساعت پس از اتصال به بیشترین مقدار خود رسید. نتایج این تحقیق نشان می‌دهد که آلودگی گوجه فرنگی به سس زراعی سبب القای سیستم دفاعی در این گیاه می‌شود. با توجه اینکه امکان کنترل کامل گیاهان انگلی بدون آسیب به گیاه زراعی وجود ندارد، شناخت مکانیسمهایی دفاعی که با استفاده از آن، ارقام مقاوم در مقابل گیاهان انگلی ایستادگی می‌کنند، می‌تواند بسیار کاربردی و مفید باشد.

استناد: آسیه سیاهمرگویی، فاختک طلیعی، مهتاب یزدان دوست. (١٤٠١). پاسخ دفاعی و بیوشیمیایی گوجه‌فرنگی در شرایط آلودگی به گیاه انگلی سس زراعی (*Cuscuta campestris* Yunck). *نشریه فیزیولوژی محیطی گیاهی*، ٦٥ (١)، ٣٩-٢٠.

مقدمه

جنس سس (*Cuscuta*) یکی از گسترده‌ترین و مهم‌ترین گروه گیاهان پارازیت در جهان بوده و قادر است رشد و عملکرد گیاهان مختلف را بین ۳۵ تا ۵۰ درصد کاهش دهد (Rashed Mohasel et al., 2001; Toth et al., 2006). تا کنون در دنیا بالغ بر ۱۷۰ گونه از گیاه سس شناسایی شده است (Ihl and Merich, 1996)، که ۱۸ گونه از آنها در ایران وجود دارد (Rashed Mohasel et al., 2007) و گونه سس زراعی (*C. campestris*) گسترده‌ترین و مهاجم‌ترین آن‌ها است (Swift 2001; Yanghan, 1994). این گیاه، انگل ساقه و برگ بوده و می تواند گیاهان مختلف از جمله یونجه، گوجه فرنگی، چغندرقند، هویج، مارچوبه، فلفل، پیاز ، گلرنگ، خربزه، خیار، سیب زمینی شیرین و... را آلوده کند (Karimi, 2001).

کنترل این علف‌هرز به دلیل ارتباط تنگاتنگ آن با میزبان، بسیار سخت و پر هزینه است. تاکنون روش‌های مختلفی (زراعی، مکانیکی، شیمیایی و بیولوژیکی) برای کنترل علف‌های هرز انگلی استفاده شده است، ولی هیچ‌کدام موفقیت کاملی نداشته‌اند (Radey, 2007; Rispail et al., 2007). از این رو به نظر می‌رسد استفاده از ارقام مقاوم گزینه مناسبی جهت کاهش خسارت ناشی از این گیاهان باشد. در این راستا Fallahpour و همکاران (۲۰۱۳) مقاومت پنج رقم تجاری چغندرقند شامل کستل، پائولینا، بریجیتا، فلورس و لائتیتا را به گیاه انگلی سس مورد ارزیابی قرار دادند و نشان دادند از بین ارقام مورد مطالعه، رقم فلورس و پائولینا به‌ترتیب بیشترین و کمترین حساسیت را به سس داشتند. Tokasi و همکاران (۲۰۱٤) نیز مقاومت ۲۹ رقم گوجه فرنگی به آلودگی به گل جالیز مصری (*Orobanche aegyptica*) را مورد بررسی قرار دادند و دریافتند که ارقامی مانند کال-جی ان ۳، ویوا، کالیگن ۸٦، پاکمور، سی اس ایکس ۵۰۱۳، هیب پی اس ٦۵۱۵ و هیب پیتوپراید مقاومت بیشتری در مقابل آلودگی به این علف هرز انگلی دارند. Shooryabiو همکاران (۲۰۱۷) نیز مقاومت ۲۳ رقم گوجه فرنگی به آلودگی گل جالیز مصری را مورد بررسی قرار دادند و ارقام اوربانا و GS15 و مارکونی را به‌عنوان ارقام حساستر و ارقام کال جی ان، پرایمو، هیبرید پتوپراید V، هیبرید زمان و هیبرید سوپرست را به عنوان ارقام مقاوم معرفی نمودند.

با توجه به اینکه مؤثرترین و مطمئن‌ترین راه برای کاهش خسارت ناشی از علف‌های هرز انگلی، به کارگیری ارقام مقاوم است، درک مطالعه پاسخ‌های فیزیولوژیکی ارقام مقاوم که سبب کاهش خسارت ناشی از این گیاهان انگلی می‌گردد، از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است. به‌طورکلی سامانه‌های دفاعی آنزیمی از جمله سوپراکسیددیسموتاز (SOD)، پراکسیداز (POX) و کاتالاز (CAT) در پاسخ‌های دفاعی گیاه در شرایط تداخل با عوامل بیمارزا فعال می‌شوند؛ از این رو می‌توان از آنها به عنوان نشانگرهای زیست شیمیایی در تحقیقات مختلف استفاده نمود (Sadeghi et al., 2019).

شواهدی در مورد پاسخ مقاومت فعال در تماس با سس، در واکنش گیاه گوجه فرنگی آلوده به *Cuscuta reflexa* مشاهده شده است (Albert et al., 2004; Rnyon et al., 2010). مطالعات نشان داده است که ۳-۵ روز پس از تشکیل هوستوریوم اولیه، سلول‌های اپیدرمی میزبان، در ناحیه تماس طویل می‌شوند؛ این طویل شدن سلول‌ها نیازمند بیان پروتئین‌های خاصی است که در تغییر دیواره سلولی و بازسازی اندوترانس گلیکوزیلاز/ هیدرولاز زایلوگلوکان مورد نیازند (Albert et al., 2004). به نظر می‌رسد *C. reflexa* مقاومتی را در گیاه

گوجه‌فرنگی القا می‌کند که در آن سلول‌های گوجه‌فرنگی در ناحیه تماس، فنیل‌پروپانوییدهای محلول را تولید می کند، این کار سبب تجمع و افزایش فعالیت آنزیم‌های پراکسیداز می‌شود. این آنزیم نقش مهمی در باند کردن فنیل‌پروپانوییدها با سایر اجزای سلول مانند پروتئین‌ها و پکتین‌های سلولی دارد (Loffer et al., 1999). وجود اسیدهای چرب با زنجیره‌های طویل و الکل‌های اولیه نیز در این سلول‌ها اثبات شده است (Albert, 2005). این اسیدهای چرب همرا با فنیل‌پروپانوییدها با دیواره سلولی باند شده و با تشکیل سوبرین سبب بروز تغییرات ثانویه در سلول میزبان می‌گردند. تغییرات دیواره سلولی سبب انسداد ناحیه آلوده شده و مانع از نفوذ سس به گوجه‌فرنگی می‌شود (Leide et al., 2012). به عبارت دیگر، پس از تماس سلول‌های اپیدرمی گوجه‌فرنگی با هوستوریوم *C. reflexa*، سلول‌های ناحیه تماس در اثر نوعی واکنش فوق‌حساسیت خواهند مرد که در نتیجه از توسعه هوستوریوم جلوگیری کرده و در نهایت ۱٤ روز بعد از تماس اولیه، سس از بین خواهد رفت (Ihl et al., 1998).

افزایش میزان فعالیت آنزیم کاتالاز به عنوان یکی از آنزیم‌های اساسی در سیستم مقاومت گیاهان در برابر گیاه انگلی سس و برای تنظیم سطوح H_2O_2 تولید شده در پاسخ به آلودگی گزارش شده است (Ahmadi musavi et al., 2017). برادیپ و همکاران (۲۰۱٤) نشان دادند که میزان آنزیم گایاکول پراکسیداز در بوته‌های *Cuscuta odorata* آلوده به سس نسبت به شاهد افزایش می‌یابد. Albert و همکاران (۲۰۰٦) نیز گزارش کردند که واکنش مقاومت در ارقام مقاوم گوجه‌فرنگی در برابر سس *C. reflexa*، به علت طویل شدن سلول‌های هیپودرمی میزبان و متعاقب آن وقوع واکنش شبه فوق حساسیت و تجمع مواد فنولی و پراکسیدازها در محل اتصال سس می‌باشد که به‌عنوان یک مانع فیزیکی از تولید و نفوذ هوستوریوم‌های سس جلوگیری به عمل می‌آورد. بالاتر بودن میزان این آنزیم در رقم مقاوم نشان دهنده نقش فعال آنزیم آسکوربات پراکسیداز در پروسه مقاومت در برابر انگل سس زراعی می‌باشد (Ahmadi musavi et al., 2017).

بر اساس مطالعات انجام شده در گیاه *Chromolaena odorata* آلودگی به سس، سبب کاهش میزان قندهای محلول می‌شود؛ در حالی که میزان ترکیبات فلاوونوییدی در گیاه *C. odorata* آلوده به سس، بیشتر از گیاه شاهد عاری از سس بود (Pradeep et al., 2014). همچنین مطالعه واکنش گیاه *Carthamus glaucus* به آلودگی با سس *C. babylonica* نشان داد که میزان تولید ترکیبات فنولی که در واکنش‌های دفاعی نقش دارند، مانند کینوئیک‌اسید، گالیک‌اسید، ترکافئیک‌اسید، کوئرسین و نارینجینین در گیاه افزایش و ترکیباتی مانند ترآلونیتیک اسید، وانیلین، هسپریدین، OH-٤ بنزوئیک اسید و کامفرول کاهش می‌یابد (Asan and Ozen, 2016).

