



Mycoviruses Application in Biocontrol of Fungal Pathogens

MUSA MOHAMMADI, AHMAD HOSSEINI[✉],
EBRAHIM SEDAGHATI and SAMIN HOSSEINI

Department of Plant Protection, Vali-e-Asr University of Rafsanjan, Iran

(✉Corresponding author: Hosseini@vru.ac.ir)

Received: 30.01.2017

Accepted: 28.08.2017

Mohammadi M., Hosseini A., Sedaghati E. and Hosseini S. 2018. Mycoviruses application in biocontrol of fungal pathogens. *Plant Pathology Science* 7(1):51-62.

Abstract : Mycoviruses or fungal parasitic viruses have dsDNA, dsRNA or ssRNA genome. Some of these viruses have a restricted host range and can infect certain strains of host species. In contrast, some other viruses have wider host range and can infect different species of a fungal family. In most cases these viruses are transmitted by anastomosis of mycelium. In a phenomenon called hypovirulence, most of these viruses decrease the virulence of their host fungus. Discovery of hypovirulence revealed the biocontrol ability of mycoviruses. In summary, mycoviruses could be implemented as powerful agents for biocontrol of fungal pathogens and induction of resistance in plants.

Key words: Hypovirulence, *Sclerotinia*, *Penicillium*, *Cryphonectria*

کاربرد میکوویروس‌ها در مهار زیستی قارچ‌های بیمارگر

موسی محمدی، احمد حسینی[✉]، ابراهیم صداقتی و ثمین حسینی

گروه گیاه‌پزشکی، دانشگاه ولی عصر (عج) رفسنجان

پذیرش: ۱۳۹۶/۰۵/۰۸

دریافت: ۱۳۹۵/۰۹/۱۳

محمدی م، حسینی ا، صداقتی ا. و حسینی ث. ۱۳۹۶. کاربرد میکوویروس‌ها در مهار زیستی قارچ‌های بیمارگر. *دانش بیماری‌شناسی گیاهی* 7(1): ۵۱-۶۲.

چکیده: میکوویروس‌ها یا ویروس‌های انگل قارچ‌ها دارای ژنوم ssRNA، dsRNA یا dsDNA هستند. بعضی از این ویروس‌ها دامنه میزبانی محدودی داشته و فقط جدایه خاصی از میزبان را آلوده می‌کنند، در مقابل بعضی توانایی آلوده‌سازی جنس‌های مختلف یک تیره از قارچ‌ها را دارند. این ویروس‌ها اغلب در قارچ‌های میزبان با پیوند ریشه‌ای انتقال می‌یابند. اکثر این ویروس‌ها باعث کاهش قدرت بیماری‌زایی میزبان خود می‌شوند و این پدیده به نام کم‌آزاری شناخته می‌شود. میکوویروس‌ها می‌توانند به‌عنوان یک ابزار قدرتمند در مبارزه زیستی با قارچ‌های بیمارگر و ایجاد مقاومت القایی در گیاهان استفاده شوند.

واژه‌های کلیدی: کم‌آزاری، *Cryphonectria*، *Penicillium*، *Sclerotinia*

مقدمه

بیماری اقتصادی مهمی از روی قارچ *Agaricus bisporus* (Lange) Imbach 1946 با نشانه‌های

بدشکلی اندام‌های بارده و کاهش شدید محصول، در سالن‌های پرورش قارچ برادران La France در پنسیلوانیا

✉مسئول مکاتبه: Hosseini@vru.ac.ir

در سال ۱۹۴۸ گزارش شد. این بیماری La France نامیده شد و کمی بعد از اروپا، ژاپن و استرالیا نیز گزارش گردید. این گزارش‌ها سبب کشف ویروس‌ها از روی میزبان قارچی شد. در سال ۱۹۶۲، Hollings سه نوع پیکره ویروسی را از روی این قارچ جداسازی نمود. این اولین گزارش از پیکره ویروس‌ها در قارچ و تولدی برای ویروس‌شناسی قارچی بود. نشانه‌های ایجادشده توسط این ویروس‌ها بسیار متغیر است، بعضی نشانه‌های شدیدی را بر روی قارچ میزبان خود ایجاد می‌کنند، برخی بدون نشانه هستند، بعضی باعث کاهش قدرت بیماری‌زایی قارچ‌هستند (Hypovirulence) و بعضی نیز باعث افزایش بیماری‌زایی (Hypervirulence) میزبان خود می‌شوند (Ghabrial and Suzuki 2009). امروزه میکروویروس‌ها از قارچ‌های مختلفی جداسازی شده‌اند به طوری که بیش از ۲۵۰ میکروویروس توالی یابی و در بانک ژن NCBI ثبت شده است. بیش از نیم‌قرن از کشف اولین میکروویروس گذشته است، ولی این ویروس‌ها به علت اهمیت آن‌ها در مهار زیستی بیمارگرهای قارچی و همچنین فهم بهتر سازوکارهای بیماری‌زایی در قارچ‌ها همچنان مورد توجه محققان می‌باشند (Xie and Jiang 2014).

