تأثیر قارچ آربسکولار- میکوریز و تنش خشکی بر رشد ریشه، تجمع پرولین و جذب بعضی از عناصر غذایی توسط سه ژنوتیپ تره

نسترن قاسم جوکار[1]، حبیب اله نادیان، بیژن خلیل مقدم و مختار حیدری

دانشجوی سابق کارشناسی ارشد دانشگاه کشاورزی و منابع طبیعی رامین خوزستان؛ **nastaran_ghasemjokar@yahoo.com**

دانشیار دانشگاه کشاورزی و منابع طبیعی رامین خوزستان؛ **Nadian_habib@yahoo.com**

استادیار دانشگاه کشاورزی و منابع طبیعی رامین خوزستان؛ **moghaddam623@yahoo.ie**

استادیار دانشگاه کشاورزی و منابع طبیعی رامین خوزستان؛ **neshat236@yahoo.com**

دریافت: **91/1/21** و پذیرش: **92/10/24**

چکیده

قارچ‌های میکوریز آربسکولار از مهمترین قارچ‌های همزیست با ریشه گیاهان می‌باشند که با افزایش جذب عناصر غذایی به ویژه فسفر و کاهش اثرات سوء تنش‌های محیطی باعث بهبود رشد و عملکرد گیاه میزبان می‌شوند. در این تحقیق، اثرات قارچ‌های میکوریز آربسکولار و سطوح مختلف تنش خشکی بر روی رشد ریشه، تجمع پرولین و غلظت عناصر فسفر، پتاسیم، سدیم و روی در سه ژنوتیپ تره مطالعه گردید. این آزمایش با سه سطح رطوبتی خاک (آبیاری در زمانی که 40، 60 و 80 درصد آب قابل استفاده گیاه در خاک تخلیه گردید)، دو سطح قارچ میکوریز (وجود و عدم وجود قارچ *گلوموس اینترارادیسس*) و سه ژنوتیپ تره (شادگان، اصفهان وکارنتان 2) به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک کامل تصادفی در چهار تکرار اجرا گردید. نتایج نشان داد که تنش خشکی موجب کاهش وزن ماده خشک ریشه، طول ریشه کلونی‌شده و درصد کلونیزاسیون ریشه گردید. اما، کلونیزاسیون میکوریزی در تمام سطوح تنش خشکی باعث افزایش رشد ریشه گردید. درصد وابستگی میکوریزی در شرایط تنش خشکی افزایش یافت و این افزایش تحت تأثیر نوع ژنوتیپ تره و مشخصات مرفولوژیکی ریشه متفاوت بود. در بین ژنوتیپ‌ها، تره شادگان با سیستم ریشه‌ای ضعیف‌تر در تمام سطوح تنش خشکی دارای وابستگی میکوریزی بیشتر بود. تنش خشکی موجب کاهش معنی‌دار غلظت و محتوای فسفر(برگ) گردید در حالی‌که موجب افزایش تجمع پرولین در برگ و همچنین افزایش معنی‌دار غلظت عناصر پتاسیم، سدیم و روی در برگ‌های گیاه گردید. قارچ میکوریز باعث افزایش معنی‌دار جذب عناصر فسفر، پتاسیم و روی در برگ‌ها گردید. درحالی که، میزان پرولین و یون سدیم در گیاهان میکوریز کمتر بود. نتایج این مطالعه بیان می‌کند که کلونیزاسیون میکوریزی مقاومت به خشکی گیاه میزبان را از طریق افزایش جذب یون‌های فسفر، پتاسم و روی بهبود بخشیده است.

واژه‌های کلیدی : پرولین، تره، تنش خشکی، فسفر، قارچ میکوریز

مقدمه

بیش از 82 درصد زمین‌های کشور ایران با متوسط بارندگی 250 میلی‌متر در سال در منطقه خشک و نیمه خشک واقع شده است. این در حالی است که متوسط بارندگی دنیا 860 میلیمتر در سال می باشد. علاوه بر این، همین مقدار بارندگی در کشور از یک توزیع مناسب مکانی و زمانی نیز برخوردار نیست (امیری و اسلامیان،

[1]. نویسنده مسئول، آدرس: اهواز- ملاثانی، دانشگاه کشاورزی و منابع طبیعی رامین خوزستان، گروه مهندسی علوم خاک

2010). گیاهان برای مقابله با تنش خشکی دو ساز و کار عمده را در درون خود به وجود آورده‌اند: اجتناب از تنش خشکی و یا تحمل به تنش خشکی. تنظیم اسمزی به عنوان جزئی مهم از ساز و کار تحمل به تنش خشکی در گیاهان در نظر گرفته می‌شود (جلیلی مرندی، 1389). این پدیده شامل: تجمع مولکول‌های آلی نظیر پرولین، بتائین و کربوهیدرات‌ها و یون‌های معدنی همچون پتاسیم، کلسیم و غیره می‌باشد. در شرایط کمبود آب، در نتیجه تجمع این مواد، پتانسیل اسمزی درون سلول کاهش یافته و آب به درون سلول کشیده می‌شود که به حفظ فشار آماس سلولی کمک می‌کند (مسعودی صادقیانی و همکاران، 2011). در بین این مواد، احتمالاً پرولین فراوان‌ترین تنظیم‌کننده اسمزی به شمار می‌آید. هر چند پرولین در طول تنش در قسمت‌های مختلف گیاه جمع می‌شود، اما بیشترین مقدار آن در برگ‌ها به وجود می‌آید (جلیلی مرندی، 1389). افزایش تجمع پرولین در شرایط تنش خشکی در بسیاری از گیاهان مانند ریحان (سوها و همکاران، 2010)، کاهو (رویز لوزانو و همکاران، 1995)، گشنیز (علی‌آبادی فراهانی و همکاران، 2008) و سیب‌زمینی (مسعودی صادقیانی و همکاران، 2011) نیز گزارش گردیده است.

