



مقاله پژوهشی

تغییرات هورمونی ناشی از آلودگی ویروس آبله آلو در درختان میوه هسته‌دار: مطالعه موردی هلو، زردآلو، آلو و بادام*

اعظم نیک‌بخت دهکردی^{۱*}، مانوئل رویو^۲ و پدرو مارتینز-گومز^۲

(تاریخ دریافت: ۱۴۰۳/۰۹/۲۳، تاریخ پذیرش: ۱۴۰۳/۱۲/۲۷)

چکیده

بیماری شارکا که توسط ویروس آبله آلو (plum pox virus, PPV) ایجاد می‌شود، یکی از مهم‌ترین و مخرب‌ترین بیماری‌های ویروسی درختان میوه هسته‌دار جنس *Prunus* در سراسر جهان است. این مطالعه با هدف بررسی تأثیر آلودگی ویروس PPV بر تغییرات هورمونی در درختان میوه هسته‌دار شامل هلو، زردآلو، آلو، و بادام انجام شد. روش بررسی شامل اندازه‌گیری دقیق غلظت هورمون‌های مختلف با استفاده از تکنیک‌های کروماتوگرافی مایع با کارایی بالا (HPLC) بود. نتایج نشان داد که مایه‌زنی با PPV-D عمدتاً منجر به کاهش غلظت سیتوکینین tZ در گیاهان مورد بررسی شد، هرچند در یکی از نمونه‌ها افزایش غیرمعنی‌داری مشاهده شد. این کاهش در گیاه هلو "GF305" به طور معنی‌داری قابل توجه بود. همچنین، غلظت ایزوپنتیل آدنین (iP) در زردآلوی "Real fino" پس از مایه‌زنی، به طور معنی‌داری افزایش یافت. غلظت جیبرلین GA1 فقط در گیاه شاهد آلوی "Pollizo" مشاهده شد. غلظت جیبرلین GA3 در بادام "Garrigues" و آلوی "Pollizo" مایه‌زنی شده، به طور معنی‌داری کاهش یافت. غلظت جیبرلین GA4 در زردآلوی "Rojo Pasión" و هلوی "GF305" در گیاهان آلوده کمتر از شاهد بود، اما زردآلوی "Z506-7" پس از مایه‌زنی افزایش معنی‌داری نشان داد. بادام "Garrigues"، زردآلوی "Z506-7" و هلوی "GF305" پس از مایه‌زنی افزایش معنی‌داری در غلظت ایندول استیک نشان دادند. غلظت آپسیژیک اسید در "Real fino" و "GF305" آلوده و غلظت هورمون سالیسیلیک اسید در "Garrigues"، "Real fino" و "Pollizo" آلوده به طور معنی‌داری افزایش یافت. در "GF305"، هورمون جاسمونیک اسید در تیمار آلوده به طور معنی‌داری نسبت به تیمار شاهد کاهش یافت. برعکس، در "Garrigues" و "Pollizo"، سطح جاسمونیک اسید در تیمارهای آلوده افزایش معنی‌داری داشت. نتایج این تحقیق نشان داد که آلودگی به ویروس آبله آلو می‌تواند تأثیرات متفاوتی بر حسب گونه بر پروفایل هورمونی درختان میوه هسته‌دار داشته باشد.

واژه‌های کلیدی: بیماری ویروسی، شارکا، فیتوهورمون، کروماتوگرافی مایع با کارایی بالا، واکنش دفاعی گیاه.

* منتج از یک طرح تحقیقاتی

این پژوهش با حمایت پروژه‌های «تنظیم اپی‌ژنتیکی مقاومت به ویروس آبله آلو (Sharka) القا شده در هلو از طریق پیوند با بادام و کاربرد آن به عنوان میان‌پایه» (ALMOND*SHARKA) و «مقاومت در برابر ایزوله مارکوس ویروس آبله آلو (Sharka) در هلو» (RESHAPE) از وزارت علوم، نوآوری و دانشگاه‌های اسپانیا (MICIN) کدهای ۰۹۵۵۵۶-B-I-۰۰ و RTI۲۰۱۸-۰۹۵۵۵۶-B-I-۰۰ و PID۲۰۲۱-۱۲۳۷۶۴OB-I-۰۰ انجام شده است.

**مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: anikbakht@uk.ac.ir

^۱ استادیار، پژوهشگر فناوری و تولیدات گیاهی (RTIPP)، پژوهشگاه فضلی پور، وابسته به دانشگاه شهید باهنر کرمان، کرمان، صندوق پستی ۷۶۱۶۹۱۴۱۱۱، ایران.

^۲ به ترتیب دانشیار و استاد بخش اصلاح نباتات، مؤسسه CEBAS-CSIC، صندوق پستی ۱۶۴، کد پستی E-30100، اسپیناردو، مورسیا، اسپانیا.



DOI: 10.22034/ijpp.2025.2021828.470

Research Article

Phytohormone Changes Induced by Plum Pox Virus (PPV) Infection in Stone Fruit Trees: A Case Study on Peach, Apricot, Plum, and Almond*

Azam Nikbakht Dehkordi^{1**}, Manuel Rubio² and Pedro Martinez-Gomez²

(Received: 13.12.2024; Accepted: 17.03.2025)

Abstract

Sharka disease, caused by plum pox virus (PPV), is one of the most important and destructive viral diseases of stone fruit trees of the genus *Prunus*. This study aimed to investigate the effect of PPV infection on hormonal balance in stone fruit trees including peach, apricot, plum, and almond. The method of investigation included precise measurement of the concentration of some plant hormones using high-performance liquid chromatography (HPLC) techniques. The results showed that inoculation with PPV-D virus resulted in a decrease in cytokinin tZ concentration in all plants examined. This decrease was significant in "GF305" peach. Also, the concentration of isopentenyl adenine (iP) in "Real fino" apricot increased significantly after inoculation. Gibberellin 1 (GA1) concentration was observed only in the control "Pollizo" plum. GA3 concentrations significantly decreased in the inoculated "Garrigues" almonds and "Pollizo" plums. GA4 concentrations in "Rojo Pasi3n" apricot and "GF305" peach were lower in infected plants than in the control, but "Z506-7" apricot showed a significant increase after inoculation. "Garrigues" almond, "Z506-7" apricot and "GF305" peach showed a significant increase in indoleacetic acid concentrations after inoculation. Abscisic acid concentrations in infected "Real fino" and "GF305" and salicylic acid concentrations in infected "Garrigues", "Real fino" and "Pollizo" significantly increased. In "GF305", jasmonic acid (JA) concentration in the infected treatment was significantly reduced compared to the control treatment. Conversely, in "Garrigues" and "Pollizo", JA concentrations in the infected treatments was significantly increased. The results of this study showed that PPV infection can have different effects on the hormonal profile of stone fruit trees depending on the species.

Key words: HPLC, Phytohormones, Plant Defense Response, Viral Disease, Sharka.

*This study has been supported by the projects "Epigenetic regulation of the resistance to Plum pox virus (sharka) induced in peach by almond grafting and its application as interstock (ALMOND4SHARKA)" and "Resistance to Plum pox virus Marcus-type isolate (sharka) in peach (RESHAPE)" from the Spanish Ministry of Science, Innovation and Universities (MICIN) (RTI2018-095556-B-I00 and PID2021-123764OB-I00)

**Corresponding author's E-mail address: anikbakht@uk.ac.ir

¹ Research and Technology Institute of Plant Production (RTIPP), Afzalipour Research Institute affiliated Shahid Bahonar University of Kerman, Kerman, PO Box 7616914111, Iran.

² Department of Plant Breeding, CEBAS-CSIC, PO Box 164, E-30100 Espinardo, Murcia, Spain.

مقدمه

میوه‌های نابالغ و زوال سریع و مرگ درختان آلوده می‌باشد (Pedrelli et al. 2024, Porcel et al. 2018).

این ویروس در بین ده ویروس مهم در آسیب‌شناسی مولکولی گیاهان قرار دارد (Rodamilans et al. 2020). تاکنون، ده سویه مختلف PPV بر اساس ویژگی‌های بیولوژیکی، مولکولی، سرولوژیکی و تکاملی شناسایی شده است: PPV-Marcus (M)، PPV-Dideron (D)، PPV-Recombinant (Rec)، PPV-EI Amar (EA)، PPV-Turkey (T)، PPV-Winona (W)، PPV-Cherry (C)، PPV-Cherry Russian (CR)، PPV-Ancestor (An) و PPV-Cherry Volga (CV) (Chirkov et al. 2018, James et al. 2013).

سویه‌های PPV-M، PPV-D و PPV-Rec به عنوان سویه‌های اصلی و گسترده در نظر گرفته می‌شوند. PPV-M به عنوان تهاجمی‌ترین سویه که به طور مؤثر توسط شته‌ها منتقل می‌شود، شناخته شده است، در حالی که PPV-D قدرت تهاجمی کمتری دارد. سویه نوترکیب PPV-Rec که ترکیبی از PPV-M با PPV-D است، نیز به طور مؤثر توسط شته‌ها منتقل می‌شود (García et al., 2014, Pedrelli et al. 2024). هر دو سویه PPV-M و PPV-D قادر به آلوده کردن درختان هلو، شلیل، آلو و زردآلو هستند، ولی سویه M در هلو بسیار تهاجمی‌تر است و به سرعت در باغ‌ها از طریق شته گسترش می‌یابد (Milošević et al. 2019).

هورمون‌های گیاهی (فیتوهورمون‌ها)، از جمله اکسین‌ها، سیتوکینین‌ها، جبریلین‌ها و اسید آبسزیک، نقش اساسی در تنظیم فرآیندهای مختلف رشد و نمو، همچنین کنترل فرآیندهای فیزیولوژیکی از جمله دفاع گیاه و واکنش به تنش‌ها در درختان میوه هسته‌دار ایفا می‌کنند. این هورمون‌ها به عنوان پیام‌رسان‌های شیمیایی عمل کرده و در تنظیم رشد ریشه، ساقه، گل‌دهی و میوه‌دهی مؤثر هستند (Canton et al. 2021, Nikbakht-Dehkordi

بیماری‌های ویروسی باعث ایجاد خسارت‌های قابل توجهی در تولید و عملکرد محصولات کشاورزی می‌شوند و به عنوان محدودیتی برای توسعه پایدار کشاورزی شناخته شده‌اند (Barba et al. 2015). بیماری شارکا که با نام آبله آلو نیز شناخته می‌شود، یکی از مهم‌ترین و مخرب‌ترین بیماری‌های ویروسی هسته‌دارها در سراسر جهان است که می‌تواند منجر به عوارض جدی مانند کاهش کیفیت و کمیت محصول، پژمردگی و تغییرات ظاهری در میوه‌ها و برگ‌ها شود (Dolgov et al. 2022). این بیماری توسط ویروس آبله آلو (*Plum Pox Virus*: PPV) ایجاد می‌شود که از خانواده *Potyviridae* و جنس *Potyvirus* است. ویروس PPV قادر است درختان میوه هسته‌دار از جنس *Prunus* (خانواده *Rosaceae*)، از جمله زردآلو (*P. armeniaca*)، هلو (*P. persica*)، آلو (*P. domestica*)، بادام (*P. dulcis*)، آلبالو (*P. cerasus*) و گیلاس (*P. avium*) را آلوده کند (García et al. 2014, Rubio et al. 2024, Sheveleva et al. 2018).