۱- آرایه‌بندی

اکثر میکروویروس‌ها، به جز *Rhizidiomyces virus* که دارای ژنوم dsDNA است، دارای ژنوم RNA دو رشته‌ای هستند. تا پیش از این هیچ گزارشی از ویروس‌ها ssRNA- وجود نداشت اما اخیراً این نوع ژنوم برای ویروسی با نام *Sclerotinia sclerotiorum negative-stranded RNA virus 1* (SsNSRV-1) گزارش شده است (Liu et al. 2014). تاکنون ویروس‌هایی با ژنوم DNA تک رشته در قارچ‌ها شناسایی نشده‌اند. در این بین ۱۲ تیره برای میکروویروس‌هایی با ژنوم RNA شناسایی شده است (Ghabrial and Suzuki 2009). اعضای چهار تیره (*Totiviridae*, *Reoviridae*, *Partitiviridae*, *Chrysoviridae*) دارای ژنوم dsRNA است. *Totiviridae* دارای یک قطعه ژنوم و سه تیره دیگر دارای چند قطعه ژنوم هستند. ژنوم این ویروس‌ها در داخل پوشش پروتئینی قرار می‌گیرد (Aoki et al. 2009, Chiba et al. 2009, Liu et al. 2009, Xie et al. 2009). در تیره *Totiviridae* ویروس‌های آلوده‌کننده سیاهک‌ها (*Totivirus*) و ویروس‌های جنس *Victorivirus* که انگل قارچ‌های رشته‌ای هستند، حضور دارند (Ghabrial and Nibert 2009). تیره *Chrysoviridae* دارای یک جنس است (*Chrysovirus*) که *Penicillium chrysogenum virus*

(PcV) به‌عنوان گونه تیپ شناخته می‌شود (Ghabrial and Suzuki 2009, King *et al.* 2012). سه جنس در تیره *Partitiviridae* شرح داده شده است که فقط جنس *Partitivirus* ویروس‌های آلوده‌کننده قارچ‌ها را دربر می‌گیرد (fungal partitiviruses) (Regenmortel and Mahy 2009, Tavantzis 2008). اعضای شش تیره *Hypoviridae*، *Gammaflexiviridae*، *Endornaviridae*، *Barnaviridae*، *Alphaflexiviridae* و *Narnaviridae* دارای ژنوم ssRNA هستند. در بین این شش تیره فقط دو تیره (*Alphaflexiviridae* و *Gammaflexiviridae*) دارای پوشش پروتئینی می‌باشند. چهار تیره دیگر فاقد پوشش پروتئینی بوده و پیکره مشخصی را تشکیل نمی‌دهند. دو تیره *Metaviridae* و *Pseudoviridae* دارای ژنوم RNA با رونوشت برداری معکوس هستند (Aoki *et al.* 2009, Chiba *et al.* 2009, Liu *et al.* 2009, Xie *et al.* 2011, Zhang *et al.* 2009).

۲- دامنه میزبانی میکوویروس‌ها

پیش‌تر تصور بر آن بود که میکوویروس‌ها دامنه میزبانی محدودی داشته و فقط روی قارچ‌های دارای سازگاری رویشی مشابه یا نزدیک به هم فعال باشند (Ghabrial 1998). با این‌وجود میکوویروس‌ها از ویروس‌های دیگر جانداران متفاوت نیستند و احتمالاً دامنه میزبانی مختلفی دارند. تحقیقات جدید صورت گرفته نشان داده است که دامنه میزبانی این ویروس‌ها فراتر از گونه‌های با سازگاری رویشی است و حتی بین جنس‌های مختلف قارچی نیز می‌توانند فعالیت داشته باشند. برای مثال *Mycoreovirus 1* توانایی تکثیر و تغییر فنوتیپ در گونه‌های *Cryphonectria parasitica* (Murrill) Barr 1978 با سازگاری رویشی مختلف را دارد. علاوه بر آن سویه EP713 از *Cryphonectria hypovirus 1* می‌تواند روی جنس‌های مختلف قارچی *Endothia gyrosa* و *Valsa ceratosperma* و همچنین میزبان طبیعی آن *C. parasitica*، باعث کم‌آزاری شود (Ghabrial and Suzuki 2008). BcMV1 که از روی *Botrytis cinerea* Pers. 1797 جداسازی شده است با OnuMV3b ۹۵٪ تشابه توالی دارد. میتوویروس *Ophiostoma novo-ulmi mitovirus 3b* روی *O. novo-ulmi* فعالیت دارد. علاوه بر آن *Ophiostoma mitovirus 3a* که از جنس *Mitovirus* می‌باشد نیز از روی *Sclerotinia homoeocarpa* Benn. 1937 کشف شده است. به علت رابطه دور فیلوژنتیکی بین *Botrytis* و *Sclerotinia* با جنس *Ophiostoma* می‌توان به دامنه میزبانی وسیع این ویروس‌ها پی برد