تاکنون مطالعات متعددی در زمینه شناسایی ارقام مقاوم گیاهان زراعی در برابر علف‌های هرز انگلی انجام شده است؛ اما منابع زیادی در زمینه مکانیسم‌های بیوشیمیایی دخیل در بروز مقاومت یا حساسیت ارقام مختلف در شرایط آلودگی آنها به علفهای هرز انگلی از جمله سس وجود ندارد. از این رو این تحقیق با هدف بررسی پاسخ دفاعی و بیوشیمیایی دو رقم حساس و مقاوم گوجه‌فرنگی در مقابل گیاه انگلی سس زراعی انجام شده است.

مواد و روش‌ها

به منظور بررسی پاسخ دفاعی و بیوشیمیایی ارقام مختلف گوجه‌فرنگی در مقابل گیاه انگلی سس زراعی دو آزمایش پیوسته در گلخانه تحقیقاتی و آزمایشگاه دانشگاه گنبد کاووس در تابستان سال ۱۳۹۸ به اجرا در آمد. بذر ارقام مختلف گوجه فرنگی (سی اچ، رد استون، سوپراوربانا ۱۱۳، پاپریک چری، کنیون، سوپر استون، پریمو، داناب، کایا، کانیون، کورال، ارلی اوربانا، سوپر چف، سوپرکوئین و سوپر ریو) از مراکز معتبر توزیع بذر ذر شهرستانهای گرگان و گنبد- استان گلستان تهیه شد. قبل از شروع آزمایش قوه نامیه همه ارقام بررسی و ۱۰۰ درصد گزارش شد. بذرهای سس زراعی نیز در پاییز ۱۳۹۷ از مزارع گوجه فرنگی شهرستان گنبد جمع آوری شدند و تا شروع آزمایش در دمای اتاق (تقریبا ۲۵ درجه سانتیگراد) نگهداری شدند. بررسی‌های اولیه نشان داد که بذرهای سس کمون داشتند، برای رفع کمون و حصول یکنواختی جوانه زنی، بذرها به مدت ۲۰ دقیقه در محلول اسید سولفوریک غلیظ قرار گرفتند.

آزمایش اول: غربال ارقام مقاوم و حساس گوجه فرنگی به سس زراعی: به منظور بررسی مقاومت ۱۵ رقم گوجه فرنگی، آزمایشی به صورت فاکتوریل بر پایه طرح کاملا تصادفی با هشت تکرار در دانشگاه گنبد کاووس انجام شد. ارقام گوجه‌فرنگی مورد بررسی شامل: سی اچ، رد استون، سوپراوربانا ۱۱۳، پاپریک چری، کنیون، سوپر استون، پریمو، داناب، کایا، کانیون، کورال، ارلی اوربانا، سوپر چف، سوپرکوئین و سوپر ریو بودند.

ابتدا گلدانهای پلاستیکی به قطر دهانه ۲۰ سانتیمتر و عمق ۱۵ سانتی‌متر، انتخاب و درون آن با ۱/۵ کیلوگرم خاک (بافت خاک سیلت-رسی- لومی؛ pH=۷/٦ ؛Ec =۱/۱ $ds.m^{-1}$ ؛N =۰/۱۱٪ ؛P=۱۲/۳ ppm ؛K =٤١٤ ppm) پر شد. در هرگلدان پنج عدد بذر گوجه فرنگی در عمق ۲ سانتی متر کاشته شد. کاشت بذرها در اواخر اردیبهشت ماه ۱۳۹۸ انجام شد. ۱۰ روز بعد از سبز شدن بذرهای گوجه فرنگی (مرحله دو تا چهار برگی) بوته تنک و به دو بوته در هر گلدان کاهش یافت. سپس ۱۵ عدد بذر سس زراعی (بذرهای خواب شکنی شده) در عمق پنج میلیمتری خاک و در مجاورت طوقه بوته‌های گوجه فرنگی کاشته شد (تیمار شاهد شامل گلدان‌های دارای ارقام مختلف و بدون آلودگی به سس زراعی بود). در صورت نیاز آبیاری گلدان‌ها انجام گرفت. آبیاری گلدان‌ها تا قبل از اتصال سس به بوته گوجه فرنگی به روش زیر گلدانی و بعد از آن از به روش متداول و از بالا انجام گرفت. میانگین دمای هوا در طول آزمایش ۱± ۲۷ درجه سانتی‌گراد بود. قبل از گلدهی بوته‌های گوجه فرنگی، نمونه‌برداری لازم جهت تعیین طول و وزن خشک ریشه و اندام هوایی گوجه فرنگی و همچنین تعداد هوستوریوم و وزن خشک سس زراعی انجام شد (Goldwasser et al., 2001).

آزمایش دوم: بررسی پاسخ دفاعی و بیوشیمیایی ارقام حساس و مقاوم گوجه فرنگی به سس: بر اساس نتایج آزمایش اول، یک رقم مقاوم و یک رقم حساس انتخاب شدند. این آزمایش به صورت فاکتوریل بر پایه طرح کاملاً تصادفی با هشت تکرار در گلخانه تحقیقاتی دانشگاه گنبد کاووس در اواخر مرداد سال ۱۳۹۸ انجام شد. کاشت بذرهای گوجه فرنگی و سس کاملا مشابه آزمایش اول انجام شد. بوته‌ها روزانه بررسی و زمان تشکیل هوستوریوم، به عنوان اولین زمان اتصال برای هر بوته در هر گلدان ثبت شد. از بوته‌های آلوده شده در زمان‌های صفر (پیش از اتصال سس)، ۱۲، ۲٤، ٤٨، ٦٠ ، ۱۲۰ و ۲٤۰ ساعت پس از اتصال، نمونه‌برداری گردید. همزمان از تیمار شاهد (بوته‌های بدون آلودگی به سس) نیز

نمونه برداری شد. در هر مرحله از ۳ بوته نمونه‌برداری و هر بوته کامل بدون ریشه به عنوان یک تکرار در نظر گرفته شد (Runyon et al., 2010).

پس از نمونه‌برداری، گیاهچه سس زراعی به دقت از میزبان جدا شده و نمونه‌ها برای بررسی‌های بیوشیمیایی به آزمایشگاه مرکزی دانشگاه گنبدکاووس منتقل و تا زمان بررسی در فریزر ۷۰- نگهداری شدند. در ادامه بر اساس دستورالعمل‌های موجود میزان فنل کل (Gao, 2000)، محتوای پرولین برگ (Bates et al., 1973)، قندهای محلول (Kochert, 1978) و فلاونوئید (Sarikurkcu et al., 2008) اندازه‌گیری شد.

برای سنجش میزان فعالیت آنزیم‌های دفاعی گایاکول پراکسیداز، کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز، عصاره سلولی ۰/۵ گرم از بافت گیاهی منجمد شده در نیتروژن مایع با استفاده از بافر فسفات ۵۰ میلی‌مولار (pH=۷) در دمای ٤ درجه سانتی‌گراد استخراج و سانتریفیوژ شد. سنجش فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز، کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز با استفاده از دستگاه اسپکتروفتومتری (Model 6300Jenway-UK) به‌ترتیب در طول موج ٤٧٠ نانومتر (In et al., 2007)، ٢٤٠ نانومتر (Dhindsa et al., 1981) و ٢٩٠ نانومتر (Nakano and Asadam 1987) بر حسب میکرومول بر گرم بافت تازه انجام شد.

آنالیز داده‌ها

هر دو آزمایش به روش فاکتوریل بر پایه طرح کاملا تصادفی در هشت تکرار آنالیز شد. تجزیه و تحلیل داده‌های حاصل از آزمایش با نرم‌افزار SAS (ver. 9) و مقایسه میانگین‌ها نیز به روش حداقل تفاوت معنی‌دار (LSD) انجام شد.

نتایج

ارزیابی مقاومت ارقام گوجه‌فرنگی به آلودگی سس زراعی: براساس نتایج تجزیه واریانس در کلیه صفات اندازه‌گیری شده تفاوت معنی‌داری در سطح احتمال یک درصد بین ارقام مورد بررسی مشاهده شد. همچنین آلودگی به سس زراعی تأثیر معنی‌داری (P<۰/۰۱) بر صفات مورد ارزیابی داشت. بررسی نتایج تجزیه واریانس اثرات متقابل رقم و آلودگی نیز نشان داد که طول ریشه، طول ساقه و وزن تر و خشک بوته‌های گوجه فرنگی، به‌طور معنی‌داری (P <۰/۰۵) تحت تأثیر اثر متقابل رقم×آلودگی قرار گرفتند (جدول ۱).

جدول ۱: تجزیه واریانس (میانگین مربعات) ارقام گوجه فرنگی و آلودگی به سس زراعی بر میانگین صفات زراعی اندازه‌گیری شده در گوجه فرنگی

تیمار	درجه آزادی	طول ساقه	طول ریشه	وزن تر کل	وزن خشک کل
رقم گوجه فرنگی(A)	١٤	٣٤٤/٠٢**	١٦٠٣/٥٨**	٨٥٧٥/١٨*	١٩/٩٢*
آلودگی به سس(B)	١	١١٧٥/٧٢**	٣٢٣/٥٢**	٥٥/٣٣**	٠/٩٩**
A*B	١٤	٨٠١/٣٣*	٤٠٦/٩٥*	٣٠/٤٢*	٢/٥٠*
خطا	٢١٠	٢٢/٣١	١٢/٤٨	٢٦٧/٩٣	٢١/٢٩

بیشترین طول ریشه گوجه فرنگی در شرایط شاهد بدون آلودگی در ارقام سی اچ، پاپریک چری، کایا و سوپر چف و کمترین آن در ارقام سوپر اوربانا و رد استون در شرایط آلوده به سس زراعی مشاهده شد.