تحقیقات متعددی بر روی پاسخ‌های فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی اندام‌های هوایی گیاه در شرایط تنش خشکی انجام گردیده است. ریشه اولین اندامی است که نشانه‌های خشکی را دریافت می‌کند و نقش مهمی را در تحمل تنش خشکی و بازیابی از آن ایفا می‌کند (پورسل و رویزلوزانو، 2004). پنهان بودن ریشه‌ها در خاک و همچنین امکان‌پذیر نبودن کنترل کامل شرایط در وضعیتی که ریشه ها رشد می‌کنند (ویتمور و والی، 2009)، باعث شده مطالعات کمی بر روی وضعیت سیستم‌های ریشه‌ای به خصوص تحت تنش خشکی انجام گردد. خصوصیات ریشه نظیر طول ریشه، قطر ریشه و میزان انشعاب ریشه فاکتورهای مهمی در تعیین کارایی عملکرد به ویژه در شرایط کمبود آب قابل دسترس گیاه در خاک می‌باشند. (پورسل و رویزلوزانو، 2004). ریشه‌ها در دریافت و انتقال پیام تنش خشکی فعال هستند. تأثیر خشکی بر گیاه از طریق تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی (اسید آبسزیک[1] و اتیلن) به تمام گیاه انتقال می‌یابد و گیاه را وادار به بستن روزنه‌های خود می‌کند (دیوبوس و پلومیون، 2003). محققین سعی کرده‌اند تأثیر سوء تنش خشکی را از طریق همزیستی با ریز جاندارانی مانند باکتری‌های سینوریزوبیوم و قارچ‌های میکوریز (وازکوز و همکاران، 2001) کاهش دهند.

قارچ‌های آربسکولار- میکوریز از فراوانترین قارچ‌های میکوریز می‌باشند که با بیش از 90 درصد گونه‌های گیاهی ارتباط همزیستی برقرار می‌کنند. میسلیوم‌های درونی این قارچ‌ها پس از نفوذ به درون سلول‌های پوست ریشه گیاه میزبان، اندام‌هایی مانند آربسکول و وزیکول را به وجود می‌آورند. میسلیوم‌های خارجی این قارچ‌ها در خاک اطراف ریشه گیاه پراکنده شده و با داشتن سطح ویژه بالا، عناصر غذایی کم تحرک نظیر فسفر(P)، روی (Zn) و مس (Cu) را جذب کرده و به ریشه گیاه میزبان انتقال می‌دهند (اسمیت و رید، 2008). قارچ‌های میکوریزا از طریق ساز و کارهای مختلفی همچون افزایش حفظ و نگهداری آب در گیاه (بلندنظر و همکاران، 2007)، افزایش هدایت روزنه‌ای، تعرق و تبادل گاز CO_2 (رویزلوزانو و همکاران، 1995)، افزایش جذب آب در سطوح پایین رطوبت خاک از طریق میسلیوم‌های خارجی (فاگ‌بولا و همکاران، 2001)، بهبود رشد گیاه از طریق افزایش فعالیت آنزیم‌ها مانند گلوتامین سینتاز و نیترات ردوکتاز (آزکن و توبار، 1998) و افزایش جذب عناصر غذایی نظیر فسفر (نلسون و سفیر، 1982) می‌توانند اثرات نامطلوب تنش رطوبتی بر گیاهان را کاهش دهند.

میزان وابستگی گیاه میزبان به قارچ‌های میکوریز به عوامل مختلف محیطی (مانند شدت نور، درجه حرارت، شرایط خاک) و نیز به مشخصات ریخت‌شناسی ریشه و فیزیولوژیکی گیاه بستگی دارد (اسمیت و رید، 2008). مشخصات ریخت‌شناسی ریشه گیاه میزبان از جمله عوامل مهم در برقراری همبستگی گیاه با قارچ میکوریز می‌باشد. معمولاً گیاهان با سیستم ریشه‌ای ضعیف و کم انشعاب، وابستگی میکوریزی بیشتری دارند تا گیاهان با سیستم ریشه‌ای انبوه و پر انشعاب (بیلیس، 1975). این در حالی است که فیتر (1989) در مطالعه بر روی جامعه گیاهان انگلیس ملاحظه نمود که عموماً گیاهان با سیستم ریشه‌ای ضعیف و همچنین گیاهان با سیستم ریشه‌ای انبوه و پرانشعاب از وابستگی میکوریزی مشابهی برخوردار می‌باشند. این نشان می‌دهد که علاوه بر مشخصات ساختاری ریشه گیاه میزبان خصوصیات دیگری نظیر مشخصات فیزیولوژیکی گیاه، کنترل‌های ژنتیکی و چگونگی ارسال پیام‌های شیمیایی بین دو همزیست می‌تواند بر روی میزان وابستگی گیاه به قارچ میکوریز نقش داشته باشد.

تره ایرانی یکی از سبزی‌های برگی پرمصرف در کشور ما است که تا کنون تحقیقات چندانی در زمینه تأثیر

---

1. Abscisic acid

تنش‌های محیطی بر آن صورت نگرفته است. سیستم ریشه‌ای ژنوتیپ‌های مختلف تره متفاوت است. تره اصفهان دارای ریشه‌های منشعب و بلند و تره شادگان دارای ریشه‌های کم انشعاب، کوتاه و نازک و تره فرنگی (کارنتان 2) دارای ریشه‌های کم انشعاب و ضخیم می‌باشند. تاکنون نقش مورفولوژی ریشه‌ی ژنوتیپ‌های مختلف تره ایرانی و تره فرنگی در مقابله با تنش خشکی و نیز پاسخ رشد میکوریزی آنها بررسی نگردیده است. لذا با توجه به این مطالب یک مطالعه با هدف بررسی تأثیر قارچ آربسکولار- میکوریز بر رشد ریشه و میزان پرولین برگ در سه ژنوتیپ تره با ساختار ریشه‌ای متفاوت در شرایط تنش خشکی انجام گردید.