(Deng *et al.* 2003). بعضی از میکروویروس‌ها، مانند دیگر ویروس‌ها، دامنه میزبانی محدودی دارند. SsHADV-1 توانایی آلوده سازی برخی گونه‌های *Sclerotinia* را دارد ولی روی *B. cinerea* و برخی دیگر از قارچ‌ها مانند *Coniothyrium minitans* Campb. 1947 نمی‌تواند فعالیت کند. چون دو جنس *Botrytis* و *Sclerotinia* در یک تیره هستند می‌توان احتمال داد که این میکروویروس دامنه میزبانی محدودی داشته باشد (Yu *et al.* 2013).

۳- انتقال میکروویروس‌ها

میکروویروس‌ها فاقد مراحل زندگی خارج سلولی هستند. تاکنون هیچ ناقلی برای این نوع ویروس‌ها شناسایی نشده است، با این وجود محققان معتقدند که باید ناقلی برای این ویروس‌ها وجود داشته باشد. به طور کلی برای این ویروس‌ها دو نوع انتقال در نظر گرفته می‌شود، انتقال از نسلی به نسل دیگر که انتقال عمودی نام دارد و انتقال به میزبان‌های جدید که به آن انتقال افقی گفته می‌شود (Pearson *et al.* 2009). انتقال عمودی میکروویروس‌ها توسط هاگ‌ها به خصوص هاگ‌های غیرجنسی قارچ‌های میزبان می‌یابند. باید توجه داشت که ممکن است این ویروس‌ها در طی تولیدمثل جنسی از بین بروند. با این وجود در جنس‌های *Totiviruses* و *Narnaviruses* انتقال به طور مؤثری توسط آسکوسپورها صورت می‌گیرد. ویروس‌ها در طی تولیدمثل جنسی اغلب قارچ‌های آسکومیستی از بین می‌روند، در حالی که توسط بازیدیوسپورها معمولاً به طور مؤثری انتقال می‌یابند. بنابراین کیفیت انتقال در طی تولیدمثل جنسی کاملاً به قارچ میزبان ویروس بستگی دارد. انتقال افقی آن‌ها توسط پیوند ریشه‌ها و معمولاً فقط در بین گونه‌های یک جنس که دارای سازگاری رویشی هستند صورت می‌گیرد. در هنگام تماس ریشه‌های آلوده با ریشه فاقد ویروس، ممکن است پاسخ‌های ناسازگاری رخ دهد، در صورت ایجاد پاسخ‌های ناسازگاری مرگ برنامه‌ریزی شده سلول‌ها معمولاً باعث محدود شدن انتقال می‌شود (Choi *et al.* 2012, Chun and Lee 1997, Ghabrial and Suzuki 2008).

۴- کم آزاری و مبارزه زیستی

میکروویروس‌هایی که تاکنون بیشترین مطالعه روی آن‌ها صورت گرفته است، باعث سه نوع نشانه در میزبان خود می‌شوند: (۱) فنوتیپ کشنده، (۲) کم آزاری، (۳) تضعیف یا کاهش رشد. سیستم کشنده شامل