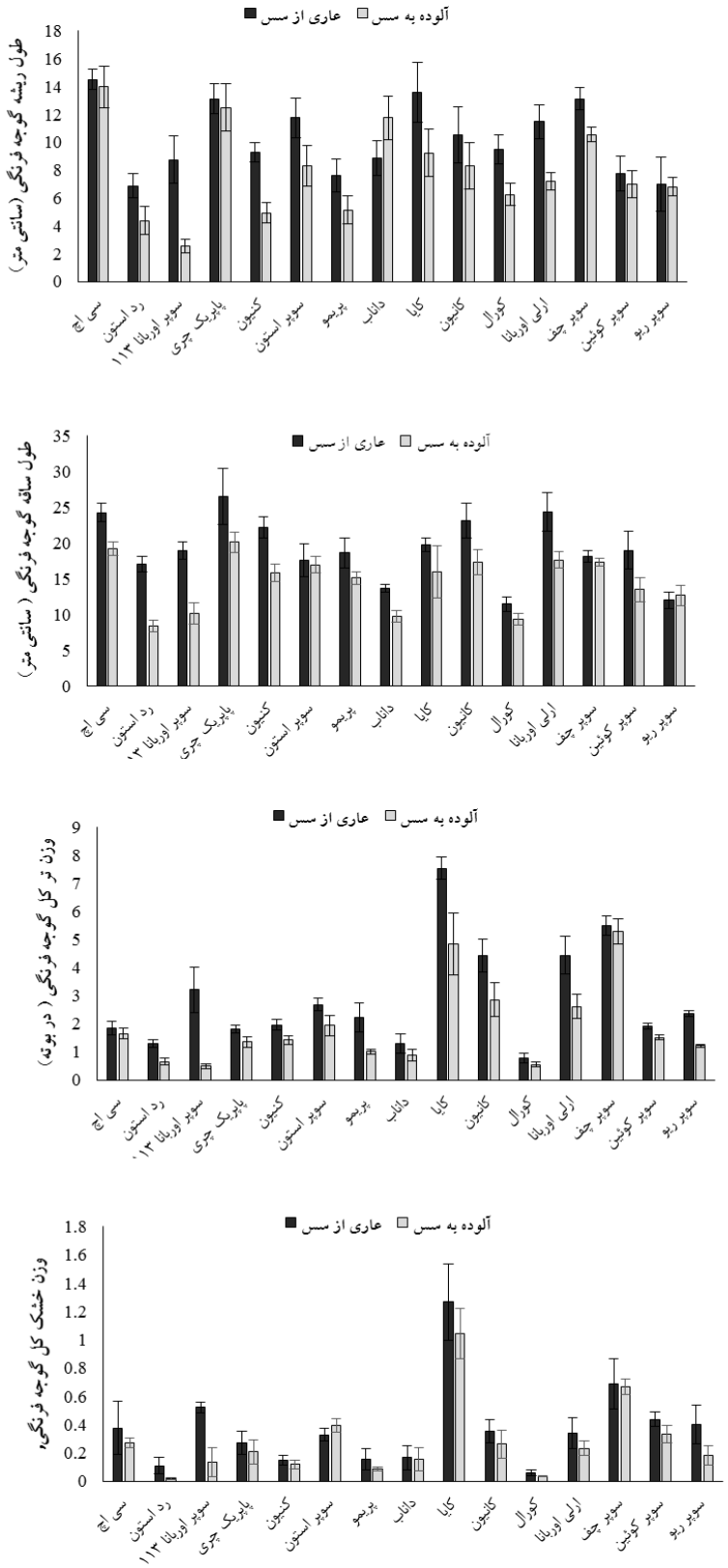
بیشترین میزان کاهش طول ریشه تحت تأثیر آلودگی به سس زراعی (۷۷ درصد) در رقم سوپراوربانا دیده شد (شکل ۱). بیشترین میزان طول ساقه گوجه فرنگی در ارقام سی اچ، پاپریک چری، ارلی اوربانا و کانیون در شرایط بدون آلودگی به سس زراعی مشاهده شد. آلودگی به سس زراعی سبب کاهش طول ساقه گوجه فرنگی شد؛ که البته در ارقام مختلف متفاوت بود. همانگونه که در شکل(۱) مشاهده می‌شود کمترین میزان کاهش طول ساقه تحت تأثیر آلودگی به سس زراعی در ارقام سوپر ریو، سوپرچف و سوپر استون دیده شد. در خصوص وزن تر بوته‌های گوجه فرنگی آلوده به سس، بیشترین میزان وزن تر بوته در رقم کایا در شرایط آلودگی و کمترین وزن تر بوته در ارقام کورال و سوپراوربانا در شرایط آلودگی به سس زراعی مشاهده شد. بیشترین میزان کاهش وزن تر بوته (۱۱۵ درصد) تحت تأثیر آلودگی به سس زراعی مربوط به رقم سوپر اوربانا بود که در مقایسه با تیمار عاری از سس زراعی به میزان ۱۱۵ درصد کاهش یافت. در بین این ارقام دو رقم سوپر چف و سی اچ کمترین میزان کاهش وزن تر بوته تحت تیمار آلودگی به سس زراعی در مقایسه با شاهد همان رقم در شرایط عاری از سس زراعی را به خود اختصاص دادند. در مورد وزن خشک بوته نیز روند مشابهی مشاهده شد و ارقام سوپر چف و سوپر اوربانا به ترتیب کمترین و بیشترین اختلاف را در میزان وزن خشک بوته در شرایط عاری و الوده به علف هرز داشتند.

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که وزن تر، وزن خشک و تعداد هوستوریوم سس زراعی در ارقام مختلف گوجه فرنگی اختلاف معنی‌داری داشتند (جدول ۲). به‌طورکلی سس زراعی در شرایط انگلی با رقم سوپر اوربانا وزن تر، وزن خشک و تعداد هوستوریوم بیشتری تولید نمود. کمترین وزن تر، وزن خشک و تعداد هوستوریوم در سس زراعی نیز در شرایط آلودگی با ارقام سوپر کویین، سوپر چف، ارلی اوربانا، کورال، پرایمو، کنییوم، سوپر کویین، سوپر چف، ارلی اوربانا دیده شد (شکل ۲).

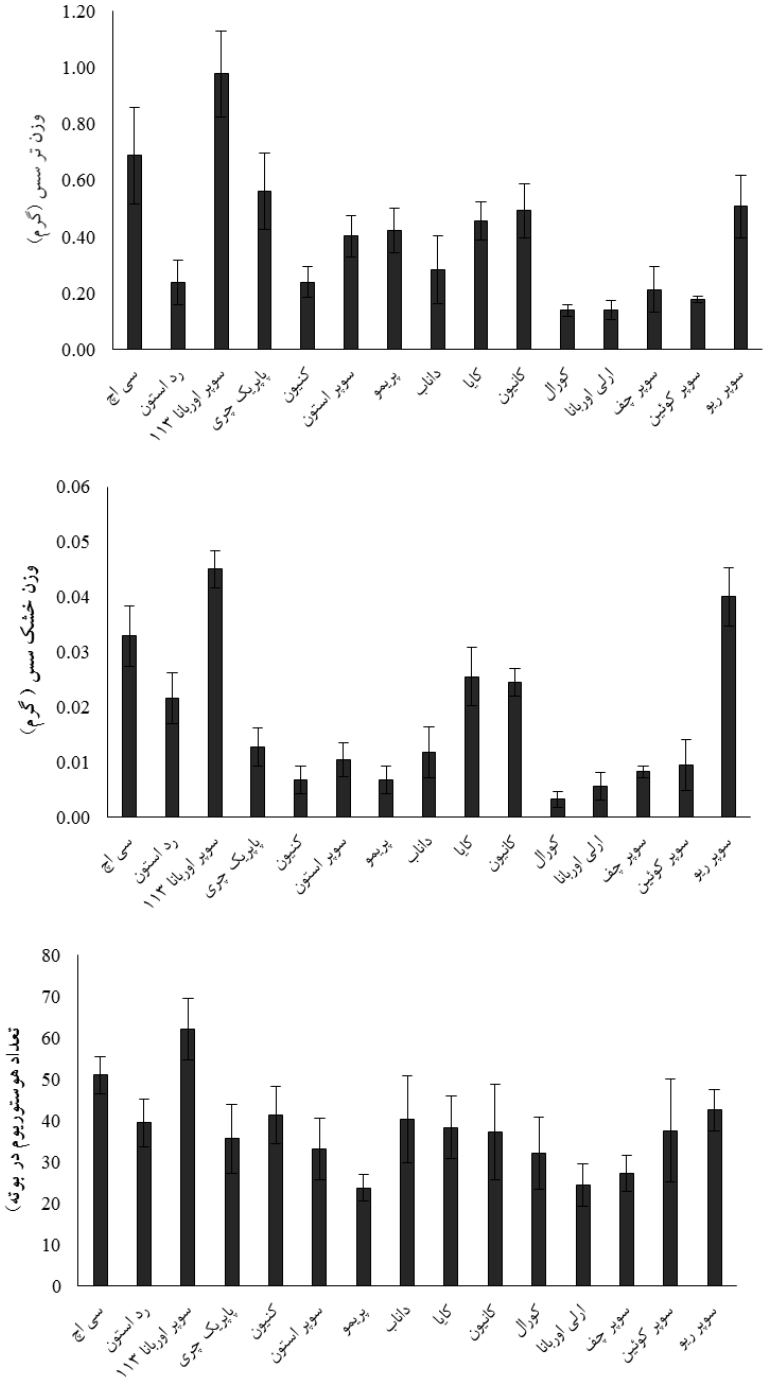
جدول ۲: تجزیه واریانس (میانگین مربعات) صفات مرتبط به سس زراعی در شرایط انگلی با ارقام مختلف گوجه فرنگی