علایم این بیماری برای نخستین بار در بین سال‌های ۱۹۱۵ تا ۱۹۱۷ در آلو در بلغارستان مشاهده شد، اما ماهیت ویروسی آن تا سال ۱۹۳۲ شناسایی نشد. در زردآلو نیز نخستین بار در بلغارستان در سال ۱۹۳۴ و در هلو در مجارستان در اوایل دهه ۱۹۶۰ گزارش شد (Damsteegt et al. 2007, García et al. 2014). امروزه PPV به طور گسترده‌ای در اروپا، در حوزه مدیترانه، در خاورمیانه، آمریکای شمالی و جنوبی، آسیای مرکزی، جنوبی و شرقی در مناطق پرورش درختان هسته‌دار گسترش یافته است (EPPO, 2022).

علایم بیماری شامل ایجاد لکه‌ها و حلقه‌های کلروز (گاهی با لکه‌های نکروز) و نقوش زرد روی برگ‌ها و میوه‌ها، زردی رگبرگ‌ها، بدشکلی برگ‌ها و میوه‌ها، ریزش

اکسین‌ها، براسینواستروئیدها، سیتوکینین‌ها و آبسیزیک اسید (ABA) که علاوه بر نقش در رشد و نمو گیاه، به‌طور فزاینده‌ای به واسطه ارتباطشان در فعل و انفعالات گیاهی و ویروسی شناخته می‌شوند (Denancé et al. 2013, Pieterse et al. 2012; Rubio et al. 2021). ویروس‌ها معمولاً فیزیولوژی رشد طبیعی گیاه را از طریق تغییر تجمع و سیگنال‌دهی هورمونی مختل می‌کنند. علاوه بر این، ویروس‌ها قادرند پاسخ‌های هورمونی گیاه را به‌گونه‌ای دستکاری کنند که مکانیسم‌های دفاعی گیاه تضعیف شده و گیاه در برابر حملات ویروسی آسیب‌پذیرتر شود و محیط سلولی را برای افزایش تکثیر و گسترش مجدد برنامه‌ریزی کنند (Collum & Culver 2016; Nikbakht-Dehkordi and Martínez-Gómez. 2024).

آلودگی به PPV می‌تواند تعادل هورمونی در درختان میوه هسته‌دار را مختل کند. تغییرات در سطوح هورمونی در درختان آلوده به PPV می‌تواند منجر به بروز اختلالات در فرآیندهای فیزیولوژیکی شود و در نتیجه، بر کیفیت و کمیت محصول نهایی تأثیر بگذارد. به عنوان مثال، افزایش یا کاهش سطوح خاصی از هورمون‌ها می‌تواند به تغییرات در رشد، کاهش مقاومت به تنش‌ها و در نهایت کاهش عملکرد منجر شود. بررسی‌های هورمونی نشان داده که آلودگی به PPV موجب افزایش قابل توجه در سطح جیبرلین (GA3) و آبسیزیک اسید (ABA) در هلو می‌شود که این تغییرات با ظهور علائم کلروز مرتبط است. در مقابل، پیوند بادام گاریگس روی پایه 'GF305' آلوده به PPV، باعث کاهش سطح GA3 و ABA شده و به موازات آن علائم بیماری نیز حذف شده‌اند. علاوه بر این، سالیسیلیک اسید (SA) نقش کلیدی در ایجاد این مقاومت ایفا می‌کند و همچنین تغییراتی در غلظت trans-zeatin (tZ) و جاسمونیک اسید (JA) مشاهده شده است (Nikbakht-Dehkordi et al. 2018). نتایج مطالعه

Hu

Martínez-Gómez. 2024) and Gómez-Muñoz و همکاران نشان دادند که مقاومت درخت پرتقال به ویروس *Citrus tristeza* می‌تواند از طریق هر دو مسیر دفاعی سالیسیلیک اسید و خاموش‌سازی RNA انجام شود (Gómez-Muñoz et al. 2016). Cueto-Ginzo و همکاران نیز بیان کردند که تیمار خارجی با SA آلودگی اولیه و تغییرات القا شده توسط ویروس موزاییک کوتوله ذرت (Maize dwarf mosaic virus) را در ذرت به تأخیر می‌اندازد (Cueto-Ginzo et al. 2016). همچنین، کاربرد JA در ابتدای آلودگی به ویروس‌های دوگانه PVY-PVX (ویروس وای سیب‌زمینی-ویروس ایکس سیب‌زمینی) نیز موجب افزایش مقاومت در برابر این ویروس‌ها می‌شود، اگرچه استفاده از آن در مراحل بعدی باعث افزایش حساسیت می‌شود (García-Marcos et al. 2013).

شبکه‌های سیگنال‌دهی هورمونی پیچیده و سازمان یافته، نحوه واکنش گیاهان به تنش‌های زیستی مختلف را کنترل می‌کنند (Sutaoney et al. 2023). آلودگی گیاهان با بیمارگرهای مختلف منجر به تغییر در سطح هورمون‌های گیاهی می‌شود (Bari and Jones 2009).

در مورد گیاهان مقاوم و حساس، الگوهای متفاوتی از تجمع هورمون‌ها در برابر آلودگی‌های ویروسی مشاهده می‌شود. در گیاهان حساس، ترکیب همزمان هورمون‌های آنتاگونیست (هورمون‌هایی که اثرات مخالف دارند) مشاهده می‌شود، در حالی که در گیاهان مقاوم این هورمون‌ها به صورت متوالی و به ترتیب خاصی تجمع می‌کنند (Alazem & Lin 2015). ارتباط هورمونی در گیاهان حول دو مسیر هورمونی متضاد شکل می‌گیرد: مسیر سالیسیلیک اسید (SA) و جاسمونیک اسید (JA) از یک سو و مسیر اتیلن از سوی دیگر که البته این الگو ممکن است در برهم‌کنش‌های مختلف تغییر کند (Clarke et al. 2014, Yand et al. 2015). هورمون‌های دیگری نیز در پاسخ‌های گیاه به تنش‌های زیستی نقش دارند، از جمله

می‌دادند، مورد تجزیه و تحلیل قرار گرفتند. در ادامه، به منظور بررسی مکانیسم‌های دفاع سیستمیک این گیاهان در برابر PPV و شناسایی مولکول‌های تأثیرگذار در این فرآیند، یک آنالیز افتراقی از پروفایل برخی از هورمون‌های آن‌ها انجام شد.

ویروس آبله آلو

جدایه PPV مورد استفاده در این مطالعه، 3.30RB/GF- (GenBank: KJ849228.1) IVIA Red گروه PPV-D تعلق دارد، از رقم آلو ژاپنی "Beaut" در اسپانیا طی دهه ۱۹۸۰ جداسازی شد. مایه‌زنی مطابق روش روبیو و همکاران (۲۰۰۹) انجام شد که به صورت خلاصه نهال‌های دو ماهه هلو 'GF305' و زردآلو "Rojo Pasión"، زردآلو "Z506-7" و زردآلو "Real fino"، آلو "pollizo" و بادام "Garrigues" با پیوند یک تکه پوست آلوده از نهال‌های هلو 'GF305' که علائم شدید بیماری شارکا را نشان می‌دادند، مایه‌زنی شدند. این جدایه به دلیل علائم شدید بیماری شارکا در برگ‌های جوان، از جمله تشکیل حلقه‌ها و بروز کلروز در امتداد رگبرگ‌ها، شناخته شده است (Asensio, 1996).

ارزیابی علائم شارکا و تشخیص PPV

مقاومت نهال‌ها در گلخانه تحت شرایط کنترل شده، بر اساس روش روبیو و همکاران (Rubio et al. 2009)، مورد بررسی قرار گرفت. نهال‌های شاهد و مایه‌زنی شده ابتدا به مدت یک ماه در شرایط خواب مصنوعی (دمای ۷ درجه سلسیوس و تاریکی) قرار داده شدند و سپس به مدت سه ماه در چرخه‌های بررسی به گلخانه عاری از حشره منتقل شدند. هر تیمار در طی دو چرخه رشد گلخانه‌ای، با سه تکرار بررسی شد. شدت و توزیع علائم شارکا روی برگ‌ها بر اساس مقیاسی از ۰ (بدون علائم) تا ۵ (شدیدترین علائم) به صورت زیر ارزیابی شدند: (۰) بدون علائم؛ (۱) کلروز مجزا یا لکه‌های محدود به یک

و همکاران نشان داد که آلودگی ویروس CYVCV (Citrus yellow vein clearing virus) در گیاه لیموترش به طور قابل توجهی غلظت هورمون‌های گیاهی را مختل می‌کند و منجر به کاهش سطوح ABA و JA و القای SA و IAA در برگ‌های آلوده می‌شود (Hu et al. 2024). این تأثیرات به وضوح نشان‌دهنده نیاز به درک عمیق‌تری از تعاملات بین ویروس‌ها و هورمون‌های گیاهی است. شناخت تغییرات هورمونی ناشی از آلودگی به PPV می‌تواند در توسعه روش‌های جدید کنترل بیولوژیکی و مدیریت بیماری مؤثر باشد. هدف از این پژوهش بررسی تأثیر PPV بر تغییرات سطح هورمون‌های گیاهی درختان میوه هسته‌دار مانند هلو، زردآلو، آلو و بادام، برای درک بهتر مکانیسم بیماری‌زایی این ویروس و چگونگی برهم‌کنش آن با گیاه میزبان، همچنین مقایسه پاسخ‌های هورمونی ارقام مختلف میوه‌های هسته‌دار به آلودگی PPV می‌باشد.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی

آزمایش بر روی نهال‌های درختان هسته‌دار جنس *Prunus* شامل هلو (*P. persica*)، زردآلو (*P. armeniaca*)، آلو (*P. domestica*) و بادام (*P. dulcis*) و در شرایط گلخانه انجام شد. این نهال‌ها شامل هلو "GF305" (به دلیل حساسیت بالا به ویروس‌های درختان میوه هسته‌دار، از جمله ویروس آبله آلو، مورد استفاده قرار گرفت) (Bernhard et al. 1969)، زردآلو "Rojo Pasión" مقاوم به PPV و زردآلو "Z506-7" حساس به PPV (Martínez-Gómez et al. 2000)، زردآلو "Real fino" حساس به PPV، آلو "pollizo" نامشخص و بادام "Garrigues" مقاوم به PPV بودند. در این مطالعه، ابتدا گیاهان شاهد و مایه‌زنی شده با PPV (تیمار شده) که علائم بیماری شارکا را نشان