توتی ویروس‌ها و dsRNAs اقماری همراه آن است. این سیستم باعث کد شدن پروتئینی می‌شود که ترشح آن توسط میزبان، از بین رفتن قارچ‌های مشابه فاقد این سیستم ویروسی را در پی دارد (Alfen and Kazmierczak 2008). بهترین مثال برای این سیستم کشنده در مخمر نان (*Saccharomyces cerevisiae*) (Meyen 1838 (Desm.))، یافت شده است (Wickner 1996). نوع دیگر کاهش میزان بیماری‌زایی در قارچ‌های بیمارگر گیاهی رخ می‌دهد که آن را کم‌آزاری می‌نامند. به‌طور کلی هر عاملی که سبب کاهش قدرت رشد و تکثیر طبیعی قارچ بیمارگر شود از بیماری‌زایی آن می‌کاهد (Alfen and Kazmierczak 2008). در سال ۱۹۵۱، Biraghi برای اولین بار پدیده کم‌آزاری را کشف نمود. وی متوجه شد که در ایتالیا برخی از درختان شاه‌بلوط آلوده به *Cryphonectria parasitica*، برخلاف دیگر درختان دچار پژمردگی کامل نشده‌اند. ریشه قارچ به لایه خارجی پوست محدود شده و سبب گسترش سطحی شانکر شده بود. به دنبال آن در سال ۱۹۶۴، Grente جدایه‌هایی از *C. parasitica* را از روی شانکرهای در حال بهبود جدا نمود. وی مشاهده کرد که هاگ‌زایی و تولید رنگ‌دانه در این جدایه‌ها کمتر از جدایه‌های معمولی است. این جدایه‌ها بعد از مایه‌زنی به شاه‌بلوط از خود بیماری‌زایی کمی نشان دادند. در قدم بعد این جدایه‌ها به درختان بیمار با جدایه بیماری‌زای معمولی مایه‌زنی شدند، نتیجه حاصله بسیار قابل توجه بود، شانکرهای روی شاخه شروع به بهبود کردند. Grente این پدیده را کم‌آزاری نامید. جدایه‌های کم‌آزار با انتقال dsRNA در طی پیوند ریشه‌ها باعث کاهش قدرت بیماری‌زایی جدایه‌های بیماری‌زا می‌شوند. این پدیده اساس مبارزه زیستی توسط میکروویروس‌ها را بنا نهاد (Heiniger and Rigling 1994). در سال ۱۹۸۲ Anagnostakis مروری بر پژوهش‌های خود در مورد امکان فعالیت مبارزه زیستی به کمک این ویروس با بیماری سوختگی شاه‌بلوط را منتشر ساخت و بیان نمود در صورت یافتن راهی برای انتشار جدایه‌های کم‌آزار قارچ بیمارگر امکان حفاظت درختان شاه‌بلوط از این بیماری قارچی مخرب ممکن خواهد بود. برنامه مبارزه زیستی در اروپا (فرانسه، سوییس، ایتالیا) به‌وسیله استقرار طبیعی جدایه‌های کم‌آزار قارچ بیمارگر به‌خوبی اجرا شد. در آمریکا نیز به امید دستیابی به نتایج مشابه برنامه مبارزه زیستی توسط این میکروویروس به اجرا درآمد. در سال ۲۰۰۴، Cortesi و Milgroom گزارش تحلیلی مهمی را در رابطه با این روش مبارزه زیستی منتشر کردند، بر اساس آن به‌جز چند استثنا، مبارزه زیستی تقریباً در تمام شمال شرق آمریکا با شکست مواجه شده بود (Milgroom and Cortesi 2004).