مواد و روش‌ها

این پژوهش به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در چهار تکرار در گلخانه دانشگاه کشاورزی و منابع طبیعی رامین اهواز اجرا گردید. تیمارها شامل دو ژنوتیپ تره ایرانی (تره شادگان و تره اصفهان) و تره فرنگی (کارنتان 2)، دو سطح میکوریزا (NM: بدون حضور قارچ میکوریز و M: با حضور قارچ میکوریز) و تنش خشکی در سه سطح (T_1، T_2 و T_3 به ترتیب شامل آبیاری پس از تخلیه 40، 60 و80 درصد آب قابل استفاده گیاه در خاک) بود. درصد رطوبت خاک با توجه به جدول 1 برای سطوح تخلیه رطوبتی فوق به ترتیب برابر به 10/2، 8/8 و 7/6 بود. برای نیل به اهداف این مطالعه یک خاک با غلظت فسفر قابل جذب کم (روش اولسن) و بافت لوم شنی انتخاب گردید. برخی از مهمترین ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی خاک مورد آزمایش در جدول 1 ارائه گردیده است. سپس برای حذف عوامل پاتوژن و قارچ‌های بومی خاک، خاک مورد آزمایش با استفاده از دستگاه اتوکلاو و در دمای 121 درجه سانتی‌گراد و در فشار 1 اتمسفر به مدت 1ساعت استریل گردید (اسمیت، 1982؛ نادیان و همکاران، 1998). پس از استریل نمودن، خاک‌ها در کیسه‌های پلاستیکی کاملاً در بسته تا زمان استفاده نگه‌داری گردیدند.

کشت گیاه و تهیه زاد مایه

بذر ژنوتیپ‌های مختلف تره ایرانی (*Allium ampeloprasum ssp. persicum* L.) و تره‌فرنگی (*Allium porrum* L.) توسط محلول هیپوکلریت سدیم 10 درصد ضدعفونی شد و سپس با آب مقطر شسته و در دستگاه جوانه‌زنی بذر، تمام بذور جوانه زدند (نادیان، 1390). پس از اینکه طول ریشه گیاهچه‌ها به حدود 1/5-1 سانتی‌متر رسید، انتقال گیاهچه‌ها به گلدان صورت گرفت. به هر گلدان 6 گیاهچه 3 روزه منتقل گردید. توضیح اینکه در یک آزمایش اولیه، بذور ژنوتیپ‌های مختلف تره ایرانی و فرنگی به منظور مطالعه و مقایسه رشد ریشه‌ها و ریخت‌شناسی ریشه‌ها کشت گردیدند. در این مطالعه اولیه ملاحظه گردید که تره اصفهان دارای ریشه‌های منشعب و بلند و تره شادگان دارای ریشه‌های کم انشعاب، کوتاه و نازک و تره فرنگی (کارنتان 2) دارای ریشه‌های کم انشعاب و ضخیم می‌باشند.

در تیمارهای میکوریزایی، از زاد مایه قارچ *گلوموس اینترارادیسس*[1] حاوی اسپور، میسلیوم‌های خارجی قارچ و ریشه گیاه شبدر کلونی‌شده با قارچ *گلوموس اینترارادیسس* حاصل از کشت گلدانی[2] استفاده شد. در هر گرم زاد مایه به طور متوسط تعداد 12 اسپور وجود داشت. زاد مایه از مجموعه آزمایشگاه های تحقیقاتی پروفسور اسمیت در دانشگاه آدلاید استرالیا بر اساس ارتباطات شخصی و حضوری تهیه شد. برای تکثیر و تهیه زاد مایه فوق الذکر در حد کافی، شبدر برسیم در گلدان‌هایی که محتوی مخلوط ماسه و شن استریل شده (به نسبت 9 قسمت ماسه و 1 قسمت خاک) بود کشت گردید و ریشه‌های آن توسط گونه قارچ *گلوموس اینترارادیسس* مایه کوبی گردیدند (نادیان و همکاران، 1998). دو ماه پس از کشت گیاه شبدر، قسمت هوایی گیاه قطع و دور انداخته شد. از خاک این گلدان‌ها که محتوی اسپور، هیف‌های خارجی قارچ و ریشه شبدر کلونی‌شده با میکوریزا بود به عنوان زاد مایه استفاده گردید. در تیمار میکوریزایی، قبل از انتقال گیاهچه‌ها به گلدان زاد مایه فوق الذکر به میزان حدود 200 گرم به صورت یک لایه نازک در زیر سطح خاک قرار داده شد تا ریشه ها روی آن قرار گیرند.

گلدان‌ها به گلخانه منتقل و تحت شرایط کنترل نسبی رشد یافتند. کلیه گلدان‌ها تا چهار هفته پس از استقرار گیاه به طور یکسان آبیاری گردیدند. در شروع هفته پنجم سطوح تنش خشکی اعمال گردید. افزایش آب مقطر به گلدان‌ها زمانی بود که 40، 60 و 80 درصد آب قابل استفاده گیاه در خاک تخلیه شده بود. درصد رطوبت خاک در دو سطح مکش 0/33 اتمسفر (نقطه ظرفیت مزرعه) و 15 اتمسفر (نقطه پژمردگی دائم) توسط دستگاه صفحه فشار تعیین گردید. افزایش آب مقطر به گلدان‌ها از طریق توزین گلدان‌ها و جبران آب کاهش یافته در هر یک از سطوح رطوبتی فوق انجام شد. وزن خاک در تمام گلدان‌ها دقیقاً مساوی و به همراه گلدان برابر با 2940 گرم بود. هر

1. *Glomus intraradices*
2. Pot culture

هفته مقدار 10 میلی‌لیتر محلول غذایی بدون فسفر (اسمیت، 1982) به گلدان‌ها اضافه گردید.