برای تجزیه و تحلیل هورمون‌های گیاهی در دمای ۸۰- درجه سلسیوس منجمد شدند. در این پژوهش، سه تکرار بیولوژیکی و سه تکرار تکنیکی برای هر تیمار در نظر گرفته شد. هورمون‌های گیاهی مورد تجزیه و تحلیل به دو دسته اصلی تقسیم شدند که شامل هورمون‌های مرتبط با رشد [سیتوکینین - ترانس زاتین (Trans-Isopentenil Adenine, tZ), ایزوپنتنیل آدنین (Isopentenil Adenine, iP)، ایندول استیک اسید (Indoleacetic Acid, IAA) و جبریلین‌های GA1, GA3 و GA4] و هورمون‌های مرتبط با تنش [(پیش‌ساز اتیلن ۱-آمینو سیکلوپروپان-۱-کربوکسیلیک اسید (-1-amino-cyclopropane-Abcsic acid, ACC)، آبسزیک اسید (Salicylic acid, SA) و جاسمونیک اسید (jasmonic acid, JA)] بودند. برای تجزیه و تحلیل این هورمون‌ها، بر اساس پروتکل شرح داده شده توسط Albacete و همکاران (Albacete et al. 2009, Albacete et al. 2008) با برخی تغییرات، به کار گرفته شد. در این فرایند، ۰/۱ گرم از مواد گیاهی در نیتروژن مایع همگن شده و سپس در ۰/۵ میلی‌لیتر از مخلوط عصاره سرد متانول/آب (۸۰/۲۰ V/V) در دمای ۲۰- درجه سلسیوس قرار گرفتند. مواد جامد توسط سانتریفیوژ (g × ۲۰۰۰۰، ۱۵ دقیقه) جدا شدند و سپس به مدت ۳۰ دقیقه در دمای ۴ درجه سلسیوس با ۰/۵ میلی‌لیتر اضافی از همان محلول عصاره، مجدداً استخراج گردیدند. عصاره‌ها از یک کارتریج Sep-Pak Plus C18 (Sep-Pak Plus, Waters, Milford, MA, USA) عبور داده شدند تا لپیدهای غیرهدف و بخشی از رنگدانه‌های گیاهی حذف شوند. پس از آن در دمای ۴۰ درجه سلسیوس تحت شرایط خلاء تبخیر شدند تا تقریباً خشک یا تا زمانی که حلال آلی به طور کامل حذف گردد. باقی‌مانده به ۱ میلی‌لیتر از محلول متانول / آب (۲۰/۸۰ V/V) منتقل شده و با استفاده از

دو برگ؛ (۲) کلروز خفیف در مرز رگبرگ‌ها در سه یا چند برگ؛ (۳) کلروز رگبرگ یا حلقه‌ها روی چندین برگ؛ (۴) کلروز و حلقه‌ها در اکثر برگ‌ها و (۵) کلروز شدید در همه برگ‌ها.

وجود PPV توسط روش ساندریچ آنتی‌بادی دوگانه غیرمستقیم (ELISA-DASI) و استفاده از آنتی‌بادی مونوکلونال اختصاصی پروتئین پوششی PPV 5B- (CP) (Plant Print Diagnostics SL) IVIA/AMR (اسپانیا) تأیید شد. چگالی نوری (OD) در ۴۰۵ نانومتر پس از ۶۰ دقیقه تیمار بستر ثبت شد و نمونه‌هایی با OD دو برابر گیاهان شاهد سالم به عنوان مثبت در نظر گرفته شدند (Nikbakht-Dehkordi et al. 2018).

در طول چرخه دوم مطالعه، برای تشخیص PPV، از روش RT-PCR از همان برگ‌های مورد آزمایش در آزمون DASI-ELISA با روش روبیو و همکاران (۲۰۰۹) استفاده شد.

طراحی آزمایش

این مطالعه، آزمایش فاکتوریل با طرح بلوک با سه تکرار انجام شد. تیمارهای مورد بررسی شامل بادام "Garrigues" شاهد (Ga_c) و نمونه‌های آلوده (Ga_i)، زردآلو "Real fino" شاهد (RF_c) و آلوده (RF_i)، زردآلو "Pasión" شاهد (RP_c) و آلوده (RP_i)، زردآلو "Z506-7" شاهد (Z_c) و آلوده (Z_i)، هلو "GF305" شاهد (GF_c) و آلوده (GF_i) و آلو "Pollizo" شاهد (P_c) و آلوده (P_i) بودند. در چرخه دوم مطالعه، پس از دو ماه در گلخانه و قبل از پیری (senescence)، نمونه‌های برگ برای تجزیه و تحلیل فیتوهورمونی در دمای ۸۰- درجه سلسیوس منجمد شدند. برای هر تیمار، سه تکرار بیولوژیکی و سه تکرار تکنیکی انجام شد.

تجزیه و تحلیل فیتوهورمون‌ها

نمونه‌های برگ پس از گذشت دو ماه و قبل از پیری،

داخلی دوتره شده (deuterated) با غلظت ۱۰ میکروگرم بر لیتر برای تصحیح نتایج استفاده شد. درصد بازیابی بین ۹۲ تا ۹۵ درصد بود.

نتایج

اثر آلودگی به PPV بر پروفایل هورمونی

جدول ۱ نتایج تجزیه واریانس (ANOVA) هورمون‌های گیاهی مرتبط با رشد در چهار نوع درخت میوه هسته‌دار (هلو، زردآلو، آلو و بادام) و PPV را نشان می‌دهد. بر اساس این جدول، نوع درخت برای تمام هورمون‌ها تأثیر معنی‌داری دارد ($P \leq 0.01$). که نشان‌دهنده تأثیر نوع درخت (هلو، زردآلو، آلو، بادام) بر پروفایل هورمونی بود. ویروس PPV تأثیر معنی‌داری بر سطوح هورمون‌های گیاهی داشت ($P \leq 0.01$). اثر متقابل بین نوع درخت و ویروس نیز برای تمام هورمون‌ها تأثیر معنی‌داری نشان داد ($P \leq 0.01$). به طور کلی، این جدول نشان می‌دهد که آلودگی به PPV تأثیر معنی‌داری بر پروفایل هورمونی درختان میوه هسته‌دار دارد و این تأثیر بین درختان مختلف متفاوت است.

حمام اولتراسونیک حل گردید. سپس نمونه‌های محلول از طریق فیلترهای میلکس (Millex) با قطر ۱۳ میلی‌متر و غشای نایلونی ۰/۲۲ میکرومتر (Millipore, Bedford, MA, USA) فیلتر شدند. ۱۰ میکرولیتر از عصاره تصفیه شده به سیستم کروماتوگرافی مایع با عملکرد بالا - طیف‌سنج جرمی با عملکرد دوگانه (Ultra-high performed liquid chromatography-tandem mass spectrometer, U-HPLC-MS) که شامل یک جفت دستگاه Accela Series U-HPLC (Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA) و طیف‌سنج جرمی (Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA) با رابط یونیزاسیون الکترواسپری گرم شده (HESI) بود، تزریق شد.

طیف جرمی با استفاده از نرم افزار Xcalibur 2.2 نسخه (Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA) به دست آمد. استانداردهای مورد استفاده از شرکت Sigma-Aldrich (Merck KGaA, Darmstadt, Germany) تهیه شده‌اند. به منظور تعیین غلظت هورمون‌های گیاهی، منحنی‌های کالیبراسیون برای هر ترکیب آنالیز شده (در غلظت‌های ۱، ۱۰، ۵۰ و ۱۰۰ میکروگرم بر لیتر) تهیه شد. همچنین، از استانداردهای

جدول ۱. تجزیه واریانس هورمون‌های گیاهی مرتبط با رشد در درختان مورد بررسی و PPV

Table 1. Analysis of variance of plant hormones related to growth in the studied trees and PPV

Source of variation	Degree of freedom	tZ	iP	GA1	GA3	GA4	IAA
Replication	2	219.6710*	0.002530 ^{ns}	0.0085 ^{ns}	0.0234 ^{ns}	0.025 ^{ns}	0.084 ^{ns}
Treatment							
Tree	5	18517.16**	0.287378**	0.86**	128.20**	0.465**	0.397**
virus	1	4095.77**	0.277378**	0.92**	27.81**	0.317**	0.210**
Tree*virus	5	1383.95**	0.297378**	0.80**	19.22**	0.399**	0.609**
Error	22	63.1737	0.001530	0.0078	0.0339	0.017	0.073
Coefficient variation (%)		17.56058	16.26	15.26	8.74	7.24	6.14

^{ns}: Not significant, *: Significant at the 5% probability level, ** Significant at the 1% probability level.

میوه هسته‌دار (هلو، زردآلو، آلو و بادام) و ویروس PPV را نشان می‌دهد. نتایج این جدول نشان داد که نوع درخت

جدول ۲ نتایج تجزیه واریانس (ANOVA) هورمون‌های گیاهی مرتبط با تنش در چهار نوع درخت

هورمونی به PPV قابل توجه است و نشان می‌دهد که اثر ویروس بر پروفایل هورمونی بسته به نوع درخت متفاوت است. این یافته‌ها نشان دهنده پیچیدگی واکنش درختان میوه هسته‌دار به آلودگی ویروسی هستند. به طور کلی، ضریب تغییرات بالاتر نشان‌دهنده نوسانات بیشتر در داده‌ها است.