تیمار	درجه آزادی	وزن تر سس	وزن خشک سس	تعداد هوستوریوم
تکرار	۷	۰/۲۲	۰/۰۰۳	۵۸۵/۰۲
تیمار	۱٤	۱/۵۱**	۰/۰۱۳**	۹۸٤/٤٦**
خطا	۱۱۹	۰/۰۱۲	۰/۰۰۳۷	٤٦۷/٦۳

بر اساس مجموع نتایج به‌دست آمده رقم سوپر اوربانا به‌عنوان حساس‌ترین رقم گوجه فرنگی و رقم سوپر چف به عنوان یکی از ارقام مقاوم به سس زراعی برای ادامه آزمایش و بررسی واکنش زیست-شیمیایی ارقام در شرایط آلودگی به سس انتخاب شدند.



شکل ۱: مقایسه میانگین اثر متقابل رقم و آلودگی با سس بر طول ریشه، طول ساقه، وزن تر و خشک بوته در ارقام مختلف گوجه فرنگی (میله‌ها نشان‌دهنده خطای معیار میانگین می‌باشد)

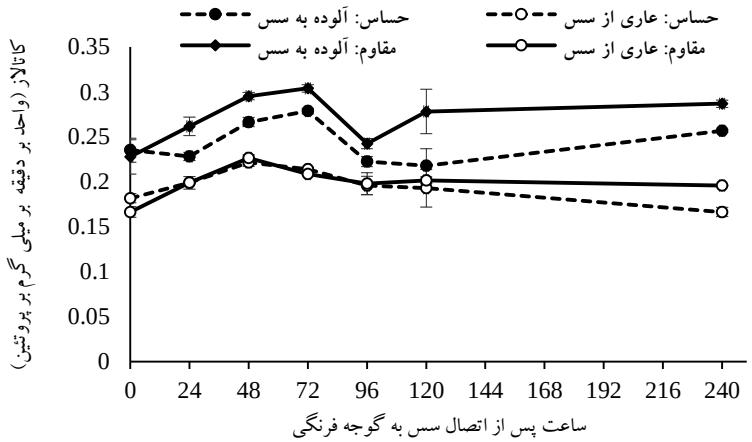


شکل ۲: مقایسه میانگین اثر آلودگی با سس بر وزن تر و خشک سس و تعداد هوستوریوم در ارقام مختلف گوجه فرنگی میله‌ها نشان دهنده خطای معیار میانگین می‌باشد.

ارزیابی پاسخ زیست-شیمیایی گیاهان حساس و مقاوم

آنزیم کاتالاز: با گذشت زمان میزان آنزیم کاتالاز در گیاه عاری از سس زراعی تا ٤٨ ساعت افزایش و بعد از آن تقریبا ثابت ماند. آلودگی به سس زراعی باعث افزایش معنی‌دار میزان آنزیم کاتالاز در مقایسه با تیمار بدون آلودگی به سس زراعی گردید. روند تغییرات میزان این آنزیم در گیاهان آلوده به سس زراعی مشابه با گیاهان عاری از سس زراعی بود، اما در گیاهان

آلوده به سس، میزان این آنزیم تا ۷۲ ساعت بعد از اتصال سس زراعی به میزبان افزایش و بعد از آن ثابت شد. در حالیکه همانطوریکه ذکر گردید در تیمار عاری از سس زراعی این روند تا ٤٨ روز بعد از اتصال، افزایشی و بعد ثابت شد. به طور کلی روند تغییرات میزان آنزیم کاتالاز در ارقام حساس و مقاوم نشان می‌دهد که میزان این آنزیم در رقم مقاوم در تمام مراحل نمونه‌برداری بیش از رقم حساس بود (شکل ۳).

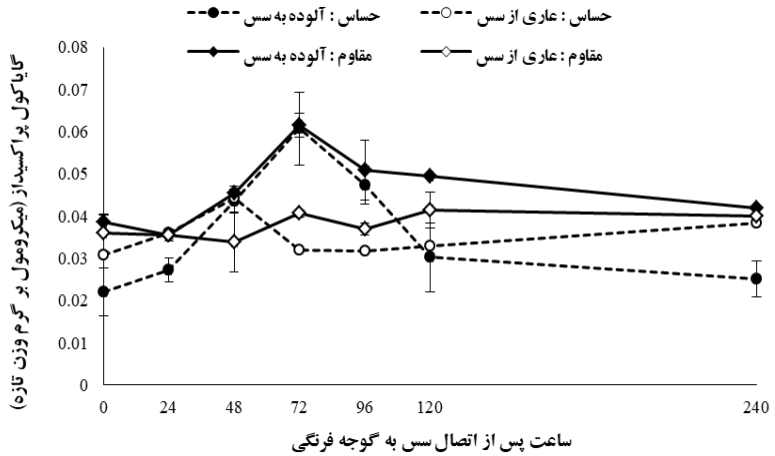


شکل ۳: تغییرات میزان آنزیم کاتالاز در زمان‌های پس از اتصال سس در بوته‌های گوجه‌فرنگی آلوده به سس و شاهد میله‌ها نشان دهنده خطای معیار میانگین می‌باشد.

آنزیم آسکوربات پراکسیداز: میزان آنزیم آسکوربات پراکسیداز در رقم مقاوم به‌طور معنی‌داری بیش از رقم حساس بود. همچنین پایش میزان این آنزیم در طی زمان در بوته‌های عاری و آلوده به سس زراعی حاکی از آن بود که در کل مراحل نمونه‌برداری میزان این آنزیم در بوته‌های آلوده به سس زراعی بیش از بوته‌های عاری از سس زراعی بود (شکل ٤).

شکل ٤: تغییرات میزان آنزیم آسکوربات پراکسیداز در زمان‌های پس از اتصال سس در ارقام حساس و مقاوم گوجه فرنگی در شرایط آلودگی و عدم آلودگی به سس (میله‌ها نشان دهنده خطای معیار میانگین می‌باشد).

آنزیم گایاکول پراکسیداز: میزان آنزیم گایاکول پراکسیداز در ارقام حساس و مقاوم در طی زمان تقریبا ثابت بود و در بعضی مراحل اختلاف معنی‌داری با هم نداشت. آلودگی به سس زراعی باعث افزایش میزان این آنزیم در ارقام حساس و مقاوم گردید. در رقم حساس در شرایط آلودگی به سس، میزان آنزیم گایاکول پراکسیداز تا ۷۲ ساعت بعد از اتصال، با شیب زیادی افزایش یافت. اما از این زمان تا ۱۲۰ ساعت پس از اتصال به صورت خطی کاهش یافت و بعد از آن ثابت ماند. در رقم مقاوم آلوده به سس زراعی مشابه رقم حساس آلوده به سس زراعی میزان آنزیم گایاکول پراکسیداز تا ۷۲ ساعت بعد از اتصال به شکل خطی افزایش یافت و بعد از آن با یک روند کاهشی جزیی مواجه شد و در نهایت ثابت باقی ماند (شکل ۵). همانگونه که در شکل ملاحظه می‌شود در مراحل آخر نمونه‌برداری بیشترین میزان آنزیم گایاکول پراکسیداز در رقم مقاوم آلوده به سس زراعی و کمترین آن در رقم حساس آلوده به سس زراعی مشاهده گردید.