عوامل مختلفی به علت شکست این طرح مبارزه زیستی نسبت داده شد، ولی در بین آن‌ها عدم انتقال افقی کارآمد توجه بیشتری را به خود جلب کرد، زیرا در آمریکا گروه‌های رویشی مختلفی از قارچ موردنظر حضور دارد و عدم سازگاری رویشی از انتقال افقی جلوگیری می‌کند ولی در اروپا به دلیل حضور جدایه‌های محدود و انتقال افقی موفقیت‌آمیز این طرح به‌خوبی اجرا شد (Milgroom and Cortesi 2004). از دیگر بیماری‌های قارچی بررسی شده مرگ هلندی نارون می‌باشد، این بیماری توسط قارچ *Ophiostoma ulmi* (Buisman) Nannf. 1934 ایجاد شده و یکی از خطرناک‌ترین بیماری‌های نارون است. مبارزه زیستی این قارچ بیمارگر با استفاده از میکروویروس‌ها توسط محققان متعددی پیشنهاد شده است. میکروویروس‌های آلوده‌کننده این قارچ باعث کاهش قابلیت آلوده سازی گیاهان سالم و همچنین کاهش تولید هاگ می‌شوند (Webber et al. 1993, Brasier 2000). میکروویروس‌های متعددی در محیط آزمایشگاهی برای کنترل این بیماری مورد بررسی قرار گرفته است که پر استفاده‌ترین آن‌ها ویروس‌های D-Factor است، این ویروس‌ها با ساختار dsRNA شناخته می‌شوند و پژوهش‌ها نشان داده‌اند که آلودگی قارچ عامل بیماری به این میکروویروس‌ها باعث بهبود زخم‌های ایجاد شده روی درخت می‌شود (Ganely and Bulman 2016). تعداد زیادی از مخروطیان (عمدتاً *Pinus*, *Picea*, *Abies* و *Larix*) در اروپای شمالی و مرکزی، آمریکای شمالی و ژاپن توسط قارچ *Gremmeniella abietina* (Lagerb.) Morelet 1969 آلوده می‌شوند. این بیمارگر گیاهی باعث ایجاد شانکر ساقه و همچنین سرخشکیدگی شاخه‌ها می‌شود (Botela et al. 2010). سه تیره از میکروویروس‌های dsRNA از این بیمارگر گیاهی جداسازی شده‌اند: *Gremmeniella abietina mitochondrial RNA virus S1* (Narnaviridae), *Gremmeniella abietina RNA virus L1* (GaMRV-S1), *Gremmeniella abietina RNA virus MS1* (Totiviridae) و *Gremmeniella abietina RNA virus MS1* (Partitiviridae). این میکروویروس‌ها بسیار شایع بوده و در ۸۹ درصد جدایه‌های اسپانیایی و ۵۰ درصد جدایه‌های ترکیه شناسایی شده است (Aday et al. 2012). در اسپانیا تنها تولیدمثل غیرجنسی قارچ موردنظر گزارش شده است و جمعیت بالایی از میکروویروس‌های ذکر شده در اسپانیا یافت می‌شود، به نظر می‌رسد تولیدمثل غیرجنسی در انتقال و گسترش این میکروویروس‌ها بسیار اهمیت داشته باشد (Muñoz-Adalia et al. 2016). با وجود آنکه امروزه استفاده از میکروویروس‌ها به‌عنوان عوامل مبارزه زیستی برخی بیماری‌های درختان جنگلی متداول شده

است، گزارش‌های محدودی در رابطه با استفاده از این ویروس‌ها در زمین‌های زراعی علیه بیماری‌های قارچی وجود دارد. البته در رابطه با *B. cinerea* مطالعات متعددی صورت گرفته و تعداد زیادی میکروویروس با ژنوم RNA از آن جداسازی شده است (*Totiviridae*, *Narnaviridae*, *Alphaflexiviridae*, *Gammapflexiviridae*, *Partitiviridae* و *Partitiviridae*). تمامی گزارش‌ها نشانگر آن هستند که آلوده سازی این بیمارگر گیاهی با میکروویروس‌ها باعث کاهش بیماری‌زایی آن می‌شود. ولی در مورد *B. cinerea* نیز عدم سازگاری رویشی از عمده‌ترین مشکلات پیش‌رو برای مبارزه زیستی توسط میکروویروس‌ها می‌باشد (Wu et al. 2016). به دلیل تفاوت در نوع اکوسیستم موجود در مزارع و جنگل‌ها، برای مثال تراکم بالای گیاهان زارعی، تنوع پایین گونه‌ها و شرایط محیطی یکنواخت مزارع باعث تسهیل رشد، تولیدمثل و انتقال بیمارگرهای گیاهی می‌شوند. البته این ویژگی‌ها می‌تواند به استقرار و بازدارندگی میکروویروس‌ها نیز کمک کند. اگر بتوانیم جدایه‌های آلوده به میکروویروس‌ها را در زمان و میزان مناسب در مزرعه استفاده نماییم کمک زیادی به استقرار میکروویروس‌ها و جدایه‌های آلوده به آن‌ها خواهد کرد. اجرای این نوع مبارزه زیستی سختی‌هایی را نیز خواهد داشت. کشاورزان همیشه نیازمند روش‌هایی هستند که در کمترین زمان ممکن بیماری گیاهی آن‌ها را کنترل نماید. در صورت استفاده از میکروویروس‌ها در مزرعه، زمان موردنیاز برای استقرار آن‌ها روی گیاه بسیار اهمیت دارد، ولی به نظر می‌رسد مسئله عدم سازگاری رویشی که از انتقال مؤثر این ویروس‌ها جلوگیری می‌کند یکی از عمده‌ترین مشکلات پیش روی چنین روشی است. در مطالعه‌ای، قطعات ریشه جدایه کم‌آزار Ep-1PN (آلوده به *Sclerotinia sclerotiorum debilitation-associated RNA virus*) از قارچ *Sclerotinia sclerotiorum* در مزرعه کلزا محلول‌پاشی شده است، سپس جدایه‌ای از بیمارگر که با Ep-1PN سازگاری رویشی ندارد در گیاهان مایه‌زنی شدند. تمام گیاهان توسط جدایه بیمارگر از بین رفتند. ولی در مایه‌زنی مزرعه‌ای با جدایه‌های دارای سازگاری رویشی مشابه Ep-1PN، مبارزه زیستی با موفقیت حاصل شد (Xie and Jiang 2014). برای رفع چنین مشکلاتی که ناشی از عدم انتقال مؤثر در گروه‌های رویشی مختلف است می‌توان برنامه‌های مختلفی را اجرا نمود. همان‌طور که قبلاً نیز اشاره شد عدم سازگاری رویشی باعث مرگ برنامه‌ریزی‌شده سلول (Programed Cell Death یا PCD) شده و در نتیجه انتقال افقی صورت نمی‌گیرد. استفاده از مواد شیمیایی برای تحت تأثیر قرار دادن PCD و یا غیرفعال کردن آن می‌تواند باعث