برای تمامی هورمون‌ها (JA, SA, ABA, ACC) اثر معنی‌داری دارد ($P \leq 0.01$). همچنین ویروس PPV تأثیر معنی‌داری بر سطوح هورمون‌های گیاهی (ABA, ACC, SA و JA) داشت ($P \leq 0.01$). اثر متقابل بین نوع درخت و ویروس نیز بر هورمون‌ها تأثیر معنی‌داری نشان داد ($P \leq 0.01$). تفاوت بین انواع درختان در پاسخ

جدول ۲. تجزیه واریانس هورمون‌های گیاهی مرتبط با تنش در درختان مورد بررسی و PPV

Table 2. Analysis of variance of plant hormones related to stress in the studied trees and PPV

Source of Variation	Degree of Freedom	ACC	ABA	SA	JA
Replication	2	0.0245 ^{ns}	1.19 ^{**}	3.48 ^{**}	0.03 ^{ns}
Tree	5	15.61 ^{**}	21.62 ^{**}	27.58 ^{**}	0.56 ^{**}
virus	1	15.51 ^{**}	1.35 ^{**}	33.44 ^{**}	0.12 ^{**}
Tree*virus	5	14.92 ^{**}	6.85 ^{**}	23.72 ^{**}	0.45 ^{**}
Error	22	0.0335	0.174	0.422	0.015
Coefficient variation (%)		8.80	17.38	21.00	53.15

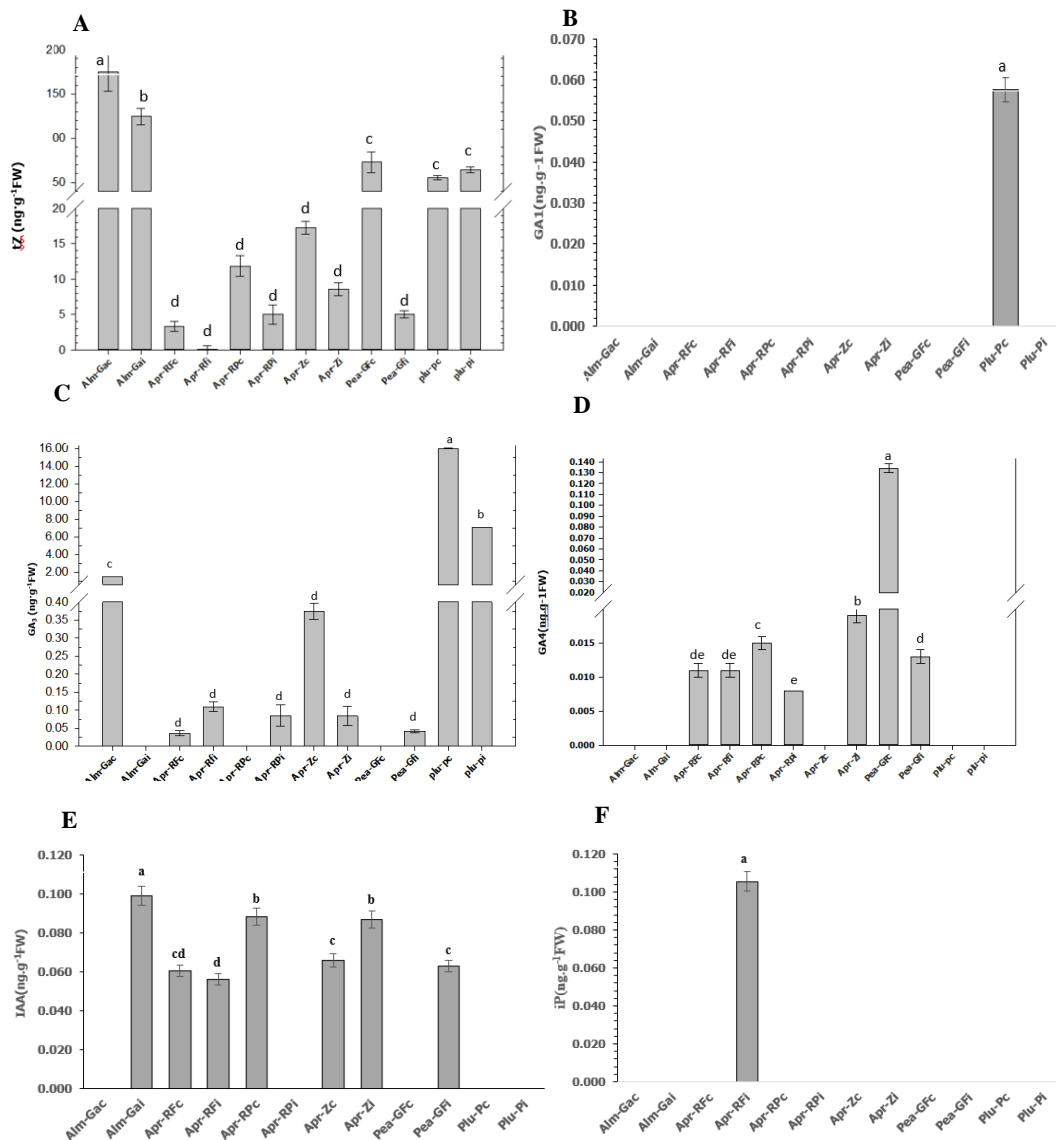
^{ns}: Not significant, ^{**} Significant at the 1% probability level

سوی دیگر، بادام "Garrigues" و آلو "Pollizo" مایه‌زنی شده کاهش معنی‌داری در غلظت جیبرلین GA3 نسبت به شاهد نشان دادند. همچنین غلظت GA4 در زردآلوی "Rojo Pasi3n" و هلوی "GF305" شاهد، بیشتر از گیاهان آلوده بود، اما زردآلوی "Z506-7" پس از مایه‌زنی افزایش قابل توجهی در این هورمون نشان داد. بادام "Garrigues"، زردآلوی "Z506-7" و هلوی "GF305" پس از مایه‌زنی افزایش معنی‌داری در غلظت IAA نشان دادند. در حال که غلظت این هورمون در زردآلوی "Rojo Pasi3n" شاهد به مراتب بالاتر از نمونه‌های آلوده بود.

هورمون‌های گیاهی مرتبط با تنش: شکل ۲ نتایج تحلیل هورمون‌های گیاهی مرتبط با تنش را نشان می‌دهد که شامل پیش‌ساز اتیلن ۱-آمینو سیکلوپروپان-۱-کربوکسیلیک اسید (ACC)، آبسزیک اسید (ABA)، سالیسیلیک اسید (SA) و جاسمونیک اسید (JA) می‌باشد.

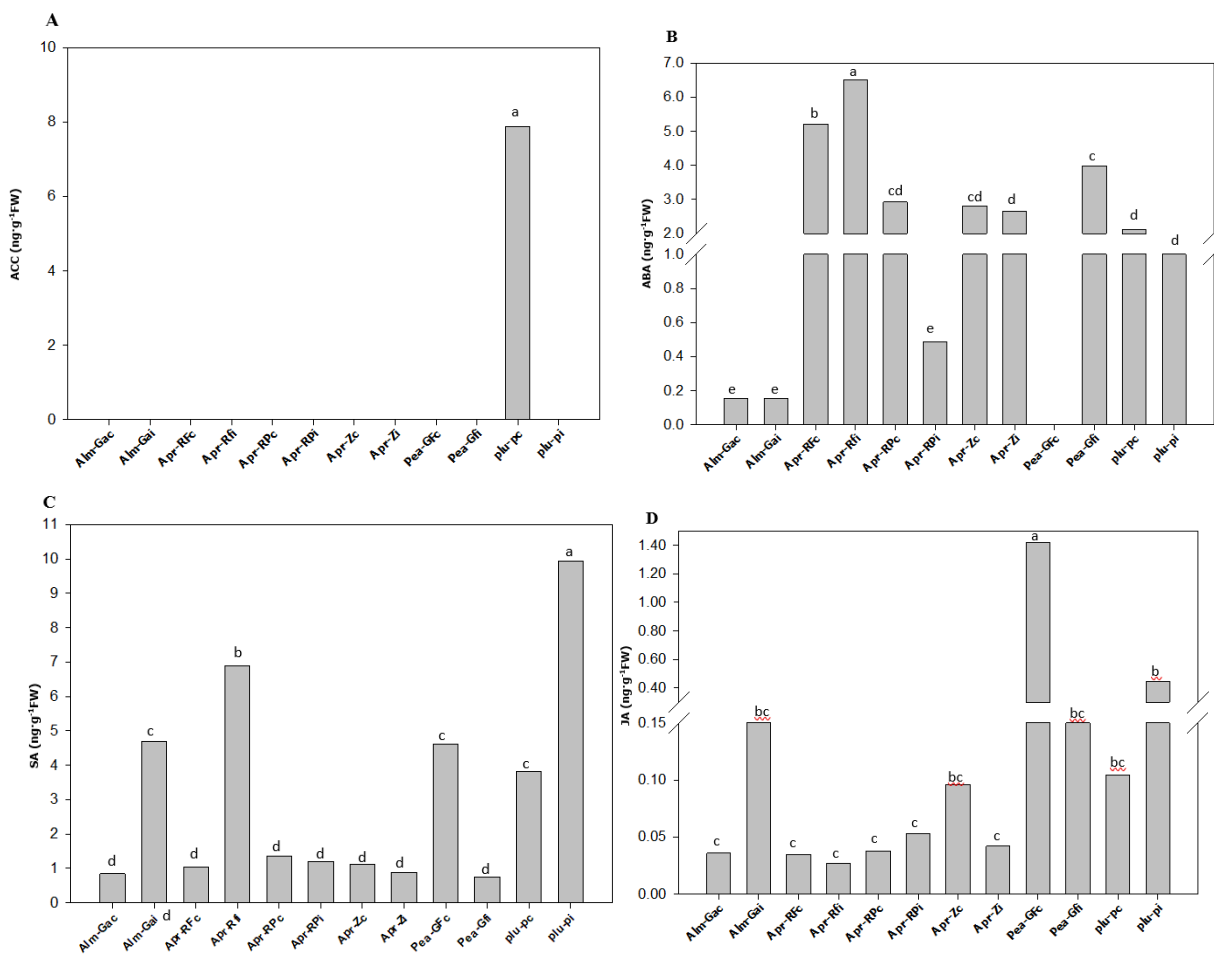
تغییرات هورمونی در درختان آلوده و غیرآلوده

هورمون‌های گیاهی مرتبط با رشد: شکل ۱ غلظت هورمون‌های گیاهی مرتبط با رشد، شامل tZ، tP، IAA و جیبرلین‌های GA1، GA3 و GA4 را نشان می‌دهد. این مقایسه به منظور بررسی تغییرات هورمونی میان گیاهان آلوده و غیرآلوده انجام شد و می‌تواند در درک مکانیسم‌های رشد و پاسخ به آلودگی مفید باشد. نتایج نشان داد که مایه‌زنی با PPV-D عمدتاً منجر به کاهش غلظت سیتوکینین tZ در گیاهان مورد بررسی شد، هرچند در یکی از نمونه‌ها افزایش غیرمعنی‌داری مشاهده شد. این کاهش در گیاه هلوی "GF305" به طور چشمگیری قابل توجه بود. در رابطه با ایزوپنتنیل آدنین (iP)، هر دو گروه شاهد و آلوده مقادیر بسیار ناچیز را نشان دادند، به جز در زردآلوی "Real fino" که پس از مایه‌زنی افزایش شدیدی در این هورمون مشاهده شد. با وجود غلظت‌های پایین جیبرلین GA1 در اکثر نمونه‌ها، افزایش شدیدی در این هورمون در گیاه شاهد آلو "Pollizo" مشاهده شد. از



شکل ۱. میزان غلظت هورمون‌های گیاهی مرتبط با رشد بر حسب نانوگرم بر گرم وزن تر ($\text{ng.g}^{-1}\text{FW}$)، شامل A: سیتوکینین ترانس زاتین (tZ)، B: جیبرلین GA_1 ، C: جیبرلین GA_3 ، D: جیبرلین GA_4 ، E: ایندول استیک اسید (IAA) و F: ایزوپنتنیل آدنین (iP) و در گونه‌های مختلف گیاهی شامل: بادام "Garrigues" شاهد (Alm-Gac) و آلوده (Alm-Gai)، زردآلو "Real" شاهد (Apr-RFc) و آلوده (Apr-RFi)، زردآلو "Rojo Pasión" شاهد (Apr-RPc) و آلوده (Apr-RPi)، زردآلو "Z506-7" شاهد (Apr-Zc) و آلوده (Apr-Zi)، هلو "GF305" شاهد (Pea-GFc) و آلوده (Pea-GFi) و آلو "Pollizo" شاهد (Plu-Pc) و آلوده (Plu-Pi).