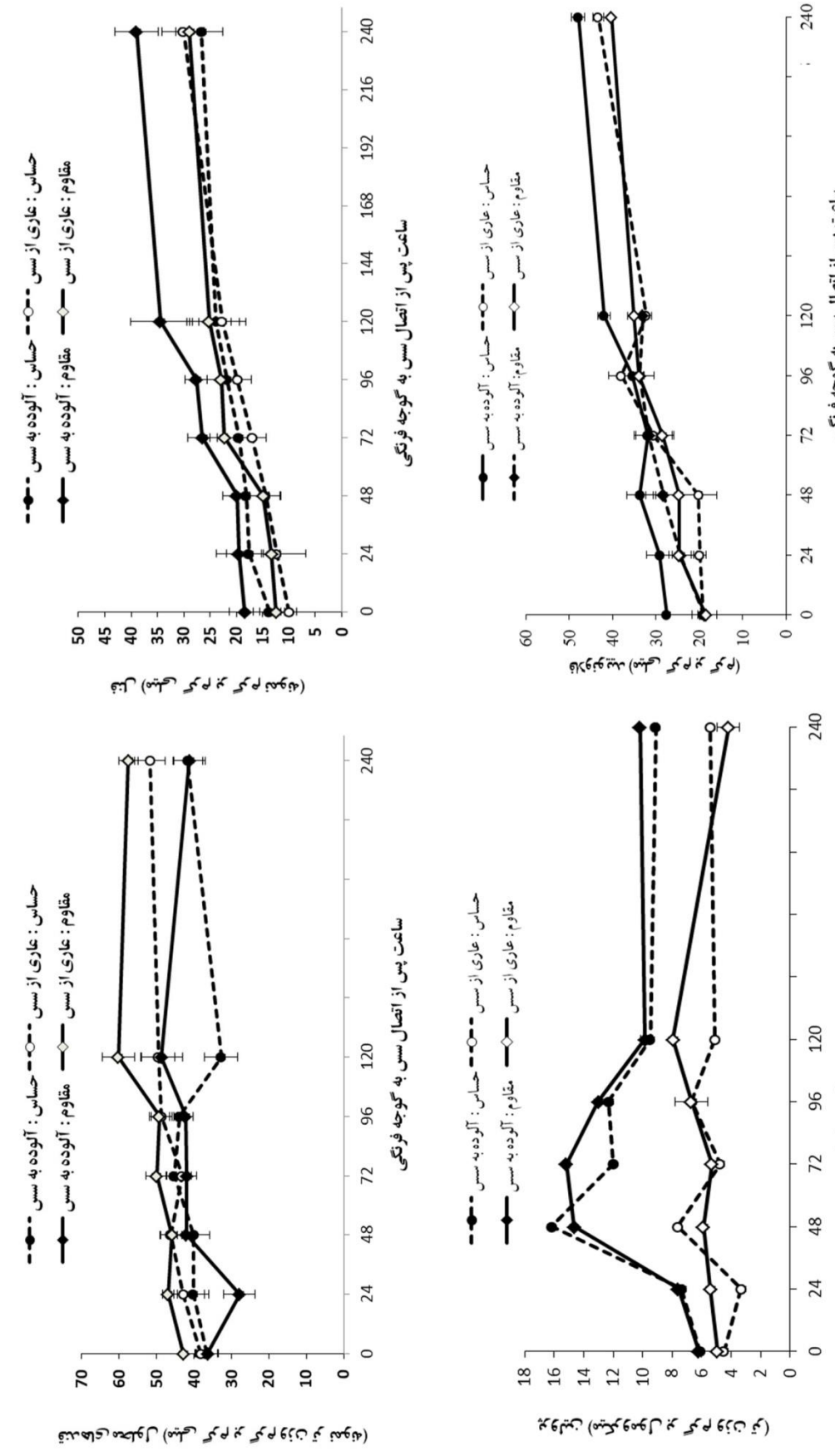


شکل ۵: تغییرات میزان آنزیم گایاکول پراکسیداز در زمان‌های پس از اتصال سس در ارقام حساس و مقاوم گوجه‌فرنگی در شرایط آلودگی و عدم آلودگی به سس (میله‌ها نشان دهنده خطای معیار میانگین می‌باشد).

فنل کل: میزان فنل کل در هر دو رقم حساس و مقاوم کمترین در ابتدای آزمایش مشاهده شد و با گذشت زمان پس از اتصال سس زراعی میزان فنل به تدریج افزایش نشان داد و ۲٤۰ ساعت پس از شروع آزمایش به بیشترین مقدار خود رسید. با توجه به شکل می‌توان گفت بیشترین میزان فنل کل در کلیه مراحل نمونه‌برداری در رقم مقاوم آلوده به سس زراعی دیده شد که اختلاف معنی‌داری با سه تیمار دیگر داشت. (شکل ٦-الف).

قندهای محلول: به طور کلی در همه میزان قندهای محلول در رقم مقاوم عاری از سس زراعی بیش از سایر تیمارها بود. به طور کلی کمترین میزان قندهای محلول در مرحله آخر نمونه‌برداری در تیمار آلودگی به سس زراعی در هر دو رقم حساس و مقاوم دیده شد (شکل ٦-ب).

میزان فلاوونویید: با گذشت زمان از اتصال سس زراعی به میزبان، میزان فلاونویید افزایش یافت. نکته قبل توجه این بود که در مرحله آخر نمونه‌برداری میزان فلاونویید در رقم حساس آلوده به سس زراعی به‌طور معنی‌داری بیش از سایر تیمارها بود (شکل ٦-ج).



شکل ۶: تغییرات (الف) محتوی کل فنل، (ب) میزان قندهای محلول، (ج) مقدار فلاونوئید و (د) میزان پرولین در زمان‌های پس از اتصال سس در ارقام حساس و مقاوم گوجه فرنگی در شرایط آلودگی و عدم آلودگی به سس (میله‌ها نشان دهنده خطای معیار میانگین می‌باشد).

محتوای پرولین: آلودگی به سس زراعی باعث افزایش قابل توجه محتوی پرولین در ارقام حساس و مقاوم گردید. در رقم حساس در شرایط آلودگی به سس، محتوی پرولین تا ٤٨ ساعت بعد از اتصال، با شیب زیادی افزایش یافت. اما از این زمان تا ۱۲۰ ساعت پس از اتصال به صورت خطی کاهش یافت و بعد از آن ثابت ماند. در رقم مقاوم آلوده به سس زراعی مشابه رقم حساس آلوده به سس زراعی محتوی پرولین تا ٤٨ ساعت بعد از اتصال به شکل خطی افزایش یافت و تا ۷۲ ساعت پس از اتصال در حداکثر مقدار خود باقی ماند. بعد از آن تا ۱۲۰ ساعت پس از اتصال با یک روند کاهشی مواجه شد و در نهایت ثابت باقی ماند. در مراحل آخر نمونه‌برداری بیشترین محتوی پرولین در تیمار رقم مقاوم و حساس آلوده به سس زراعی و کمترین آن در تیمار رقم مقاوم و حساس عاری از سس زراعی مشاهده گردید (شکل ٦-د).

بحث

گیاهان برای از بین بردن اثر رادیکال‌های آزاد ناشی از تنش‌های زنده و غیرزنده، سازوکارهای دفاعی خود را به کار می‌گیرند. در این میان نقش چندین آنزیم از جمله پراکسیداز، کاتالاز، سوپراکساید دیسموتاز، پلی فنل اکسیداز و ترکیباتی شبیه به فنل از انواع متابولیت‌های ثانویه که در پاسخ به تنش در گیاهان تجمع می‌یابند به اثبات رسیده است (Liu et al., 2008).

نتایج این بررسی نشان داد که پتانسیل دو رقم حساس و مقاوم در القای فعالیت آنزیم کاتالاز متفاوت است. اگرچه در این تحقیق میزان H_2O_2 تولید شده در بافت اندازه‌گیری نشده است، اما فعالیت بالای آنزیم کاتالاز در رقم مقاوم، بیانگر تولید بالای گونه‌های فعال اکسیژن در این رقم در برابر آلودگی با گیاه انگلی سس می‌باشد. مطالعات نشان داد که آنزیم کاتالاز، آنزیم اصلی جاروب کننده H_2O_2 تولیدشده طی اعمال تنش در گیاه است. اگر چه H_2O_2 در غلظت بالا برای گیاه سمی می‌باشد اما در میزان‌های پایین می‌تواند نقش مولکول سیگنال در القای مرگ سلولی و فعال‌سازی ژن‌های مرتبط با بیماری‌زایی در گیاه داشته باشد (Chen et al., 2009).

میزان آنزیم آسکوربات پراکسیداز در رقم مقاوم به طور معنی‌داری بیش از رقم حساس بود. بالاتر بودن میزان این آنزیم در رقم مقاوم نشان دهنده نقش فعال آنزیم آسکوربات پراکسیداز در پروسه‌ی مقاومت در برابر انگل سس زراعی می باشد (Ahmadi musavi et al., 2017). همانگونه که ذکر گردید فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در گیاه آلوده به سس نسبت به گیاه شاهد عاری از سس افزایش قابل توجهی نشان داد. نتایج مشابهی در مورد گیاه *Chromolaena odorata* (Pradeep et al., 2014) و گیاه ریحان (Ahmadi musavi et al., 2017) آلوده به سس ارائه شده است. آسکوربیک به‌عنوان سوبسترای بسیاری از پراکسیدازها می‌باشد و یکی از اجزای اصلی چرخه آسکوربات-گلوتاتیون و چرخه آب-آب بوده و در سرکوب کردن H_2O_2 در کلروپلاست، سیتوزول، پراکسی‌زوم و آپوپلاست بسیار موثر است (Kuzniak, 2004؛ Abdul Jaleel et al., 2009). آسکوربات هم‌چنین می‌تواند در واکنش مستقیم با گونه‌های اکسیژن فعال نظیر سوپراکسید با رادیکال هیدروکسیل اکسید شود و یا به‌عنوان عامل احیاء کننده در بازسازی مجدد آلفا توکوفرول (آنتی‌اکسیدان باند شده با غشاء) به‌کار گرفته شود و موجب حفاظت از غشاء در برابر تنش اکسیداتیو گردد (Parida and Das, 2005, Jithesh et al.,2006). آنزیم آسکوربات پراکسیداز در چرخه مهار و گلوتاتیون-آسکوربات نقش موثری در جمع آوری پراکسید

هیدروژن ایفاء می‌کند (Mittler, 2002). آنزیم APX آنزیم کلیدی در جاروب نمودن گونه‌های اکسیژن فعال می‌باشد. این ممانعت نقش مهمی را در افزایش سطح ROS ایفاء نموده و به موجب آن سبب القای مرگ سلولی و سایر پاسخ‌های دفاعی در طی حمله بیمارگر می‌گردد (Mittler et al., 1999).