انتقال مؤثر این ویروس‌ها شود. پژوهش‌های صورت گرفته حاکی از آن است که ترکیبات فلزی روی به‌طور مؤثری می‌توانند باعث تضعیف PCD در جدایه‌های فاقد سازگاری رویشی شوند. در یکی از این مطالعات دو گروه رویشی مختلف از قارچ *Rosellinia necatrix* Berl. ex Prill. 1904 روی محیط کشت مشترک که دارای ترکیبات روی است رشد داده شدند، پیوند ریشه بین دو جدایه بسیار بهبودیافته و میکروویروس به‌راحتی بین دو جدایه منتقل شد (Ikeda *et al.* 2013). همچنین Hutchison و همکاران در بررسی‌های خود نشان داده‌اند که گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) نقش مؤثری در فرآیند PCD داشته و در صورت اقتصادی بودن می‌توان از آن برای کنترل PCD بهره برد (Hutchison *et al.* 2005). این گزارش‌ها نشان می‌دهد که مطالعه بیشتر روی سازوکارهای PCD و عوامل کنترل‌کننده آن می‌تواند به نتایج امیدوارکننده‌ای را در رابطه با رفع مشکل عدم سازگاری رویشی و در نتیجه مبارزه زیستی موفق توسط میکروویروس‌ها منجر شود. روش دیگر برای حل مشکل انتقال ویروس‌ها یافتن ناقل برای آن‌ها است. با وجود آنکه تاکنون ناقلی برای میکروویروس‌ها یافت نشده است، در صورت یافتن ناقل برای این ویروس‌ها می‌توان به‌طور مؤثری مشکل ناسازگاری رویشی در انتقال آن‌ها را رفع نمود. گزارش شده که احتمالاً برخی از میکروویروس‌ها توانایی انتقال افقی بدون پیوند ریشه‌ها را دارند. پیکره خالص‌شده میکروویروس *Sclerotinia sclerotiorum hypovirulence-associated DNA virus 1* (SsHADV-1) توانایی آلوده سازی میزبان خود، *S. sclerotiorum* را به‌صورت خارج سلولی دارد. پیکره‌های خالص‌شده به‌راحتی میزبان خود را روی محیط کشت PDA و همچنین برگ گیاه کلزا آلوده می‌کنند، این آلودگی سبب ممانعت از گسترش زخم‌ها و همچنین کاهش قدرت بیماری‌زایی قارچ بیمارگر می‌شود (Yu *et al.* 2013).

نتیجه‌گیری و پیشنهاد

در ابتدای کشف ویروس‌ها از بافت میزبان قارچی، خسارت اقتصادی آن در سالن‌های کشت قارچ خوراکی دکمه‌ای سفید مورد توجه قرار گرفت، ولی به‌مرور میکروویروس‌های بیشتری از میزبان‌های قارچی دیگر و بخصوص از قارچ‌های بیمارگر جداسازی شدند و به‌دنبال آن قابلیت مبارزه زیستی این ویروس‌ها توجه بیشتری را به خود جلب نمود. نمونه موفق مبارزه زیستی توسط این ویروس‌ها در اروپا، بیماری‌شناسان گیاهی را بسیار امیدوارتر کرد. بررسی‌های انجام‌شده نشان داده است که اصلی‌ترین مشکل پیش رو برای استفاده از