برداشت گیاه

گیاهان پس از پایان هفته دوازدهم برداشت گردیدند. ابتدا برگ‌ها از سطح خاک قطع گردیده و سپس به قطعات کوچک‌تر خرد شده و در دمای 75 درجه سانتی‌گراد به مدت 48 ساعت درون آون خشک گردیدند. بعد از خشک کردن نمونه‌های گیاهی، جهت اندازه‌گیری غلظت عناصر غذایی از روش خشک سوزانی استفاده شد. البته برای جلوگیری از خارج شدن فسفر نمونه در کوره به هر نمونه پنج میلی‌لیتر محلول نیترات منیزیم 0/5 نرمال اضافه شد. پس از عصاره‌گیری نمونه‌های خشک شده، اندازه‌گیری فسفر به روش کالریمتری (رنگ‌سنجی) و قرائت با دستگاه اسپکتروفتومتر (اسمیت، 1982) صورت گرفت. مقادیر محتوای فسفر از حاصلضرب غلظت فسفر (برگ) در وزن ماده خشک برگ به دست آمده‌اند. غلظت عناصر سدیم و پتاسیم با استفاده از روش نشر شعله‌ای و به کمک دستگاه فلم فتومتر و عنصر روی با استفاده از دستگاه جذب اتمی (لیندی و نورول، 1978) اندازه‌گیری شد.

اندازه‌گیری طول ریشه کلونی‌شده و درصد کلونیزاسیون ریشه

رنگ‌آمیزی ریشه‌ها با روش فیلیپس و هیمن (1970) و با استفاده از ماده رنگی تریپن‌بلو[1] انجام گردید. برای این کار، تمامی ریشه‌های گیاه در هر گلدان با دقت از خاک جدا شدند و در یک الک بسیار ریز با آب مقطر شسته شدند تا کاملاً عاری از خاک گردند. سپس آب سطح ریشه‌های خیس توسط کاغذ صافی گرفته شد. ریشه‌ها به قطعات حدود 1 سانتی‌متری تقسیم و به خوبی مخلوط گردیدند و یک زیر نمونه[2] ریشه تازه از هر گلدان (از ریشه‌های خرد و مخلوط شده) برداشته شد. سپس ریشه‌ها در محلول هیدروکسید پتاسیم 10 درصد به مدت 30 دقیقه در آون در دمای 90 درجه قرار داده شدند. ریشه ها از محلول هیدروکسید پتاسیم خارج شده پس از خنثی سازی توسط اسید کلریدریک 1 نرمال و شستشو توسط آب، ریشه‌ها به مدت 15دقیقه در محلول تریپن‌بلو و در دمای 90 درجه در آون رنگ‌آمیزی شدند. بعد از رنگ‌آمیزی ریشه‌ها، مجموع طول ریشه و طول ریشه کلونی‌شده با استفاده از بینی‌کولر و روش خطوط متقاطع طبق روش تانت (1975) تعیین گردید:

$$RL = \frac{11}{14}. n. d$$

RL = طول کل ریشه

n=تعداد برخورد ریشه با خطوط افقی و عمودی

d = طول ضلع هر شبکه مربع

در ضمن برای محاسبه طول ریشه کلونی شده، تعداد برخورد طول ریشه کلونی‌شده با خطوط افقی و عمودی شبکه در نظر گرفته شد.

درصد وابستگی میکوریزایی ژنوتیپ‌های تره که بیانی از پاسخ رشد میکوریزی آنها می‌باشد بر اساس فرمول بایون و همکاران (1994) از خارج قسمت تفاضل وزن ماده خشک گیاه میکوریزی و غیرمیکوریزی بر وزن ماده خشک گیاه غیرمیکوریزی تعیین شد.

$$\text{درصدوابستگی‌میکوریزی} = \frac{\text{وزن خشک گیاه میکوریزی (M)- وزن خشک گیاه غیرمیکوریزی شده}}{\text{وزن ماده خشک گیاه غیر میکوریزی (NM)}} \times 100$$

استخراج و اندازه‌گیری غلظت پرولین

استخراج و سنجش پرولین بر اساس روش بیتس و همکاران (1973) انجام گردید. به این منظور 100 میلی‌گرم بافت برگ تازه در 10 میلی‌لیتر اتانول 40 درصد کاملاً سابیده شد و درون لوله فالکون ریخته شد و به مدت 20 دقیقه در 4000 دور در دقیقه سانتریفیوژ گردید. سپس از محلول بالایی سانتریفیوژ شده برای سنجش پرولین استفاده گردید. دو میلی‌لیتر از محلول بالایی با دو میلی‌لیتر معرف ناین هیدرین و دو میلی‌لیتر اسید استیک خالص در یک لوله آزمایش مخلوط شدند. لوله‌های آزمایش به مدت یک ساعت در حمام آب 100 درجه قرار گرفتند. پس از گذشت یک ساعت نمونه‌ها به ظرف یخ منتقل شدند تا واکنش خاتمه یابد. سپس به محتویات لوله چهار میلی‌لیتر تولوئن اضافه گردید و به مدت 30 ثانیه به شدت به هم زده شدند. این عمل موجب تشکیل دو فاز در محتویات لوله شد. پس از مدت 20 دقیقه، جذب نوری محلول در طول موج 520 نانومتر با استفاده از دستگاه اسپکتروفتومتر با استفاده از تولوئن به عنوان شاهد قرائت شد و با استفاده از منحنی استاندارد، غلظت پرولین در واحد وزن تازه برگ نمونه گیاهی محاسبه گردید. تجزیه و تحلیل آماری داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار MSTAT-C صورت گرفت. مقایسه میانگین داده‌ها با استفاده از آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح پنج درصد انجام گردید.