Fig 1. The concentration of plant growth-related hormones, expressed in nanograms per gram of fresh weight ($\text{ng.g}^{-1}\text{FW}$), including A: trans-Zeatin cytokinin (tZ), B: Gibberellin GA_1 , C: Gibberellin GA_3 , D: Gibberellin GA_4 , E: Indole-3-acetic acid (IAA), and F: Isopentenyl adenine (iP), in different plant species: almond "Garrigues" control (Alm-Gac) and infected (Alm-Gai), apricot "Real fino" control (Apr-RFc) and infected (Apr-RFi), apricot "Rojo Pasión" control (Apr-RPc) and infected (Apr-RPi), apricot "Z506-7" control (Apr-Zc) and infected (Apr-Zi), peach "GF305" control (Pea-GFc) and infected (Pea-GFi), and plum "Pollizo" control (Plu-Pc) and infected (Plu-Pi).



شکل ۲. غلظت هورمون‌های گیاهی مرتبط با تنش بر حسب نانوگرم بر گرم وزن تر ($\text{ng.g}^{-1}\text{FW}$)، شامل A: پیش‌ساز اتیلن ۱-آمینو سیکلوپروپان-۱-کربوکسیلیک اسید (ACC)، B: آبسیزیک اسید (ABA)، C: سالیسیلیک اسید (SA) و D: جاسمونیک اسید (JA) در گونه‌های مختلف گیاهی شامل: بادام "Garrigues" شاهد (Alm-Gac) و آلوده (Alm-Gai)، زردآلو "Real fino" شاهد (Apr-RFc) و آلوده (Apr-RFi)، زردآلو "Z506-7" شاهد (Apr-RPc) و آلوده (Apr-RPi)، زردآلو "Rojo Pasión" شاهد (Apr-RPc) و آلوده (Apr-RPi)، زردآلو "Z506-7" شاهد (Apr-Zc) و آلوده (Apr-Zi)، هلو "GF305" شاهد (Pea-GFc) و آلوده (Pea-GFi)، و آلو "Pollizo" شاهد (Apr-Pc) و آلوده (Apr-Pi).

Fig 2. Concentrations ($\text{ng.g}^{-1}\text{FW}$) of stress-related plant hormones, including the ethylene precursor 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC), abscisic acid (ABA), salicylic acid (SA), and jasmonic acid (JA) in different plant species including: almond "Garrigues" control (Alm-Gac) and infected (Alm-Gai), apricot "Real fino" control (Apr-RFc) and infected (Apr-RFi), apricot "Rojo Pasión" control (Apr-RPc) and infected (Apr-RPi), apricot "Z506-7" control (Apr-Zc) and infected (Apr-Zi), peach "GF305" control (Pea-GFc) and infected (Pea-GFi), and plum "Pollizo" control (Apr-Pc) and infected (Apr-Pi).

کاهش tZ می‌تواند تأثیر قابل توجهی بر روی رشد و نمو گیاه داشته باشد، زیرا سیتوکینین‌ها نقش مهمی در تقسیم سلولی و تمایز بافت، شروع ساقه‌دهی و پیری برگ دارند. این عدم تعادل هورمونی ممکن است به علائم مشاهده شده در درختان آلوده به PPV، مانند کلروز و کاهش رشد کمک کند (Sidorova et al. 2019). این مطالعه با نتایج تحقیقات قبلی در مورد فعل و انفعالات گیاه-ویروس مطابقت دارد (Dolgov et al. 2022, Robert-Seilaniantz et al. 2011). کاهش سیتوکینین با آلودگی ویروسی در گونه‌های مختلف گیاهی همراه است. این کاهش ممکن است یک پاسخ دفاعی گیاه یا پیامد مستقیم دستکاری ویروسی در متابولیسم میزبان باشد. مطالعه Dermastia و همکاران بر روی بیماری فیتوپلاسمای عامل زردی و قرمزی انگور (*Candidatus Phytoplasma solani*) کاهش سیتوکینین مشابهی را نشان داد که نشان دهنده یک الگوی مشترک در تغییرات هورمونی ناشی از ویروس نیز می‌باشد (Dermastia et al. 2015).

آلودگی به PPV در درجه اول بر اشکال سیتوکینین فعال به جای پیش‌سازهای آنها تأثیر می‌گذارد. نتایج مشابهی توسط Nwugo و همکاران در مورد آلودگی *Candidatus Liberibacter asiaticus* در مرکبات، مشاهده شد که در آن سیتوکینین‌های فعال بیشتر از ریبوزیدهای آنها تحت تأثیر قرار گرفتند (Nwugo et al. 2013). پاسخ افتراقی اشکال مختلف سیتوکینین به آلودگی ویروسی مستلزم بررسی بیشتر است، زیرا ممکن است بینشی در مورد ویژگی تغییرات هورمونی ناشی از ویروس ارائه دهد. افزایش شدید غلظت ایزوپنتیل آدنین (iP) مشاهده شده در رقم زردآلو "Real fino" پس از مایه‌زنی PPV نتیجه قابل توجهی است. این پاسخ با سایر گونه‌های میوه هسته‌دار بررسی شده متفاوت است. به نظر می‌رسد این پاسخ مختص گونه یا رقم باشد و می‌تواند مکانیسم دفاعی

تنها در گیاه شاهد آلودگی "Pollizo" سطح قابل توجهی از هورمون ACC مشاهده شد. در سایر گونه‌های شاهد و آلوده این هورمون مشاهده نشد. مایه‌زنی PPV-D به طور معنی‌داری غلظت ABA را در گیاهان "Real fino" و "GF305" افزایش داد. در مقابل، در گیاه "Rojo Pasión" سطح این هورمون در تیمار شاهد بیشتر از تیمار آلوده بود. در سایر گیاهان، تفاوت معنی‌داری بین تیمارهای شاهد و آلوده مشاهده نشد. مایه‌زنی PPV-D باعث افزایش معنی‌دار غلظت هورمون SA در گیاهان "Garrigues"، "Real fino" و "Pollizo" شد. در گیاه "GF305"، سطح SA در تیمار آلوده نسبت به شاهد کاهش یافت. در گیاهان "Rojo Pasión" و "Z506-7"، تیمارهای شاهد و آلوده تفاوت معنی‌داری نداشتند. در گیاه "GF305"، هورمون JA در تیمار آلوده به طور معنی‌داری نسبت به تیمار شاهد کاهش یافت. برعکس، در گیاهان "Garrigues" و "Pollizo"، سطح JA در تیمارهای آلوده بیشتر از شاهد بود. در سایر گیاهان، تفاوت معنی‌داری بین تیمارهای شاهد و آلوده مشاهده نشد.

بحث

تغییرات مشاهده شده در پروفایل سیتوکینین، به ویژه کاهش غلظت ترانس زاتین (tZ) در تمام گونه‌های مورد بررسی، نشان دهنده تأثیر معنی‌دار PPV بر تغییرات هورمون گیاهی است. این تحقیق نشان می‌دهد که آلودگی به PPV منجر به کاهش غلظت سیتوکینین tZ در اکثر گیاهان مورد بررسی، به ویژه در هلو "GF305" و افزایش جزئی در آلودگی "Pollizo" می‌شود. این کاهش سطح tZ ممکن است نتیجه تداخل ویروس با بیوسنتز هورمون گیاهی یا مسیر سیگنال‌دهی باشد. تغییرات هورمونی مشابهی در سایر سیستم‌های ویروس گیاهی گزارش شده است که مکانیسم واکنش مشترک را نشان می‌دهد (Espinoza et al. 2021; Nikbakht-Dehkordi et al.)

آلودگی‌های ویروسی می‌توانند بیوستنژ GA و مسیره‌های سیگانلینگ را در گیاهان تغییر دهند (Alazem & Lin 2015, El-Sharkawy *et al.* 2017; Nikbakht-Dehkordi *et al.* 2018). کاهش سطوح GA3 ممکن است به توقف رشد و کاهش کیفیت میوه که اغلب در درختان آلوده به PPV مشاهده می‌شود کمک کند (Espinoza *et al.* 2021, García *et al.* 2014).

پاسخ‌های متضاد در غلظت‌های GA4 بین گونه‌ها و ارقام مختلف، پیچیدگی فعل و انفعالات گیاه و ویروس را برجسته می‌کند. سطوح پایین GA4 در زردآلو "Rojo Pasi6n" و هلو "GF305" آلوده با نتایج Nikbakht-Dehkordi و همکاران، که کاهش GA4 را در هلوهای آلوده به PPV گزارش کرده‌اند، مطابقت دارد (Nikbakht-Dehkordi *et al.* 2018). با این حال، افزایش قابل توجه GA4 در زردآلوی "Z506-7" آلوده نشان می‌دهد که پاسخ‌های هورمونی به عفونت PPV می‌تواند مختص رقم باشد. این پاسخ‌های متنوع در سطوح GA در گونه‌ها و ارقام مختلف میوه‌های هسته‌دار، بر اهمیت در نظر گرفتن تنوع ژنتیکی هنگام مطالعه برهم‌کنش‌های گیاه و عامل بیماری‌زا تأکید می‌کند. پاسخ‌های هورمونی افتراقی ممکن است درجات مختلفی از حساسیت به PPV مشاهده شده در گونه‌ها و ارقام *Prunus* را توضیح دهد (Rubio *et al.* 2017). تغییرات در پروفایل GA مشاهده شده در این مطالعه ممکن است پیامدهای قابل توجهی برای رشد میوه و فیزیولوژی درخت داشته باشد. GAها در جنبه‌های مختلف رشد و نمو گیاه، از جمله تشکیل میوه، بزرگ‌شدن و رسیدن، نقش حیاتی دارند (Ozga & Reinecke, 2003). تغییرات ناشی از PPV در سطوح GA می‌تواند به کاهش کیفیت و عملکرد میوه که معمولاً با بیماری شارکا مرتبط است کمک کند (Nikbakht-Dehkordi *et al.*, 2018). علاوه بر این، بررسی تأثیر متقابل بین GAs و سایر هورمون‌های گیاهی در زمینه آلودگی PPV می‌تواند درک

منحصر به فردی را در این رقم زردآلو نشان دهد. افزایش iP ممکن است بخشی از پاسخ ایمنی گیاه، احتمالاً با تقویت تقسیم سلولی و به تأخیر انداختن پیری، برای مقابله با اثرات منفی آلودگی ویروسی باشد (Espinoza *et al.* 2021). بررسی Pertry و همکاران در مورد آلودگی *Rhodococcus fascians* در *Arabidopsis thaliana* همچنین پاسخ‌های متفاوتی را در iP گزارش کرد (Pertry *et al.* 2009). این تنوع، پیچیدگی فعل و انفعالات پاتوژن-گیاه و نیاز به مطالعات خاص گونه را برجسته می‌کند.