این ویروس‌ها عدم سازگاری رویشی در جدایه‌های مختلف قارچی برای انتقال افقی آن‌ها است. با این وجود در صورت غلبه بر این مشکل، عامل مهار زیستی بسیار کارآمدی را علیه بیمارگرهای قارچی در اختیار خواهیم داشت زیرا استفاده از میکروویروس‌ها در مهار این بیمارگرها مزایای ویژه‌ای خواهد داشت. برای مثال، این ویروس‌ها می‌توانند به‌طور قابل توجهی از گسترش زخم‌ها و لکه‌ها توسط بیمارگرهای قارچی جلوگیری نمایند زیرا آن‌ها تمایل زیادی به رسیدن به مناطق فعال رشدی قارچ برای تکثیر خود دارند (Boine *et al.* 2012). البته رشد جدایه‌های کم‌آزار قارچی روی میزبان خود می‌تواند سبب تولید الگوهای مولکولی مرتبط با بیمارگر (PAMPs = Pathogen Associated Molecular Patterns) یا پیام‌های قابل‌ردیابی توسط میزبان شوند. شناسایی این الگوهای مولکولی و پیام‌ها باعث بروز مقاومت القایی در گیاهان خواهد شد، در نتیجه گیاه در مقابل جدایه‌های مهاجم قارچ موردنظر و همچنین دیگر بیمارگرها مقاومت نسبی از خود نشان می‌دهد (Xie and Jiang 2014)، بنابراین با استفاده از جدایه‌های کم‌آزار علاوه بر کنترل مستقیم بیمارگر، به‌طور غیرمستقیم نیز با القای مقاومت در گیاهان می‌توان سبب مهار و یا کاهش شدت بیماری شد.

References

منابع

1. Alfén N. K. V. and Kazmierczak P. 2008. Hypovirulence. Pp. 574-580. *In*: B. W. J. Mahy and M. H. V. V. Regenmortel (ed). Encyclopedia of Virology. Academic Press, USA .
2. Aoki N., Moriyama H., Kodama M., Arie T., Teraoka T. and Fukuhara T. 2009. A novel mycovirus associated with four double-stranded RNAs affects host fungal growth in *Alternaria alternata*. *Virus Research* 140:179-187.
3. Boine B., Kingston R. L. and Pearson M. N. 2012. Recombinant expression of the coat protein of *Botrytis virus X* and development of an immunofluorescence detection method to study its intracellular distribution in *Botrytis cinerea*. *Journal of General Virology* 93:2502-2511.
4. Botella L., Tuomivirta T. T., Kaitera J., Carrasco Navarro V., Diez J. J., and Hantula J. 2010. Spanish population of *Gremmeniella abietina* is genetically unique but related to type A in Europe. *Fungal Biology* 114:778-789.
5. Brasier C. M. 2000. Viruses as biological control agents of the Dutch elm disease fungus *Ophiostoma novo-ulmi*. Pp. 201-212. *In*: C.P. Dunne (ed.). The Elms: Breeding, Conservation and Disease Management. Kluwer Academic Publishers, USA.

6. Chiba S., Salaipeth L., Lin Y.-H., Sasaki A., Kanematsu S. and Suzuki N. 2009. A novel bipartite double-stranded RNA mycovirus from the white root rot fungus *Rosellinia necatrix*: molecular and biological characterization, taxonomic considerations, and potential for biological control. *Journal of Virology* 83:12801-12812.
7. Choi G. H., Dawe A. L., Churbanov A., Smith M. L., Milgroom M. G. and Nuss D. L. 2012. Molecular characterization of vegetative incompatibility genes that restrict hypovirus transmission in the chestnut blight fungus *Cryphonectria parasitica*. *Genetics* 190:113-127.
8. Chun S. J. and Lee Y. H. 1997. Inheritance of dsRNAs in the rice blast fungus, *Magnaporthe grisea*. *FEMS Microbiology Letters* 148:159-162.
9. Deng F., Xu R. and Boland G. 2003. Hypovirulence-associated double-stranded RNA from *Sclerotinia homoeocarpa* is conspecific with *Ophiostoma novo-ulmi* mitovirus 3a-Ld. *Phytopathology* 93:1407-1414.
10. Ganley, R. J., and L. S. Bulman. 2016. Dutch elm disease in New Zealand: impacts from eradication and management programmes. *Plant Pathology* 65:1047-1055.
11. Ghabrial S. A. 1998. Origin, adaptation and evolutionary pathways of fungal viruses. *Virus Genes* 16:119-131.
12. Ghabrial S. A. and Suzuki N. 2008. Fungal Viruses. Pp. 284-291. In: B. W. J. Mahy and M. H. V. v. Regenmortel (ed). *Encyclopedia of Virology*. Academic Press, USA.
13. Ghabrial S. A. and Nibert M. L. 2009. *Victorivirus*, a new genus of fungal viruses in the family *Totiviridae*. *Archives of Virology* 154:373-379.
14. Ghabrial S. A. and Suzuki N. 2009. Viruses of plant pathogenic fungi. *Annual Review of Phytopathology* 47:353-384.
15. Heiniger U. and Rigling D. 1994. Biological control of chestnut blight in Europe. *Annual Review of Phytopathology* 32:581-599.
16. Hutchison E., Brown S., Tian C. and Glass NL. 2005. Transcriptional profiling and functional analysis of heterokaryon incompatibility in *Neurospora crassa* reveals that reactive oxygen species, but not metacaspases, are associated with programmed cell death. *Microbiology* 155:3957-3970.