---

1. Trypen blue
2. Subsample

نتایج و بحث

در جدول 2 و 3 میانگین مربعات مولفه‌های رشدی گیاه، کلونیزاسیون ریشه، غلظت پرولین و غلظت عناصر فسفر، پتاسیم، سدیم و روی ارائه گردیده است.

رشد ریشه

نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که هر سه عامل تنش خشکی، قارچ میکوریز و ژنوتیپ گیاه بر رشد ریشه شامل: وزن ماده خشک ریشه و مجموع طول ریشه کلونی‌شده هر سه ژنوتیپ تره تأثیر معنی‌دار داشته‌اند (جدول 2) . در مطالعه اثرات سه گانه‌ی قارچ، خشکی و ژنوتیپ گیاه، نتایج مقایسه میانگین داده‌ها با آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال 5 درصد نشان داد که بیشترین مقدار صفات اندازه‌گیری شده در تیمار شاهد (آبیاری پس از تخلیه 40 درصد آب قابل استفاده گیاه در خاک) بدست آمد (جدول 4). در تیمار شاهد، وزن ماده خشک ریشه تره غیرمیکوریزی اصفهان (0/169 گرم در گلدان) بیشترین و تره غیرمیکوریزی کارنتان2 (0/135 گرم در گلدان) کمترین وزن ماده خشک را داشتند. این افزایش به دلیل سیستم ریشه‌ای انبوه‌تر تره اصفهان است. با افزایش تنش خشکی وزن ماده خشک ریشه هر سه ژنوتیپ تره کاهش معنی‌دار پیدا نمود (جدول4). یک روند مشابه در کاهش مجموع طول ریشه با افزایش تنش خشکی در هر سه ژنوتیپ تره نیز ملاحظه گردید (نتایج نشان داده نشد). کاهش رشد ریشه (وزن ماده خشک ریشه و یا مجموع طول ریشه) تحت تأثیر تنش خشکی می‌تواند به دلیل افزایش مقاومت مکانیکی خاک باشد (ویتمور و والی، 2009). بین درصد رطوبت خاک و مقاومت مکانیکی خاکی یک رابطه معکوس وجود دارد (بنگو و همکاران، 2006). نتایج مطالعات انجام شده نشان می‌دهد که فشار ریشه‌ای گیاهان زراعی بین 0/24 و 1/45 مگاپاسکال است (میسرا و همکاران، 1986). چنانچه فشار ریشه‌ای گیاه کمتر از مقاومت مکانیکی خاک باشد، رشد ریشه کاهش می‌یابد (ویتمور و والی، 2009).

در تمام سطوح تنش خشکی، وزن ماده خشک ریشه میکوریزی از وزن ماده خشک ریشه غیرمیکوریزی در هر سه ژنوتیپ بیشتر بود (جدول 4). چنین افزایشی برای مجموع طول ریشه میکوریزایی نسبت به وزن ماده خشک شاهد (غیرمیکوریزی) نیز ملاحظه گردید. با این وجود، با افزایش تنش خشکی از رشد ریشه‌های میکوریزی (وزن ماده خشک ریشه) به طور معنی‌دار کاسته شد (جدول4). بیشترین مقدار ماده خشک ریشه مربوط به تیمار میکوریزایی تره شادگان در تیمار بدون تنش خشکی اول (0/664 گرم در گلدان) بود و کمترین مقدار ماده خشک ریشه مربوط به نمونه غیرمیکوریزی تره کارنتان2 در سطح سوم تنش خشکی (0/055 گرم در گلدان) بود. در این مطالعه ملاحظه می‌شود در تیمار T_1، ریشه‌های تره شادگان با کمترین وزن ماده خشک با حضور قارچ میکوریز دارای بیشترین وزن ماده خشک ریشه در مقایسه با دو ژنوتیپ دیگر تره می‌باشد. این نتیجه، بالاتر بودن وابستگی میکوریزایی تره شادگان نسبت به دو ژنوتیپ دیگر را کاملاً توجیه می‌کند. در واقع، تره شادگان با دارا بودن سیستم ریشه‌ای ضعیف‌تر وابستگی بیشتری را در برقراری با قارچ میکوریز نسبت به دو ژنوتیپ دیگر داشته است. اولین بار بیلیس (1975) اعلام نمود که گیاهان با سیستم ریشه‌ای ضعیف‌تر نسبت به گیاهان با سیستم ریشه‌ای انبوه‌تر وابستگی میکوریزایی بیشتری دارند. نتایج مطالعه حاضر با نظرات بیلیس و نتایج بایون و همکاران (1994) کاملاً مطابقت دارد. وابستگی میکوریزی بیشتر تره شادگان نسبت به دو ژنوتیپ دیگر تره در تمام سطوح تنش خشکی ملاحظه گردید (جدول 4). این نشان می‌دهد که فرضیه بیلیس تحت تنش خشکی برای ژنوتیپ های تره نیز صادق است.

شاخص‌های کلونیزاسیون

میزان کلونیزاسیون ریشه توسط قارچ میکوریز می‌تواند بر حسب درصد کلونیزاسیون ریشه و یا مجموع طول ریشه کلونی‌شده گیاه میزبان تعیین شود (اسمیت و رید، 2008). شکل 1 نشان می‌دهد که تنش خشکی تأثیر محسوسی بر درصد کلونیزاسیون ریشه داشته است. اگرچه با افزایش شدت تنش خشکی، درصد کلونیزاسیون ریشه هر سه ژنوتیپ تره کاهش یافته است. نتایج مطالعات انجام شده نشان می‌دهد که تنش خشکی بطور متفاوت درصد کلونیزاسیون ریشه گیاهان را تحت تاثیر قرار می‌دهد. گئویکو چه آ و همکاران (1996) ملاحظه نمودند که با افزایش تنش خشکی درصد کلونیزاسیون ریشه یونجه کاهش یافت. حال آنکه چنین کاهشی بر درصد کلونیزاسیون ریشه سویا ملاحظه نگردید (پورسل و روئیزلوزانو، 2004). در یک مطالعه دیگر یک افزایش 20 درصدی در کلونیزاسیون ریشه با افزایش تنش خشکی گزارش شده است. (آروکا و همکاران، 2008). چنین پاسخ‌های متفاوت گیاه میکوریزی نسبت به تنش خشکی می‌تواند علاوه بر شرایط خاک و شدت تنش خشکی به مؤلفه‌های فیزیولوژیکی گیاه نظیر پتانسیل آب برگ (پریماچندرا و همکاران، 1995) و نیز میزان انباشت تنظیم‌کننده‌های اسمزی نظیر پرولین (پورسل و روئیزلوزانو، 2004) مربوط باشد.