تغییرات هورمونی مشاهده شده ممکن است نقش مهمی در پاسخ دفاعی گیاه در برابر PPV ایفا کند. سیتوکینین‌ها برای تعدیل ایمنی گیاه شناخته شده‌اند و کاهش آنها می‌تواند بخشی از یک استراتژی دفاعی گسترده‌تر باشد (Naseem *et al.* 2015). برعکس، ویروس ممکن است به طور فعال تولید سیتوکینین را سرکوب کند تا تکثیر و گسترش آن را تسهیل کند. کار Robischon در مورد نقش سیتوکینین‌ها در فعل و انفعالات گیاه-ویروس از این تفسیر دوگانه پشتیبانی می‌کند (Robischon 2015). افزایش مشاهده شده در غلظت GA1 در آلوی شاهد "Pollizo" نشان می‌دهد که این رقم ممکن است واکنش هورمونی منحصر به فردی در مقایسه با سایر ارقام میوه هسته‌دار داشته باشد. این یافته با تحقیقات قبلی مطابقت دارد که نشان می‌دهد سطوح GA می‌تواند به طور قابل-توجهی در بین ارقام مختلف درختان میوه متفاوت باشد (Kumar *et al.* 2014). سطوح بالای GA1 در درختان آلوی سالم "Pollizo" ممکن است به ویژگی‌های رشد یا الگوهای رشد میوه منجر شود.

کاهش قابل توجه غلظت GA3 در بادام "Garrigues" و آلو "Pollizo" آلوده به PPV مشاهده شد. این کاهش در سطوح GA3 می‌تواند نتیجه مستقیم آلودگی ویروسی یا مکانیزم دفاعی گیاه باشد. مطالعات قبلی نشان داده‌اند که

عنوان یک نشانگر بالقوه برای انتخاب لاین‌های مقاوم به PPV عمل کند (Park et al. 1992). با این حال، انتخاب مبتنی بر هورمون باید به دقت مورد ارزیابی قرار گیرد، زیرا پاسخ‌های هورمونی می‌تواند تحت تأثیر عوامل محیطی مختلف قرار گیرد و ممکن است همیشه مستقیماً با مقاومت به بیماری ارتباط نداشته باشد.

نتایج این مطالعه یک پاسخ هورمونی ACC منحصر به فرد را در آلودگی شاهد "Pollizo" نشان می‌دهد که ممکن است پیامدهایی برای حساسیت یا مقاومت آن به آلودگی PPV داشته باشد. ACC، پیش‌ساز اتیلن، یک هورمون گیاهی است که در فرآیندهای فیزیولوژیکی مختلف، از جمله پاسخ به تنش و رسیدن میوه، دخالت دارد (Wang et al. 2002). عدم وجود ACC در سایر گونه‌های میوه هسته‌دار، چه در گیاهان شاهد و چه در گیاهان آلوده، به تفاوت‌های بالقوه در تنظیم هورمونی در میان گونه‌های *Prunus* اشاره دارد و نشان می‌دهد که آلودگی به PPV ممکن است نشان‌دهنده مسیره‌های بیوسنتز اتیلن یا مکانیسم‌های تنظیمی مختلف در میان گونه‌های میوه هسته‌دار باشد. این نشان می‌دهد که آلودگی به PPV ممکن است تولید ACC را در ارقام حساس سرکوب کند و به طور بالقوه بر پاسخ‌های اتیلن تأثیر بگذارد. عدم وجود ACC در درختان آلوده "Pollizo" می‌تواند نشان‌دهنده سرکوب بیوسنتز اتیلن در نتیجه آلودگی PPV باشد. این فرضیه توسط Alazem و Lin پشتیبانی می‌شود، که نشان دادند برخی از ویروس‌های گیاهی می‌توانند مسیره‌های سیگنال‌دهی اتیلن میزبان را برای افزایش تکثیر و گسترش خود دستکاری کنند (Alazem, & Lin 2015). نتایج ما نشان می‌دهد که PPV ممکن است استراتژی مشابهی را در درختان میوه هسته‌دار به کار گیرد.

افزایش غلظت ABA در گیاهان "Real fino" و "GF305" آلوده به PPV-D با مطالعات قبلی که تجمع ABA را در طول آلودگی ویروسی نشان می‌داد همسو

جامع‌تری از تنظیم هورمونی پاسخ‌های دفاعی گیاه ارائه دهد (Bari & Jones 2009).

افزایش مشاهده شده در غلظت IAA در بادام "Garrigues"، زردآلو "Z506-7" و هلو "GF305" به دنبال مایه‌زنی PPV نشان می‌دهد که این ارقام ممکن است از پاسخ‌های دفاعی با واسطه IAA استفاده کنند. افزایش غلظت IAA می‌تواند بخشی از پاسخ ایمنی ذاتی گیاه باشد که به طور بالقوه ژن‌های مرتبط با دفاع را فعال می‌کند یا فرآیندهای سلولی را تغییر می‌دهد تا از تکثیر و انتشار ویروس جلوگیری کند. در مقابل، رقم زردآلو "Rojo Pasion" سطوح IAA بالاتری را در نمونه‌های شاهد در مقایسه با نمونه‌های آلوده نشان داد. این نتیجه غیرمنتظره ممکن است نشان‌دهنده یک استراتژی دفاعی متفاوت یا مکانیزم حساسیت بالقوه باشد. Nachappa و همکاران، الگوهای مشابهی را در گونه‌های حساس گوجه‌فرنگی آلوده به ویروس پژمردگی لکه‌دار گوجه‌فرنگی مشاهده کردند که نشان می‌دهد برخی از عوامل بیماری‌زا ممکن است سطوح هورمون میزبان را برای تسهیل عفونت دستکاری کنند (Nachappa et al. 2020).

تغییرات در غلظت IAA احتمالاً بر سایر هورمون‌های گیاهی درگیر در پاسخ‌های دفاعی تأثیر می‌گذارد. به عنوان مثال، Kazan و همکاران نشان دادند که تغییرات در سطوح اکسین می‌تواند مسیره‌های سالیسیلیک اسید (SA) و جاسمونیک اسید (JA) را تعدیل کند، که برای ایمنی گیاه بسیار مهم هستند (Kazan et al. 2009).

پاسخ‌های متفاوت مشاهده‌شده در میان ارقام مختلف، اهمیت زمینه ژنتیکی را در تعیین تغییرات هورمونی در آلودگی PPV نشان می‌دهد. نمایه مشخص IAA زردآلو "Rojo Pasion" نشان می‌دهد که این رقم ممکن است دارای عوامل ژنتیکی منحصر به فردی باشد که بر پاسخ‌های دفاعی واسطه هورمونی آن تأثیر می‌گذارد. افزایش سطح IAA مشاهده شده در برخی از ارقام ممکن است به

Solanum tuberosum L.) به ویروس سیب‌زمینی Y (PVY) نشان دادند (Baebler *et al.* 2014). *Ádám* و همکاران افزایش سطح SA را در برخی از گیاهان در برابر عوامل بیماری‌زا گزارش کردند (Ádám *et al.* 2018).

با این حال، پاسخ متضاد در "GF305"، که در آن SA در گیاهان شاهد نسبت به گیاهان آلوده بالاتر بود، نشان می‌دهد که PPV-D ممکن است مسیرهای دفاعی وابسته به SA را در برخی از ارقام، به طور بالقوه به عنوان یک استراتژی بیماری‌زایی، سرکوب کند.

تفاوت معنی‌داری بین تیمارهای آلوده و شاهد در گیاهان "Rojo Pasión" و "Z506-7" وجود نداشت. این نتایج نشان می‌دهد که پاسخ‌های دفاعی با واسطه SA در برخی از ارقام بر اثر آلودگی PPV فعال می‌شوند، در حالی که به طور بالقوه در برخی دیگر سرکوب می‌شوند. با این حال، پاسخ‌های متفاوت SA در بین ارقام نشان می‌دهد که پاسخ SA به PPV ممکن است وابسته به ژنوتیپ باشد، مفهومی که در مطالعات قبلی به طور کامل بررسی نشده است.

پاسخ‌های متنوع JA مشاهده شده در بین ارقام، تعامل پیچیده بین JA و سایر هورمون‌های دفاعی را تأکید می‌کند. افزایش سطح JA در گیاهان آلوده "Garrigues" و "Pollizo" نشان دهنده یک پاسخ دفاعی فعال است که به طور بالقوه به مقاومت آنها در برابر PPV کمک می‌کند. این با درک کلی از نقش JA در دفاع گیاه در برابر پاتوژن‌های نکروتروف و حشرات همسو است (Wasternack & Hause 2013, Zhang *et al.* 2017). در مقابل، غلظت بالاتر JA در گیاهان شاهد "GF305" ممکن است نشان‌دهنده یک رابطه آنتاگونیستی بالقوه بین مسیرهای سیگنالینگ SA و JA در این رقم باشد. این یافته به ویژه جالب است زیرا ممکن است نشان‌دهنده دستکاری مسیرهای دفاعی میزبان ناشی از ویروس باشد، پدیده‌ای که در سایر فعل و انفعالات گیاه و عامل بیماری‌زا مشاهده

است (Alazem & Lin 2015). ABA به عنوان واسطه پاسخ‌های دفاعی گیاه به تنش شناخته شده است و افزایش آن ممکن است تلاشی برای کاهش انتشار ویروس باشد. آلودگی‌های ویروسی اغلب منجر به افزایش سطح ABA به عنوان بخشی از مکانیسم دفاعی گیاه می‌شود. این هورمون نقش مهمی در تنظیم بسته شدن روزنه و بیان ژن مربوط به پاسخ‌های تنش ایفا می‌کند و به طور بالقوه به گیاه کمک می‌کند تا اثرات آلودگی ویروسی را کاهش دهد (Alazem & Lin 2015).

در مقابل، سطوح بالاتر ABA در گیاهان شاهد "Rojo Pasión" در مقایسه با گیاه آلوده نشان می‌دهد که آلودگی به PPV ممکن است با بیوسنتز ABA یا مسیرهای سیگنالینگ در این رقم خاص تداخل داشته باشد. این نشان‌دهنده سرکوب بالقوه دفاعی با واسطه ABA توسط PPV-D در این رقم است که پیچیدگی تعاملات ویروس-میزبان را برجسته می‌کند. این تنوع در پاسخ‌های ABA در بین ارقام ممکن است به تفاوت در حساسیت یا تحمل به PPV مرتبط باشد. یافته‌های مشابهی توسط Collum و Culver گزارش شد که برخی از ویروس‌ها می‌توانند سیگنال‌های هورمون میزبان را برای ترویج تکثیر و گسترش خود دستکاری کنند (Collum & Culver 2016).