آلودگی به سس زراعی باعث افزایش میزان آنزیم گایاکول پراکسیداز در ارقام حساس و مقاوم گردید. آنزیم پراکسیداز در شماری از عملکردهای متابولیکی اولیه و ثانویه مختلف از جمله در تنفس گیاهان عالی، از طریق اکسیداتیو متابولیت‌ها با واسطه پراکسید هیدروژن به‌عنوان پذیرنده الکترون، لیگنینی شدن و اکسیداسیون فنول‌ها و رسوب مواد فنولی بر روی دیواره‌های سلولی در طی واکنش‌های مقاومت نقش دارد (Bhuiyan et al., 2009). همچنین این آنزیم نقش مهمی در حذف و سمیت زدایی H_2O_2 در سلول‌های آسیب دیده دارد. Sasaki و همکاران (۲۰۰٤) فعالیت POX به‌عنوان پاسخ اولیه و زود هنگام در تعامل بین گیاه-بیمارگر می‌باشد، به‌طوری‌که افزایش فعالیت این آنزیم با مقدار H_2O_2 گیاهان در هنگام تنش رابطه‌ی مستقیمی دارد.

کاهش مقدر این آنزیم در تیمارهای عاری از سس زراعی نشان‌دهنده نیاز کمتر این گیاهان در به دام انداختن ROS می‌باشد. Pradeep و همکاران (۲۰۱٤) نشان دادند که میزان آنزیم گایاکول پراکسیداز در بوته‌های *C. odorata* آلوده به سس نسبت به شاهد افزایش می‌یابد. همچنین Ahmadi Mousavi و همکاران (۲۰۱۷) نیز افزایش میزان این آنزیم در گیاه ریحان آلوده به سس زراعی را گزارش نموده‌اند. همانگونه که ذکر شد گیاهان قادرند با مکانیسم‌های متعددی شامل ساختارهای پیش ساخته و یا واکنش‌های القایی در برابر تنش‌ها از خود دفاع کنند. فعال شدن مسیر فنیل پروپانوییدی، تولید مولکول‌های سیگنال‌رسان خاص مانند سالیسیلیک اسید و جازمونیک اسید و نیز تجمع ترکیبات و یا پروتئین‌های با خاصیت ضد میکروبی مانند فیتوالکسین‌ها و یا پروتئین‌های وابسته به بیماری‌زایی، مهم‌ترین واکنش‌های القایی در گیاهان می‌باشند (Halim et al., 2004). واکنش‌های القایی شامل تولید گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) در نتیجه بسیاری از تنش‌های محیطی (Canadan and Tarhan, 2003) و تنش‌های زیستی مانند حمله سس به گیاه میزبان (Furst et al., 2016) رخ می‌دهد. برای کنترل تولید این گونه‌های اکسیژن فعال در گیاه، سیستم آنزیمی گیاه فعال شده و با تولید آنزیم‌های آنتی اکسیدان مانع از آسیب اکسیداتیو به سلول می‌گردد. موثرترین این آنزیم‌ها عبارتند از سوپر اکسید دیسموتاز (SOD)، گایاکول پراکسیداز (GPX)، آسکوربات پراکسیداز (APX)، کاتالاز (CAT) و پلی فنل اکسیداز (PPO) (Sudhaker et al., 2001; Lio et al., 2008; Koocheki et al., 2004). تعادل بین تولید ROS و فعالیت این آنزیم‌ها بروز سیگنال‌دهی اکسیداتیو و یا مرگ سلول را تعیین می‌کند. (Skyba et al., 2012). توانایی به دام انداختن ROS و کاهش اثرات تخریبی آنها با تحمل گیاهان در ارتباط است (Gill and Tuteja, 2010).

نتایج تحقیق حاضر در خصوص افرایش مقدار محتویات فنولی با نتایج سایر محققین منطبق می‌باشد. افزایش میزان ترکیبات فنولی و فلاوونوییدی و به موازات آن، افزایش قابل توجه میزان فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمینولیاز (PAL) و پلی فنول اکسیداز (PPO) در گیاه ریحان آلوده به سس زراعی گزارش شده است (Ahmadi Musavi et al., 2017). همچنین نتایج مشابهی در مورد افزایش میزان آنزیم پلی فنول اکسیداز در گیاه *Chromolaena odorata* آلوده به سس *C. chinensis* نسبت به شاهد بدون آلودگی

مشاهده شده است (Pradeep et al., 2014). ترکیبات فنولی از جمله متابولیت‌های ثانویه‌ی دخیل در ساز وکارهای دفاعی در گیاهان می‌باشند و آنزیم PPO مسئول سنتز و تجمع این مواد در گیاهان (Vaughn and Duke, 1984) و آنزیم PAL آنزیم اولیه و کلیدی در مسیر دفاعی فنیل پروپانویید می‌باشد (Lattanzio et al., 2006). بنابراین همبستگی نزدیکی بین افزایش فعالیت آنزیم‌های PPO و PAL و میزان ترکیبات فنولی وجود دارد (Lattanzio et al., 2006). بر اساس مطالعات انجام شده واکنش مقاومت در ارقام مقاوم گوجه‌فرنگی در برابر سس *C. reflexa*، به علت طویل شدن سلول‌های هیپودرمی میزبان و متعاقب آن وقوع واکنش شبه فوق حساسیت و تجمع مواد فنولی و پراکسیدازها در محل اتصال سس می‌باشد که به عنوان یک مانع فیزیکی از تولید و نقوذ هوستوریوم‌های سس جلوگیری به عمل می‌آورد (Albert et al., 2006).

تحقیقات نشان داده است که تنش خشکی در گیاهان سبب افزایش قندهای محلول موجود در گیاهان مقاوم نسبت به گیاهان حساس به خشکی می‌گردد. این افزایش در قندهای محلول تحت تاثیر تنش خشکی به کاتابولیسم پلی‌ساکاریدها نسبت داده شده است (Fazeli et al., 2006). همچنین مطالعات نشان داده است که تجمع اسمولیت‌های کلیدی مانند پرولین، قندهای محلول و یون‌هایی مانند پتاسیم طی تنش خشکی می‌تواند علاوه بر کاهش پتانسیل اسمزی سلول و کمک به جذب آب، در پایدارسازی ساختار غشای سلولی نقش مهمی ایفا کند. بنابراین افزایش قندهای محلول یکی از مکانیسم‌های مهم مقاومت به خشکی در گیاهان می‌باشد (Szabados and Savoure, 2009). اما در مورد آلودگی با سس نتایج متفاوتی مشاهده شده است. بر اساس مطالعات انجام شده در گیاه *Chromolaena odorata* آلوده به سس، میزان قندهای محلول کاهش می‌یابد اما میزان آن از میزان قند محلول موجود در گیاه انگلی بیشتر است (Pradeep et al., 2014). تحقیقات نشان داده است که مقدار کربوهیدرات‌های محلول و نیز تک تک قندها در گیاهانی که مورد حمله بیمارگرهای قارچی قرار می‌گیرند تحت تاثیر مکانیسم‌های خودتنظیمی گیاه و مداخله بیمارگر قرار می‌گیرد. همچنین حمله بیمارگرها به گیاهان سبب ایجاد تغییراتی در متابولیسم قندها در گیاهان می‌شود که وابسته به نوع رابطه میزبان-بیمارگر می‌باشد (Morkunas and Ratajczak, 2013). دلایل متعددی برای ایجاد تغییرات کمی و کیفی در قندهای موجود در بافت گیاه ارائه شده است که می‌توان به مصرف آن به عنوان منبع انرژی و یا اهداف ساختاری، جذب آن توسط بیمارگر و نیز بازداری از فتوسنتز اشاره نمود. همچنین کاهش مقدار قند در بافت‌های سالم را می‌توان به انتقال آن به بافت محل آلودگی به عنوان یک منبع تغذیه‌ای نسبت داد. بنابراین در پاتوسیستم‌های متفاوت افزایش یا کاهش قندهای محلول در اثر آلودگی مشاهده شده است (Berger et al., 2007).

میزان فلاونویید در رقم حساس آلوده به سس زراعی به طور معنی‌داری بیش از سایر تیمارها بود. تحقیقات نشان داده است که میزان ترکیبات فلاوونوییدی در گیاه C. odorata آلوده به سس، بیشتر از گیاه شاهد عاری از سس بود (Pradeep et al., 2014). همچنین نتایج مشابهی در مورد افزایش ترکیبات فنولی و فلاوونوییدها در گیاه ریحان آلوده به سس گزارش شده است (Ahmadi Musavi et al., 2017). فلاوونوییدها نقش مهمی در سیستم دفاعی گیاه ایفا مایند. همچنین این ترکیب بر مقاومت گیاهان در برابر شرایط محیطی تاثیر بسزایی دارد (Raza and Murthy, 1988).