علی‌رغم کاهش درصد کلونیزاسیون ریشه با افزایش تنش خشکی پاسخ رشد میکوریزی که در واقع بیانی است از وابستگی میکوریزی، افزایش یافت. در بالاترین سطح تنش خشکی، درصد وابستگی میکوریزی تره شادگان 356/15 درصد، تره اصفهان 285/54 درصد و تره کارنتان 2، 257/14 درصد بود (جدول 4). این نتایج نشان می‌دهد که فرضیه بیلیس تحت تنش خشکی نیز صدق می‌کند. در واقع، گیاه میزبان با افزایش تنش خشکی به منظور جلوگیری از کاهش بیشتر زیست توده وابستگی خود را به قارچ میکوریز افزایش داده است. بعضی از مطالعات نشان می‌دهد زمانی که گیاه میزبان تحت تنش‌های مختلف نظیر شوری (فرچیل و همکاران، 2001)، خشکی (نادیان، 1390) و تراکم خاک (کوتاری و همکاران، 1996) قرار می‌گیرند به منظور کاهش اثرات سوء تنش اقدام به افزایش بیشتر وابستگی خود به قارچ همزیست می‌نمایند.

غلظت پرولین

نتایج حاصل از تجزیه واریانس نشان داد که هر سه تیمار تنش خشکی، قارچ میکوریز و ژنوتیپ گیاه اثر معنی‌داری بر میزان پرولین برگ‌ها داشتند (در سطح احتمال یک درصد، جدول2). در تیمارهای غیرمیکوریزی با افزایش شدت تنش خشکی، تجمع پرولین در برگ‌ها افزایش یافت، اما حضور قارچ میکوریز باعث کاهش غلظت پرولین در کلیه سطوح تنش خشکی نسبت به گیاهان غیرمیکوریزی گردید (جدول5). پرولین یک اسید آمینه مهم در گیاه است که در شرایط تنش خشکی از اکسیداسیون درون سلولی و تشکیل رادیکال‌های آزاد جلوگیری می‌کند و همچنین فشار اسمزی گیاه را برای جذب آب تنظیم می‌کند (جلیلی مرندی، 1389). وندراسکول و همکاران (2007) اظهار داشتند که پرولین به دلیل داشتن توانایی در مقابله با تنش اکسایشی، نقش مهمی در ساز و کارهای مقاومت علیه تنش خشکی ایفا می‌کند و این از مهمترین ساز وکارهای گیاهان در غلبه بر اثرات تنش خشکی می‌باشد.

در شرایط تنش خشکی، مقدار پرولین در تره‌های میکوریزی کمتر از تره‌های غیرمیکوریزی بود و نشان می‌دهد که تغییرات سنتز این اسید آمینه با تلقیح میکروبی و تحمل خشکی مرتبط است. از آنجایی که قارچ‌های آربسکولار- میکوریز به بهبود رشد گیاه میزبان در شرایط تنش خشکی کمک می‌کنند، گیاهان میکوریزایی مقادیر کمتری از پرولین را نسبت به گیاهان غیرمیکوریزایی سنتز می‌کنند. در حالی که گیاهان غیرمیکوریزایی برای حفظ بقاء خود به پرولین به عنوان یک تنظیم‌کننده اسمزی نیاز دارند، در نتیجه مقادیر بیشتری از پرولین را نسبت به گیاهان میکوریزی سنتز می‌کنند (بهوسال و شیند، 2011). البته مقادیر متفاوت انباشت پرولین در ژنوتیپ‌های مختلف تره در تلقیح با قارچ آربسکولار- میکوریزا نشان می‌دهد که این قارچ‌ها قادر به ایجاد درجات متفاوتی از تنظیم اسمزی در ژنوتیپ‌های تره می‌باشند. در کلیه سطوح تنش خشکی، بیشترین تأثیر قارچ میکوریز در کاهش غلظت پرولین در تره شادگان بود. حتی در سطح سوم تنش خشکی، غلظت پرولین در تیمار میکوریزی تره شادگان نسبت به نمونه غیرمیکوریزی 50/4 درصد کاهش یافت. به نظر می‌رسد که تره‌های میکوریزی شادگان از اثرات زیانبار تنش خشکی رنج کمتری می‌برند چون در شرایط کمبود آب به طور نسبی رشد بهتر، وزن خشک برگ و ریشه بیشتری داشته‌اند. در واقع تره‌های میکوریزی شادگان با تنش خشکی بهتر سازگار شده‌اند.

غلظت عناصر غذایی

نتایج حاصل از تجزیه واریانس نشان داد که هر سه تیمار تنش خشکی، قارچ میکوریزا و ژنوتیپ گیاه اثر معنی‌داری بر غلظت عناصر فسفر، پتاسیم، روی و سدیم داشته‌اند (جدول2). تنش خشکی غلظت و محتوای فسفر را در تمام ژنوتیپ‌های میکوریزی و غیرمیکوریزی کاهش داد. با وجود این، کلونیزاسیون میکوریزی در تمام سطوح تنش خشکی غلظت و محتوای فسفر را در ژنوتیپ‌های تره افزایش داد. غلظت و محتوای فسفر در کلیه سطوح تنش خشکی بیشترین تأثیر مثبت قارچ میکوریز در افزایش غلظت فسفر (برگ) بر تره شادگان بود (جدول 5). حتی در سطح سوم تنش خشکی (شدیدترین سطح خشکی)، غلظت فسفر در تیمار میکوریزی تره شادگان نسبت به نمونه غیرمیکوریزی 35 درصد افزایش یافت. روند تغییرات محتوای فسفر نیز مشابه تغییرات غلظت فسفر می‌باشد (جدول 5).