افزایش قابل توجه سطوح SA در گیاهان آلوده "Garrigues"، "Real fino" و "Pollizo" در مقایسه با گیاهان شاهد، نقش SA را به عنوان یک مولکول سیگنال-دهنده کلیدی در فعال کردن مقاومت اکتسابی سیستمیک (SAR) در برابر پاتوژن‌های مختلف از جمله ویروس‌ها تأیید می‌کند (Vlot *et al.* 2009). سطوح بالای SA در گیاهان آلوده نشان‌دهنده فعال شدن پاسخ‌های دفاعی است که با یافته‌های دیگر فعل و انفعالات گیاه-ویروس مطابقت دارد (Alazem & Lin 2015). Baebler و همکاران نیز نقش سیگنالینگ SA را در مقاومت بیش از حد سیب‌زمینی

باشد. این یافته‌ها به درک ما از فعل و انفعالات پیچیده گیاه و عامل بیماری‌زا در گونه‌های *Prunus* کمک می‌کند. این نتایج، اهمیت نقش ترکیب هورمونی خاص هر رقم در تعیین مقاومت به تنش را نشان می‌دهد. اهمیت این مطالعه در بهینه‌سازی مدیریت زراعی و انتخاب ارقام مناسب برای بهبود عملکرد درختان میوه‌دار است. درک دقیق روابط هورمونی و تأثیر آن بر سازگاری به تنش می‌تواند در توسعه استراتژی‌های زراعی مؤثر و پایدار برای مقابله با تنش‌های محیطی و افزایش عملکرد و کیفیت تولید میوه نقش حیاتی ایفا کند. همچنین، نتایج این مطالعه می‌تواند به کشاورزان و محققان کمک کند تا با استفاده از تکنیک‌های بهینه‌سازی هورمونی، به بهره‌وری بیشتر و پایدارتر در تولید میوه دست یابند. به طور کلی، این تحقیق می‌تواند راه‌گشای تحقیقات آینده در زمینه بهبود ویژگی‌های زراعی و مقاومت درختان میوه به تنش‌های محیطی باشد. این مطالعه می‌تواند گامی در جهت درک بهتر فیزیولوژی درختان میوه هسته‌دار و توسعه روش‌های پایدار کشاورزی می‌باشد. مطالعات آینده می‌توانند به بررسی دقیق‌تر در مورد تأثیرات متقابل هورمون‌های گیاهی و عوامل محیطی دیگر و همچنین ارزیابی امکان استفاده از روش‌های بیوتکنولوژی مربوط به هورمون‌ها در درختان میوه پردازند. در نهایت، تحقیقات بیشتری برای درک بهتر مکانیسم‌های مولکولی زیربنایی این پاسخ‌های هورمونی متنوع و اثرات طولانی‌مدت این ویروس بر گیاهان می‌تواند مفید باشد.

سپاسگزاری

این پژوهش با حمایت پروژه‌های «تنظیم اپی‌ژنتیکی مقاومت به ویروس آبله آلو (Sharka) القا شده در هلو از طریق پیوند با بادام و کاربرد آن به عنوان میان‌پایه» (ALMOND4SHARKA) و «مقاومت در برابر ایزوله مارکوس ویروس آبله آلو (Sharka) در

می‌شود (Ding & Ding 2020). سرکوب JA در ارقام حساس مانند "GF305" ممکن است نشان دهنده یک استراتژی ویروسی موفق برای غلبه بر دفاع گیاه باشد. تفاوت معنی‌داری بین تیمارهای آلوده و شاهد در سایر ارقام وجود ندارد. این پاسخ‌های متفاوت در بین ارقام، پیچیدگی پاسخ‌های دفاعی با واسطه هورمون را برجسته می‌کند و نشان می‌دهد که PPV ممکن است با ژنوتیپ‌های مختلف میوه هسته‌دار تعامل متفاوتی داشته باشد.

تغییرات هورمونی مشاهده شده ممکن است با فعال شدن پاسخ‌های دفاعی در گیاهان آلوده مرتبط باشد. تحقیقات اخیر نشان داده است که آلودگی PPV می‌تواند مکانیسم‌های دفاعی مختلفی از جمله تداخل RNA و تغییر در الگوهای بیان ژن را تحریک کند (Rubio et al. 2021; Espinoza et al. 2021, Sidorova et al. 2022). درک تغییرات هورمونی ناشی از آلودگی PPV می‌تواند به رویکردهای جدیدی در مدیریت بیماری منجر شود. به عنوان مثال، توسعه آلوهای تراریخته مقاوم به PPV در کنترل بیماری شارکا نویدبخش بوده است (Espinoza et al. 2021, Sidorova et al. 2022). یافته‌های ما در مورد تغییرات هورمونی می‌تواند به طور بالقوه استراتژی‌های آینده برای افزایش مقاومت گیاه یا توسعه ابزارهای تشخیصی اولیه را ارائه دهد.

نتیجه‌گیری

این مطالعه، تغییرات غلظت هورمون‌های گیاهی را در ارقام مختلف میوه‌های هسته‌دار بررسی می‌کند و بر اهمیت هورمون‌های گیاهی در شرایط تنش درختان میوه‌دار تأکید می‌کند. نتایج این مطالعه نشان می‌دهد که آلودگی به PPV تأثیر معنی‌داری بر پروفایل هورمونی درختان میوه هسته‌دار دارد. این تغییرات هورمونی ممکن است نقش مهمی در پاسخ گیاه به آلودگی ویروسی و بروز علائم بیماری داشته

هلو «(RESHAPE) از وزارت علوم، نوآوری و دانشگاه‌های اسپانیا) (MICIN) کدهای-RTI2018 است. PID2021-123764OB-I00 و 095556-B-I00 انجام شده

References

منابع

- Ádám A.L., Nagy Z.Á., Kátay G., Mergenthaler E. and Viczián O. 2018. Signals of Systemic Immunity in Plants: Progress and Open Questions. *International Journal of Molecular Science*. 10;19(4):1146. doi: 10.3390/ijms19041146.
- Alazem M. and Lin N.S. 2015. Roles of plant hormones in the regulation of host-virus interactions. *Molecular plant pathology* 16(5):529-540. doi: 10.1111/mpp.12204.
- Albacete A., Ghanem M.E., Martínez-Andujar C., Acosta M., Sánchez-Bravo J., Martínez V., Lutts S., Dodd I.C. and Pérez-Alfocea F. 2008. Hormonal changes in relation to biomass partitioning and shoot growth impairment in salinized tomato plants. *Journal of experimental botany* 59: 4119-4131.
- Albacete A., Martínez-Andujar M.E., Ghanem M.E., Acosta M., Sánchez-Bravo J., Asins M.J., Cuarter J., Lutts I.C., Dodd I.C. and Pérez-Alfocea F. 2009. Rootstock-mediated changes in xylem ionic and hormonal status are correlated with delayed leaf senescence, and increased leaf area and crop productivity in salinized tomato. *Plant, Cell and Environment* 32: 958-938.
- Asensio, M., 1996. El virus de la Sharka (Plum pox virus). Caracterización, diagnóstico y detección mediante anticuerpos monoclonales específicos. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Valencia, p. 223 (Spanish)
- Baebler Š., Witek K., Petek M., Stare K., Tušek-Žnidarič M., Pompe-Novak M., Renaut J., Szajko K., Strzelczyk-Żyta D., Marczewski W., Morgiewicz K., Gruden K. and Hennig J. 2014. Salicylic acid is an indispensable component of the Ny-1 resistance-gene-mediated response against Potato virus Y infection in potato. *Journal of Experimental Botany* 65(4):1095-1109. doi: 10.1093/jxb/ert447.
- Barba M., Ilardi V. and Pasquini G. 2015. Control of pome and stone fruit virus diseases. In *Advances in virus research*. Academic Press 91: 47-83.
- Bari R and Jones J.D. 2009. Role of plant hormones in plant defence responses. *Plant molecular biology* 69(4): 473-88. doi: 10.1007/s11103-008-9435-0.
- Bernhard R., Marénaud C. and Sutic D. 1969. Le pêcher GF305 indicateur polyvalent des virus des espèces à noyaux. *Annual phytopathology* 1: 603-617.
- Canton M., Forestan C., Bonghi C. and Varotto S. 2021. Meta-analysis of RNA-Seq studies reveals genes with dominant functions during flower bud endo- to eco-dormancy transition in *Prunus* species. *Science Reports* 11, 13173. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-92600-6>.
- Chirkov S., Sheveleva A., Ivanov P. and Zakubanskiy A. 2018. Analysis of genetic diversity of Russian sour cherry plum pox virus isolates provides evidence of a new strain. *Plant Disease* 102: 569-575. <https://doi.org/10.1094/PDIS-07-17-1104-RE>.
- Clarke J.D., Volko S.M., Ledford H., Ausubel F.M. and Dong X. 2014. Roles of salicylic Acid, jasmonic acid, and ethylene in CPR-induced resistance in *Arabidopsis*. *The Plant Cell* 12: 2175-2190.
- Collum T.D. and Culver J. 2016. The impact of phytohormones on virus infection and disease. *Current Opinion in Virology* 17: 25-31.
- Collum TD, Stone AL, Sherman DJ, Rogers EE, Dardick C and Culver JN. 2020. Transcriptome profiling of plum pox virus-infected leaves in European plum reveals temporal and spatial coordination of defense responses in phloem tissues. *Molecular Plant Microbe interactions* 33(1):66-77. doi: 10.1094/MPMI-06-19-0152-FI.
- Cueto-Ginzo, I. A., Serrano, L., Sin, E., Rodríguez, R., Morales, J. G., Lade, S. B., ... & Achon, M. A. (2016). Exogenous salicylic acid treatment delays initial infection and counteracts alterations induced by Maize dwarf mosaic virus in the maize proteome. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 96, 47-59.
- Damsteegt V.D., Scorza R., Stone A.L., Schneider W.L., Webb K., Demuth M. and Gil-dow F.E. 2007. *Prunus* host range of Plum pox virus (PPV) in the United States by aphid and graft inoculation. *Plant Disease* 91: 18-23.