آلودگی به سس زراعی باعث افزایش قابل توجه محتوی پرولین در ارقام حساس و مقاوم گردید. پرولین نوعی ایمینواسید با چندین نقش است که سبب تحمل گیاه در برابر تنش‌های غیر زیستی می‌گردد (Lehmann et al., 2010; Szabados and Savoure, 2010). این ماده همچنین نقش مهمی در دفاع گیاه در برابر بیمارگرهای زنده دارد (Cecchini et al., 2011; Senthil-Kumar and Mysore, 2012). افزایش میزان ستتز پرولین و کاهش کاتابولیسم آن، سبب افزایش مقدار آن در گیاه طی تنش‌های غیر زیستی می گردند (Verbruggen and Hermans, 2008). تجقیقات نشان داده است که میزان پرولین در گیاه *Arabidopsis thaliana* آلوده به بیمارگرها افزایش می‌یابد (Verslues and Sharma, 2010). مطالعات نشان داده است که پس از حمله بیمارگر به گیاه، گیاه تلاش می کند تا سطح پرولین را در سلول‌های محل آلودگی که در معرض مرگ القا شده سلولی هستند حفظ نماید (Qamar et al., 2015). پرولین سبب کاهش وقوع مرگ سلولی در سلول‌های مخمری (Chen et al., 2006)، گیاهی (Banu et al., 2009) و جانوری (Krishnan et al., 2008) می گردد. بررسی‌ها نشان داده است که آلودگی گیاهان به ویروس‌ها نیز بر میزان متابولیسم پرولین تاثیرگذار است (Xu et al., 2008). Pradeep و همکاران (۲۰۱٤) نشان دادند که میزان پروتئین‌های محلول در گیاهان *Chromolaena odorata* آلوده به سس، نسبت به گیاهان شاهد افزایش یافت.

نتیجه‌گیری نهایی

تولید بیش از حد اکسیژن فعال (ROS) از تبعات تنش‌های محیطی و بیولوژیکی (از جمله آلودگی میزبان به *Cuscuta* sp) است. برای کنترل سطح اکسیژن فعال و محافظت سلول‌ها در برابر آسیب اکسیداتیو، گیاهان دارای سیستم آنتی اکسیدانی آنزیمی (سوپراکسید دیسموتاز، گایاکول پراکسیداز، آسکوربات پراکسیداز، کاتالاز و پلی فنل اکسیداز) هستند. در واقع تعادل بین تولید ROS و فعالیت‌های آنتی اکسیدان آنزیمی تعیین کننده وقوع آسیب اکسیداتیو است. تحقیق حاضر نشان داد که آنزیم‌های دفاعی کاتالاز، گایاکول پراکسیداز و آسکوربات پراکسیداز در هر دو رقم حساس و مقاوم تحت تاثیر آلودگی به سس القا می‌شوند؛ اما میزان افزایش میزان این آنزیم‌ها در رقم مقاوم بیشتر از رقم حساس است.

همچنین نتایج این تحقیق نیز نشان داد که آلودگی به سس زراعی بر پاسخ بیوشیمیایی گیاه گوجه‌فرنگی نیز تاثیر معنی‌داری دارد. به طوری که میزان فنل کل در همه تیمارها تا ۱۲۰ ساعت بعد از اتصال روند افزایشی داشت و بیشترین میزان آن در رقم مقاوم آلوده به سس زراعی دیده شد. همچنین میزان پرولین نیز در گیاهان حساس و مقاوم آلوده به سس زراعی بیش از گیاهان شاهد بود. در مجموع نتایج این تحقیق نشان داد که آلودگی با گیاه انگلی سس زراعی سبب القای سیستم دفاعی در گیاهان و افزایش تولید پرولین، فنل کل و فلاوونویید میزبان می‌شود؛که میزان آن در رقم مقاوم بیشتر از رقم حساس است.

References

Abdul Jaleel, C., Riadh, K., Gopi, R., Manivannan, P., Ines, J., Al-Juburi, H.J., Chang-Xing, Z., Hong-Bo, S. and Panneerselvam, R. (2009). Antioxidant defense responses: physiological plasticity in higher plants under abiotic constrains. Acta Physiologiae Plantarum. 31: 427-436.

Ahmadi Mousavi, E., Nasibi, F., Manouchehri Kalantari, K.H., and Oloumi, H. (2017). Stimulation effect of carrageenan on enzymatic defense system of sweet basil against *Cuscuta campestris* infection, Journal of Plant Interactions. 12 (1): 286-294.

Albert M., Belastegui-Macadam X. and Kaldenhoff, R. (2006). An attack of the

plant parasite *Cuscuta reflexa* induces the expression of attAGP, an attachment protein of the host tomato. The Plant Journal. 48: 548–556.

Albert M., Werner, M., Proksch, P., Fry, S.C. and Kaldenhoff, R. (2004). The cell wall-modifying xyloglucan endotransglycosylase/hydrolase LeXTH1 is expressed during the defence reaction of tomato against the plant parasite *Cuscuta reflexa*. Plant Biology. 6: 402–407.

Albert, M. 2005. Studien zur Interaktion des Pflanzlichen Parasiten *Cuscuta Reflexa* mit dem In kompatiblen Wirt *Lycopersicum esculentum*. Ph.D. thesis, Technische Universität Darmstadt, Darmstadt. (With English Abstract).

Asan, H., and Özen, H. (2016). The effect of *Cuscuta babylonica* Aucher (Cuscuta) parasitism on the phenolic contents of *Carthamus glaucus* Bieb. subsp. glaucus. Iğdır. Journal of the Institute of Science & Technology. 6 (4): 31-39.

Bates, L.S., Waldern, R.P. and Tear, I.D. (1973). Rapid determination of free proline for water stress studies. Plant and Soil. 39: 205-207.

Banu, N.A., Hoque, A., Watanabe-Sugimoto, M., Matsuoka, K., Nakamura, Y., Shimoishi, Y. and Murata, Y. (2009). Proline and glycinebetaine induce antioxidant defense gene expression and suppress cell death in cultured tobacco cells under salt stress. Journal of Plant Physiology. 166: 146–156.

Berger, S., Sinha, A.K., and Roitsch, T. (2007). Plant physiology meets phytopathology: plant primary metabolism and plant–pathogen interaction. Journal of Experimental Botany. 58: 4019–4026.

Bhuiyan, N.H., Selvaraj, G., Wei, Y. and king, J. (2009). Role of lignifications in plant defenses. Plant signaling & Behavior. 4: 158-159.

Candan, N. and Tarhan, L. (2003). The correlation between antioxidant enzyme activities and lipid peroxidation levels in *Mentha pulegium* organs grown in Ca2+, Mg2+, Cu2+, Zn2+ and Mn2+ stress conditions. Plant Science. 165:769–776.

Cecchini, N.M., Monteoliva, M.I. and Alvarez, M.E. (2011). Proline dehydrogenase contributes to pathogen defense in Arabidopsis. Plant Physiology. 155: 1947–1959.

Chen, Z., Zheng, Z., Huang, J., Lai, Z. and Fan, B. (2009). Biosynthesis of salicylic acid in plants. Plant Signaling and Behavior. 4: 493–496.

Chen, C., Wanduragala, S., Becker, D.F. and Dickman, M.B. (2006). Tomato QM- like protein protects *Saccharomyces cerevisiae* cells against oxidative stress by regulating intracellular proline levels. Applied Environmental Microbiology. 72:4001–4006.

Dhindsa, R.S. and Motowe, W. (1981). Drought tolerance in two mosses: correlation with enzymatic defense against lipid peroxidation. Journal of Experimental Botany. 32: 79-91.

Fallahpour, F., Koocheki, A.R., Nasiri Mahalati, M. and Falahati Rastgar, M. (2013). Evaluation of resistance of commercial sugar beet cultivars to Dodder weeds (*Cuscuta campestris*). Iranian Journal of Field Crops Research. 11(2): 208-214.

Fazeli, F., Ghorbanli, M. and Niknam, V. (2006). Effect of drought on water relations, growth and solute accumulation in two Sesame cultivars. Pakistan Journal of Biological Science, 9: 1829-1835.

Fürst, U., Hegenauer, V., Kaiser, B., Korner, M., Welz, M., Albert, A. (2016). Parasitic Cuscuta factor(s) and the detection by tomato initiates plant defense. Communicative and Integrative Biology. 9: e1244590–4.

Gao, W.J. (2000). The Experimental Technology of Plant Physiology. World Book Press, Xian, pp: 89-258.

Gill, S.S. and Tuteja, N. (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. Plant Physiology and Biochemistry. 48(12): 909–930.

Goldwasser, Y., Lanini, W.H. and Worbel, R.T. (2001). Tolerance of

tomato varieties to lespedeza dodder. Weed Science. 49: 520-523.

Halim, V.A., Hunger, A., Macioszck, V., Landgraf, P., Nurnberger, T., Scheel, D. and Rosahlm S. (2004). The oligopeptide elicitor Pep-13 induces salicylic acid-dependent and independent defense reactions in potato. Physiological and Molecular Plant Pathology. 64: 311–318.

Jithesh, S.R., Prashanth, K.R., Sivaprakash, S. and Ajayk, P. (2006). Antioxidative response mechanisms in halophytes: their role in stress defence. Journal of Genetics. 85: 87-97.

Ihl, B. and Miersch, I. (1996). Susceptibility and resistanc of *Lycopersicon* to infection by Cuscuta. 6th International Parasitic Weed Symposium. Pages 600-605.