فسفر به عنوان یکی از عناصر مهم غذایی در بسیاری از فعالیت‌های حیاتی نظیر ذخیره و انتقال انرژی، فتوسنتز، تنظیم فعالیت آنزیم‌ها و انتقال کربوهیدرات‌ها ضروری است (هیو و اسمیدهالتر، 2005). با وجود چنین نقش‌های مهمی در گیاه، غلظت فسفر در گیاه می‌تواند تعادل آبی گیاه را تحت تأثیر قرار دهد. قارچ‌های میکوریز با افزایش سرعت جذب فسفر، مقدار فسفر جذب شده در واحد طول ریشه و واحد زمان (تینکر و همکاران، 1992)، ترشح آنزیم‌های فسفاتاز (نرلینگ و همکاران، 1996، ترفدار و مارشنر، 1994)، برقراری ارتباط تشدیدی بین

قارچ‌های میکوریز و باکتری‌های حل‌کننده فسفات (ایساک، 1992) به بهبود تغذیه گیاه میزبان کمک می‌کنند.

تنش خشکی غلظت پتاسیم و روی را در تمام ژنوتیپ‌های میکوریزی و غیرمیکوریزی افزایش داد (جدل 6). مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد که بیشترین مقدار پتاسیم و روی مربوط به تیمار میکوریزی تره شادگان در سطح سوم تنش خشکی (80 درصد تخلیه آب قابل استفاده گیاه در خاک) به ترتیب با میانگین 38/9 (گرم در کیلوگرم ماده خشک گیاه) و 228/3 (میلی‌گرم در کیلوگرم ماده خشک گیاه) بود و کمترین غلظت پتاسیم مربوط به تره غیرمیکوریزی شادگان در تیمار شاهد (40 درصد تخلیه آب قابل استفاده گیاه در خاک) با میانگین 16/9 (گرم در کیلوگرم ماده خشک گیاه) و کمترین غلظت روی مربوط به تره غیرمیکوریزی کارنتان 2 در تیمار شاهد با میانگین 72/2 (میلی‌گرم در کیلوگرم ماده خشک گیاه) بود.

افزایش غلظت پتاسیم و روی در شرایط تنش خشکی به دلیل نقش این عناصر در تنظیم فشار اسمزی نسبت داده شده است (علی‌اصغرزاد و همکاران، 2009). علاوه بر این در شرایط تنش خشکی، تشکیل رادیکال‌های آزاد اکسیژن[1] در اثر انتقال الکترون فتوسنتزی و یا در اثر فعالیت آنزیم NADPH اکسیداز، موجب آسیب سلولی و در نتیجه کاهش رشد گیاهان می‌شود. از بین عناصر غذایی، عناصر پتاسیم و روی از فعالیت آنزیم NADPH اکسیداز جلوگیری می‌کنند و بنابراین از گیاه در برابر آسیب ایجاد شده در اثر تولید رادیکال‌های آزاد اکسیژن در شرایط تنش حفاظت می‌کنند (کاک‌ماک، 2006). علاوه بر موارد فوق در کاهش تنش خشکی توسط قارچ‌های میکوریزا، وجود شبکه گسترده میسلیوم‌های قارچ به عنوان ادامه سیستم ریشه‌ای گیاه میزبان امکان جذب آب را از مناطق دور از دسترس گیاه فراهم می‌سازد (اسمیت و رید، 2008 ؛ نلسون و سفیر، 1982).

با افزایش شدت تنش خشکی، غلظت سدیم در اندام هوایی گیاه افزایش یافت. کلونیزاسیون میکوریزی غلظت سدیم را در تمام گیاهان و در تمام سطوح تنش خشکی بطور معنی‌داری کاهش داد (جدول 6). بیشترین غلظت یون سدیم مربوط به تره غیرمیکوریزی شادگان تحت سطح سوم تنش خشکی با میانگین 18/49 گرم در کیلوگرم ماده خشک گیاه بود و کمترین مقدار این یون مربوط به تیمار میکوریزی تره شادگان در تیمار شاهد با میانگین 4/69 گرم در کیلوگرم ماده خشک گیاه بود (جدل 6). سدیم می‌تواند در برخی از فرآیندهای سلولی جانشین پتاسیم شود اما از آنجایی که کاهش پتانسیل آب در اندام هوایی گیاه بیشتر از ریشه است، وجود یون پتاسیم برای تنظیم فشار اسمزی به خصوص در اندام هوایی ضروری می‌باشد. به همین دلیل غلظت یون پتاسیم در تمامی سطوح تنش به میزان تقریباً ثابتی بیشتر از یون سدیم بوده است. البته، اگرچه سدیم می‌تواند موجب حفظ تورژسانس سلول گردد، اما جانشین مناسب برای پتاسیم نمی‌باشد. زیرا پتاسیم به طور اختصاصی در فعالیت آنزیم‌ها ضروری است که سدیم قادر به انجام این پدیده نمی‌باشد. همچنین آنزیم‌های سیتوپلاسم به سدیم حساس هستند و حفظ نسبت بالای پتاسیم امر ضروری می‌باشد (جلیلی مرندی، 1389).