17. Ikeda K., Inoue K., Kida C., Uwamori T., Sasaki A., Kanematsu S. and Park P. 2013 . Potentiation of mycovirus transmission by zinc compounds via attenuation of heterogenic incompatibility in *Rosellinia necatrix*. *Applied and Environmental Microbiology* 79:3684-3691.
18. King A. M., Adams M. J., Lefkowitz E. J. and Carstens E. B. 2012. Virus Taxonomy: Classification and Nomenclature of Viruses. Elsevier, USA, 1272p.
19. Liu H., Fu Y., Jiang D., Li G., Xie J., Peng Y., Yi X. and Ghabrial S. A. 2009. A novel mycovirus that is related to the human pathogen hepatitis E virus and rubi-like viruses. *Journal of Virology* 83:1981-1991.
20. Liu L., Xie J., Cheng J., Fu Y., Li G., Yi X. and Jiang D. 2014. Fungal negative-stranded RNA virus that is related to *Bornaviruses* and *Nyaviruses*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111:12205-12210.
21. Milgroom M. G. and Cortesi P. 2004. Biological control of chestnut blight with hypovirulence: a critical analysis. *Annual review of phytopathology* 42:311-338.
22. Muñoz-Adalia E. J., Fernández M. M. and Diez J. J. 2016. The use of mycoviruses in the control of forest diseases. *Biocontrol Science and Technology* 26:577-604.
23. Pearson M. N., Beever R. E., Boine B., Arthur K. 2009. Mycoviruses of filamentous fungi and their relevance to plant pathology. *Molecular Plant Pathology* 10:115-128.
24. Regenmortel M. H. and Mahy B. W. 2009. Desk Encyclopedia of Plant and Fungal Virology. Academic Press, USA, 613p.
25. Tavantzis S. 2008. Partitiviruses of fungi. Pp. 63-68. In: B. W. J. Mahy and M. H. V. Regenmortel(ed). Encyclopedia of Virology. Academic Press, USA.
26. Webber J. F., Sticklen M. B. and Sherald J. L. 1993. D factors and their potential for controlling Dutch elm disease. Pp. 322-332. In: M. B. Sticklen, J. L. Sherald (ed.). Dutch Elm Disease Research: Cellular and Molecular Approaches. Springer, USA.
27. Wickner R. B. 1996. Double-stranded RNA viruses of *Saccharomyces cerevisiae*. *Microbiological Reviews* 60:250.
28. Wu M., Zhang J., Yang L. and Li G. 2016. RNA mycoviruses and their role in *Botrytis* biology. Pp. 71-90. In: S. Fillinger, Y. Elad (ed.). *Botrytis—the Fungus, the Pathogen and its Management in Agricultural Systems*. Springer International Publishing, Switzerland.

29. Xie J., Xiao X., Fu Y., Liu H., Cheng J., Ghabrial S. A., Li G. and Jiang D. 2011. A novel mycovirus closely related to hypoviruses that infects the plant pathogenic fungus *Sclerotinia sclerotiorum*. *Virology* 418:49-56.
30. Xie J. and Jiang D. 2014. New insights into mycoviruses and exploration for biological control of crop fungal diseases. *Annual Review of Phytopathology* 52:45-68.
31. Yu X., Li B., Fu Y., Xie J., Cheng J., Ghabrial S. A., Li G., Yi X. and Jiang D. 2013. Extracellular transmission of a DNA mycovirus and its use as a natural fungicide. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110:1452-1457.
32. Zhang L., Fu Y., Xie J., Jiang D., Li G. and Yi X. 2009. A novel virus that infecting hypovirulent strain XG36-1 of plant fungal pathogen *Sclerotinia sclerotiorum*. *Virology journal* 6:96-105.