Ihl, B., Tutakhil, N., Hagen, A. and Jacob, F. (1988). Studies on *Cuscuta Reflexa* Roxb.7. Defense-mechanisms of *Lycopersicon esculentum* Mill. Flora 181, 383–393

In, B.C., Motomura, S., Inamoto, K. and Doi, M. (2007). Multi variant analysis of relation between pre harvest environmental factors, postharvest morphological and physiological factors and vase life of cut Asomi Red Roses. Japanese Society for Horticultural Science. 76: 66-72.

Karimi, H. (2001). Weed Plants in Iran. Academic Publication Center, Tehran. 419 pages.

Kochert, A. (1978). Carbohydrate determination by phenol-sulfuric acid method. In: Hellebust, J.A., Craige, J.S. (eds.), Handbook of Physiological and Biochemical Methods. Cambridge University Press, London. Pp: 95–97.

Koocheki, A., M. Nasiri, V. Jahanbin and Z. Feizabadi. (2004). Diversity of crop varieties. Desert Magazine. 9(1): 49-67.

Krishnan, N., Dickman, M.B. and Becker, D.F. (2008). Proline modulates the intracellular redox environment and protects mammalian cells against oxidative stress. Free Radical Biology and Medicine. 44: 671–681.

Kuzniak, E. (2004). Ascorbate and ascorbate-dependent enzymes in detached tomato leaves under conditions modulating the ascorbate pool. Acta Physiologiae Plantarum. 26(3): 1-6.

Lattanzio V, Lattanzio VMT, Cardinali A. (2006). Role of phenolics in the resistance mechanisms of plants against fungal pathogens and insects. Photochemistry Advanced Research. 2:23–67.

Lehmann, S., Funck, D., Szabados, L. and Rentsch, D. (2010). Proline metabolism and transport in plant development. Amino Acids. 39: 949–962.

Leide, J., Hildebrandt, U., Hartung, W., Riederer, M. and Vogg, G. (2012). Abscisic acid mediates the formation of a suberized stem scar tissue in tomato fruits. New Phytologist. 194: 402–415.

Lio, S., Weibin, R., Jing, L., Hua, X., Jingan, W., Yubao, G. and Jingguo, W. (2008). Biological control of phytopathogenic fungi by fatty acids. Mycopathologia. 166:93-102.

Liu J., Xie X., Du J., Sun J. and Bai X. (2008). Effects of simultaneous drought and heat stress on Kentucky bluegrass. Journal of Horticultural Science. 115: 190–195.

Löffler, C., Czygan, F. C. and Proksch, P. (1999). Role of indole-3-acetic acid in the interaction of the phanerogamic parasite Cuscuta and host plants. Plant Biology. 1: 613–617.

Mittler, R., Herr, E.H., Orvar, B.L., Van Camp, W., Willekens, H., Inzè, D. and Ellis, B.E. (1999). Transgenic tobacco plants with reduced capability to detoxify reactive oxygen intermediates are hyperresponsive to pathogen infection. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 96: 14165-14170. Montalbini, P. 1992.

Mittler, R. (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. Trends in Plant Science. 7: 405- 410.

Morkunas, I., Formela, M., Marczak, Ł., Stobiecki, M. and Bednarski, W. (2013). The mobilization of defence mechanisms in the early stages of pea seed germination against *Ascochyta pisi*. Protoplasma. 250: 63–75.

Nakano, Y. and Asada K. (1987). Purification of ascorbate peroxidase in

spinach chloroplasts; its inactivation in ascorbate-depleted medium and reactivation by monodehydroascorbate radical. Plant Cell Physiology. 28: 131-140

Parida, A.K. and Das, A.B. (2005). Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. Ecotoxicology and Environmental Safety. 60: 324-349.

Pradeep, D.P., Greeshma, G.M., Anil Kumar, V.S. and Murugan, K. (2014). Biochemistry of host parasite interaction – cuscuta chinensis lam. on *Chromolaena odorata* (l) king & h. E robins. A fundamental approach. Journal of Aquatic Biology and Fisheries. 2: 441-450.

Qamar A., Mysore, KS. and Senthil-Kumar, M. (2015). Role of proline and pyrroline-5-carboxylate metabolism in plant defense against invading pathogens. Frontiers in Plant Science. 6:503.

Rady A. (2007). Conventional and biotechnological approaches for control of parasitic weeds. In Vitro Cellular and Developmental Biology – Plant. 43: 304–317.

Rashed Mohasel, M.H, Mosavi, K, Valiolahpour, R and Haghighi, A. (2007). Principles of Weeds (Translation). University of Mashhad Press. 534.

Rashed Mohasel, M.H., Najafi, H. and Akbarnezhad, M. (2001). Weeds and Their Control (translation). Jahad Daneshgahi Press. 576p.

Raza, S.H. and Murthy, M.S.R. (1988). Air pollution tolerance index of certain plants of Nacharam Industrial Area, Hyderabad. Indian Journal of Botany. 11(1): 91-95.

Rispail N., Dita M.A., Gonzalez-Verdejo C., Perez-de-Luque A., Castillejo M.A., Prats E., Roman B., Jorri´n J. and Rubiales D. (2007). Plant resistance to parasitic plants: molecular approaches to an old foe. New Phytologist. 173: 703–712.

Runyon, J.B., Mescher, M.C., Felton, G.W. and De Moraes, C.M. (2010). Parasitism by *Cuscuta pentagona* sequentially induces JA and SA defence path- ways in tomato. Plant Cell Environment. 33: 290-303.

Sadeghi, B., Salari, M., Mirzaei, S., Panjehkeh, N. and Sabbagh, S.K. (2019). Evaluation of biochemical and molecular changes of tomato plants interacted with *Alternaria solani*. Iranian Journal of Plant Protection Science. 50(1): 49-60.

Sasaki, K., Iwai, T., Miraga, S., Kuroda, K., Seo, S., Mitsuhara, I., Miyasaka, A., Iwamo, M., Ito, H. and Matsui, H. (2004). Ten rice peroxidases redundantly respond to multiple stresses including infection with rice plant fungus. Plant and Cell Physiology. 45: 144-152.

Senthil-Kumar, M. and Mysore, K.S. (2012). Ornithine-delta-amino transferase and proline dehydrogenase genes playaroleinnon-hostdisease resistance by regulating pyrroline-5-carboxylate metabolism-induced hypersensitive response. Plant, Cell and Environment. 35: 1329-1343.

Sarikurkcu, C., Tepe, B., Daferera, D., Polissiou, M. and Harmandar, M. (2008). Studies on the antioxidant activity of the essential oil and methanol extract of Marrubium globosum subsp. globosum (Lamiaceae) by three different chemical assays. Bioresources Technology 99: 4239-4246.

Shooryabi, M., Izadi Darbandi, E., Rashed Mohassel, M.H. and Ganjeali, A. (2017). Screening the tolerance of tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) cultivars and landraces to Egyptian broomrape (*Orobanche aegyptiaca* pers.) under greenhouse conditions. Weed Research Journal. 9(2): 53-62.

Skyba, M., Petijov, L., Kosuth, J., Koleva, D.P., Ganeva, T.G., Kapchina-Toteva, V.M., and Cellrov, E. (2012). Oxidative stress and antioxidant response in *Hypericum perforatum* L. plants subjected to low temperature treat- ment. Journal of Plant Physiology. 169: 955–964.

Sudhakar, C., Lakshmi, A., and Giridarakumar, S. (2001). Changes in the antioxidant enzyme efficacy in two high yielding genotypes of mulberry

(*Morus alba* L.) under NaCl salinity. Plant Science. 161:613–619.

Swift, C.E. (2001). *Cuscta* and *Gramicca* species: Dodder-A plant parasite. Fort Collins: Colorado State Univerdity Cooperative Extension, TRI River Area.

Szabados, L. and Savoure, A. (2009). Proline: a multifunctional amino acid. Trends in Plant Science. 15: 89-97.

Szabados, L. and Savoure, A. (2010). Proline: a multifunctional amino acid. Trends in Plant Science. 15: 89–97.

Tokasi, S., Bannayan Aval, M., Mashhadi, H.R. and Ghanbari, A.L.I. (2014). Screening of resistance to Egyptlan Broomrape infection in tomato varieties. Planta Daninha. 32(1): 109-116.

Toth, P., Tancik, J.J. and Cagan, L. (2006). Distribution and harmfulness of field dodder (Cuscuta Campestris Yuncker) at sugar beet fields in Slovakia. Zbornik Matice srpske za prirodne nauke.110: 179-185.

Vaughn K.C., Duke, S.O. (1984). Function of polyphenol oxidase in higher plants. Physiologia Plantarum. 60:106–112.

Verbruggen, N., and Hermans, C. (2008). Proline accumulation in plants: a review. Amino Acids 35, 753–759.

Verslues, P.E. and Sharma, S. (2010). Proline metabolism and its implications for plant-environment interaction. Arabidopsis Book. 8:e0140.

Xu, P., Chen, F., Mannas, J.P., Feldman, T., Sumner, L.W. and Roossinck, M.J. (2008). Virus infection improves drought tolerance. New Phytologist. 180: 911-921.

Yang-han, L. 1994. *Cuscuta* species. In R. Labrada and C. parker (Eds.), Weed Management for Developing Countries (pp. 143-147). FAO plant production and protection paper 120. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization of the United Nations.