- Denancé N., Sánchez-Vallet A., Goffner D. and Molina A. 2013. Disease resistance or growth: The role of plant hormones in balancing immune responses and fitness costs. *Frontiers of plant science* 24; 4:155. doi: 10.3389/fpls.2013.00155.
- Dermastia M., Nikolic P., Chersicola M. and Gruden K. 2015. Transcriptional profiling in infected and recovered grapevine plant responses to 'Candidatus Phytoplasma solani'. *Phytopathogenic Mollicutes* 5. S123. 10.5958/2249-4677.2015.00053.5.
- Ding P. and Ding Y. 2020. Stories of Salicylic Acid: A Plant Defense Hormone. *Trends Plant Science*. 25(6):549-565. doi: 10.1016/j.tplants.2020.01.004.
- Dolgov S.V., Kulikov I.M. and Burmenko Y.V. 2022. Modern bioengineering approaches to creating resistance to the Plum pox virus in stone fruit crops. *Horticulture and Viticulture* DOI:10.31676/0235-2591-2022-2-6-13.
- El-Sharkawy I., Sherif S., Abdulla M. and Jayasankar S. 2017. Plum fruit development occurs via gibberellin-sensitive and -insensitive DELLA repressors. *PLoS One* 11;12(1): e0169440. doi: 10.1371/journal.pone.0169440.
- EPPO (2022) <https://gd.eppo.int/taxon/PPV000/distribution>.
- Espinoza C., Bascou B., Calvayrac C. and Bertrand C. 2021. Deciphering Prunus responses to PPV Infection: A way toward the use of metabolomics approach for the diagnostic of sharka disease. *Metabolites* 11(7), 465. doi: 10.3390/metabo11070465.
- García J.A., Glasa M., Cambra M. and Candresse T. 2014. Plum pox virus and sharka: a model potyvirus and a major disease. *Molecular plant pathology* 15: 226-241.
- García-Marcos, A., Pacheco, R., Manzano, A., Aguilar, E., & Tenllado, F. (2013). Oxylin biosynthesis genes positively regulate programmed cell death during compatible infections with the synergistic pair potato virus X-potato virus Y and Tomato spotted wilt virus. *Journal of virology*, 87(10), 5769-5783.
- Gómez-Muñoz, N., Velázquez, K., Vives, M. C., Ruiz-Ruiz, S., Pina, J. A., Flores, R., ... & Guerri, J. (2017). The resistance of sour orange to Citrus tristeza virus is mediated by both the salicylic acid and RNA silencing defence pathways. *Molecular Plant Pathology*, 18(9), 1253-1266.
- Hu, X., Liang, L., Chen, X., Deng, L., Zou, L., Dong, M., ... & Qi, T. (2024). Transcriptomic and Phytohormone Metabolomics Provide Insight into the Changes in Citrus limon Infected by Citrus yellow vein clearing virus. *Horticulturae*, 10(3), 231.
- Iardi V. and Tavazza M. 2015. Biotechnological strategies and tools for Plum pox virus resistance: Trans-, intra-, cis-genesis, and beyond. *Frontiers of plant science*. 8; 6:379. doi: 10.3389/fpls.2015.00379.
- James D., Varga A. and Sanderson D. 2013. Genetic diversity of plum pox virus: Strains, disease and related challenges for control. *Canadian Journal of Plant Pathology* 35: 431-441. <https://doi.org/10.1080/07060661.2013.828100>.
- Kazan K. and Manners J.M. 2009. Linking development to defense: auxin in plant-pathogen interactions. *Trends in Plant Science* 14(7): 373-82. doi: 10.1016/j.tplants.2009.04.005.
- Kumar R., Khurana A. and Sharma A.K. 2014. Role of plant hormones and their interplay in development and ripening of fleshy fruits. *Journal of Experimental Botany* 65(16): 4561-75. doi: 10.1093/jxb/eru277.
- Martínez-Gómez P., Dicenta F. and Audergon J.M. 2000. Behaviour of apricot (*Prunus armeniaca* L.) cultivars in presence of sharka (plum pox virus): a review. *Agronomie* 20: 407-422
- Milošević T., Milošević N., Mladenović J. and Jevremović, D. 2019. Impact of Sharka disease on tree growth, productivity and fruit quality of apricot (*Prunus armeniaca* L.). *Scientia Horticulturae* 244: 270-276.
- Nachappa P., Challacombe J., Margolies D.C., Nechols J.R., Whitfield A.E. and Rotenberg D. 2020. Tomato spotted wilt virus benefits its thrips vector by modulating metabolic and plant defense pathways in tomato. *Frontiers of plant science* 18;11:575564. doi: 10.3389/fpls.2020.575564.
- Naseem M., Kaldorf M. and Dandekar T. 2015. The nexus between growth and defence signalling: auxin and cytokinin modulate plant immune response pathways. *Journal of experimental botany* 66(16): 4885-96. doi: 10.1093/jxb/erv297.
- Nikbakht-Dehkordi A., Rubio, M., Babaeian, N., Albacete, A., & Martínez-Gómez, P. (2018). Phytohormone signaling of the resistance to plum pox virus (PPV, sharka disease) induced by almond (*Prunus dulcis*

- (Miller) Webb) grafting to peach (*P. persica* L. Batsch). *Viruses*, 10(5), 238. doi: 10.3390/v10050238.
- Nikbakht-Dehkordi, A., & Martínez-Gómez, P. (2024). Phytohormones and Plant Defense. *Journal of Plant Molecular Breeding*, (2), -. doi: 10.22058/jpmb.2024.2045628.1313.
- Nwugo C.C., Lin H., Duan Y. and Civerolo E.L. 2013. The effect of 'Candidatus Liberibacter asiaticus' infection on the proteomic profiles and nutritional status of pre-symptomatic and symptomatic grapefruit (*Citrus paradisi*) plants. *BMC Plant biology* 11; 13:59. doi: 10.1186/1471-2229-13-59.
- Ozga J. and Reinecke D. 2003. Hormonal Interactions in Fruit Development. *Journal of Plant Growth Regulation* 22: 73-81.
- Park Y.D., Boe A.A. and Ehlenfeldt M.K. 1992. Effect of indole acetic acid (IAA) and zeatin riboside on shoot induction from solanum tuberosum l. leaf disks cultured in vitro and variation of the regenerated plants. *Hortscience* 27(6): 695d-695
- Pedrelli A., Panattoni A. and Cotrozzi L. 2024. The sharka disease on stone fruits in Italy: a review, with a focus on Tuscany. *European Journal of Plant Pathology* 169: 287-300.
- Pertry I., Václavíková K., Depuydt S., Galuszka P., Spíchal L., Temmerman W., Stes E., Schmölling T., Kakimoto T., Van Montagu M.C., Strnad M., Holsters M., Tarkowski P. and Vereecke D. 2009. Identification of *Rhodococcus fascians* cytokinins and their modus operandi to reshape the plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106(3): 929-934. doi: 10.1073/pnas.0811683106.
- Pieterse C.M.J., van der Does D., Zamioudis C., León-Reyes A. and van Wees S.C.M. 2012. Hormonal Modulation of Plant Immunity. *Annual Review of Cell and Developmental Biology* 28: 489-521.
- Porcel L., Picca C., Fuentes C. and Ojeda E. 2018. Plum pox virus (PPV) dispersion in plum trees (*Prunus domestica* L.) CV. D'Agén. *Journal of Pharmacy and Pharmacology* 6: 268-273.
- Robert-Seilaniantz A., Grant M. and Jones J.D. 2011. Hormone crosstalk in plant disease and defense: more than just jasmonate-salicylate antagonism. *Annual review of phytopathology* 49: 317-43.
- Robischon M. 2015. Do cytokinins function as two-way signals between plants and animals? Cytokinins may not only mediate defence reactions via secondary compounds, but may directly interfere with developmental signals in insects. *BioEssays* 37(4): 356-63. doi: 10.1002/bies.201400099.
- Rodamilans B., Valli A. and García, J.A. 2020. Molecular plant-plum pox virus interactions. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 33(1): 6-17.
- Rubio M., García-Ibarra A., Martínez-Gómez P. and Dicenta F. 2009. Analysis of the main factors involved in the evaluation of *Prunus* resistance to Plum pox virus (Sharka) in control greenhouse conditions. *Scientia horticulturae* 123: 46-50.
- Rubio M., Martínez-García P.J., Martínez-Gomez, P. and Dicenta, F. 2024. Plum pox virus (sharka) resistance in peach by grafting 'Garrigues' almond as interstock. *Scientia Horticulturae* 338, DOI:10.1016/j.scienta.2024.113749.
- Rubio M., Martínez-Gomez P., Marais A., Sánchez-Navarro J., Pallás V. and Candresse T. 2017. Recent advances and prospects in *Prunus* virology. *Annals of Applied Biology* 171. 10.1111/aab.12371.
- Rubio, M., Martínez-García, P. J., Nikbakht-Dehkordi, A., Prudencio, Á. S., Gómez, E. M., Rodamilans, B., Dicenta, F., García, J. A., & Martínez-Gómez, P. (2021). Gene Expression Analysis of Induced *Plum pox virus* (Sharka) Resistance in Peach (*Prunus persica*) by Almond (*P. dulcis*) Grafting. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(7), 3585. <https://doi.org/10.3390/ijms22073585>
- Sheveleva A., Ivanov P., Gasanova T., Osipov G. and Chirkov S. 2018. Sequence analysis of plum pox virus strain C isolates from Russia revealed prevalence of the D96E Mutation in the universal epitope and interstrain recombination events. *Viruses* 10, 450. <https://doi.org/10.3390/v10090450>.
- Sidorova T., Mikhailov R., Pushin A., Miroshnichenko D. and Dolgov S. 2019. Agrobacterium-mediated transformation of russian commercial plum cv. "Startovaya" (*Prunus domestica* L.) with virus-derived hairpin rna construct confers durable resistance to PPV infection in mature plants. *Front Plant Sci.* 12; 10:286. doi: 10.3389/fpls.2019.00286.
- Sidorova T., Mikhailov R.V., Pushin A.S., Miroshnichenko D. and Dolgov S.V. 2022. Interference inhibition of Plum pox virus, induced by a hairpin-RNA of viral origin, provides long-term resistance to PPV infection in

- adult plants of the Startovaya (*Prunus domestica* L.) variety. *Horticulture and viticulture*.
- Sutaoney P, Pandey D, Joshi V, Vyas A, Joshi N, Shah K, Chauhan NS (2023) Use of plant-defense hormones against pathogen diseases. In *Hormonal Cross-Talk, Plant Defense and Development* (pp. 305-334). Academic Press.
- Vlot A.C., Dempsey D.A. and Klessig D.F. 2009. Salicylic Acid, a multifaceted hormone to combat disease. *Annual review of phytopathology* 47: 177-206.
- Wang K.L., Li H. and Ecker J.R. 2002. Ethylene biosynthesis and signaling networks. *The Plant Cell* 14 Suppl(Suppl):S131-51. doi: 10.1105/tpc.001768.
- Wasternack C. and Hause B. 2013. Jasmonates: biosynthesis, perception, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. An update to the 2007 review in *Annals of Botany*. *Annals of Botany* 111 (6): 1021-1058, <https://doi.org/10.1093/aob/mct067>.
- Yand Y.X., Ahammed G.J., Wu C., Fan S. and Zhou Y.H. 2015. Crosstalk among jasmonate, salicylate and ethylene signaling pathways in plant disease and immune responses. *Current Protein and Peptide Science* 16: 450-461.
- Zhang L., Zhang F., Melotto M., Yao J. and He S.Y. 2017. Jasmonate signaling and manipulation by pathogens and insects. *Journal of Experimental Botany* 68(6):1371-1385. doi: 10.1093/jxb/erw478.