نتیجه‌گیری

نتایج این مطالعه نشان می‌دهدکه حضور قارچ *گلوموس اینترارادیسس* توانست اثرهای تنش خشکی را در هر سه ژنوتیپ گیاه با افزایش جذب بیشتر فسفر، پتاسیم و روی که منجر به افزایش مؤلفه‌های رشدی گیاه گردید، تعدیل نماید. پاسخ سه ژنوتیپ تره به همزیستی میکوریزی تحت تنش خشکی به ریخت‌شناسی ریشه بستگی داشت. نتایج این مطالعه به روشنی نشان می‌دهد که تره شادگان با ریشه‌های کم انشعاب، کوتاه و نازک در تمام سطوح تنش خشکی دارای وابستگی میکوریزی بیشتر است و این تأییدی است بر فرضیه بیلیس حتی در شرایط تنش خشکی. با توجه به نتایج این مطالعه می‌توان گفت که کلونیزاسیون میکوریزایی مقاومت به خشکی گیاه میزبان را، نه از طریق تجمع پرولین، بلکه از طریق جذب بیشتر فسفر، پتاسم و روی افزایش داده است.

[1] Reactive Oxygen Species

جدول 1- برخی از مهم‌ترین خصوصیات فیزیکی و شیمیایی خاک مورد آزمایش

پارامتر	مقدار
پ‌هاش خاک	7/6
هدایت الکتریکی[A] (دسی‌زیمنس بر متر)	2/2
فسفر قابل جذب[B] (میلی‌گرم بر کیلوگرم)	3/2
رطوبت در حد ظرفیت مزرعه (درصد وزنی)	13
رطوبت در نقطه پژمردگی دائم (درصد وزنی)	6
ترکیب مکانیکی ذرات خاک	
شن (درصد)	65/5
سیلت (درصد)	15/4
رس (درصد)	19/1

A : هدایت الکتریکی در عصاره اشباع

B : استخراج با بی‌کربنات سدیم (اولسن و سامرس،1982)

جدول 2- نتایج تجزیه واریانس (میانگین مربعات) داده های مربوط به وابستگی میکوریزی، کلنی شدن ریشه و وزن خشک ریشه تحت تاثیر تنش خشکی، قارچ میکوریز و ژنوتیپ های تره

منابع تغییر	درجه آزادی	میانگین مربعات				
		وزن ماده خشک ریشه	طول ریشه کلونی شده	کلونیزاسیون ریشه	وابستگی میکوریزی	پرولین
بلوک	3	256/24**	2/49**	1/051**	30/947*	0/164**
تنش	2	267125/1**	1627/26**	874/710**	31205/989**	194/16**
ژنوتیپ	2	27729/5**	237/13**	114/679**	18679/955**	0/916**
قارچ	1	1976734/7**	17177/6**	28278/780**	913796/527**	195/66**
تنش× ژنوتیپ	4	143/2**	19/84**	0/469ns	1441/094**	0/902**
تنش× قارچ	2	94680/9**	1627/26**	874/710**	31205/989**	19/25**
ژنوتیپ× قارچ	2	25328/09**	237/13**	114/679**	18679/955**	8/94**
تنش×ژنوتیپ× قارچ	4	1209/2**	19/84**	0/469ns	1441/094**	0/884**
خطا	51	19/045	0/530	0/241	7/997	0/017
ضریب تغییرات %		1/59	4/71	2/48	2/51	1/93

**= معنی‌دار در سطح احتمال1 درصد *= معنی‌دار در سطح احتمال 5 درصد ns= غیرمعنی‌دار

جدول 3- نتایج تجزیه واریانس (میانگین مربعات) داده های مربوط به غلظت فسفر، سدیم، پتاسیم و روی در برگ سه ژنوتیپ تره تحت تاثیر تنش خشکی و قارچ میکوریز

منابع تغییر	درجه آزادی	میانگین مربعات				
		غلظت فسفر برگ	مقدار فسفر برگ	غلظت پتاسیم	غلظت سدیم برگ	غلظت روی برگ
بلوک	3	929/566**	369/934 **	0/605 *	0/050ns	0/732ns
تنش	2	1394754/2**	714817/07**	735/026**	187/85**	26029/653**
ژنوتیپ	2	1632/063**	2441/24**	11/805**	5/228**	3216/769**
قارچ	1	8044801/73**	3368349/04**	1145/689**	616/356**	84383/797**
تنشx ژنوتیپ	4	1026/115**	569/786**	2/126**	1/259**	71/293**
تنشx قارچ	2	4104/70**	157552/96**	0/539*	8/738**	3271/450**
ژنوتیپx قارچ	2	27638/079**	20950/87**	43/509**	34/333**	251/623**
تنشxژنوتیپx قارچ	4	1087/910**	782/86**	2/270**	0/662**	83/001**
خطا	51	192/762	61/70	0/161	0/029	0/575
ضریب تغییرات %		0/7	2/19	1/47	1/56	0/54

**= معنی‌دار در سطح احتمال1 درصد *= معنی‌دار در سطح احتمال 5 درصد ns= غیرمعنی‌دار

جدول 4- وزن ماده خشک ریشه، مجموع طول ریشه کلونی‌شده و وابستگی میکوریزی سه ژنوتیپ تره میکوریزی (M) و غیرمیکوریزی (NM) تحت تنش خشکی

ژنوتیپ گیاه	تنش خشکی	وزن ماده خشک ریشه (گرم در گلدان)		مجموع طول ریشه کلونی‌شده (سانتی‌متر در گلدان)	وابستگی میکوریزایی (درصد)
		NM	M	M	M
شادگان	T_1	0/135 k	0/664 a	50/04 b	187/48 f
	T_2	0/097 n	0/497 d	28/92 e	309/06 b
	T_3	0/065 p	0/295 g	16/50 h	356/15 a
اصفهان	T_1	0/169 i	0/628 b	57/84 a	158/21 g
	T_2	0/117 l	0/486 e	32/05 d	211/54 e
	T_3	0/081 o	0/300 g	20/10 g	285/54 c
کارنتان2	T_1	0/155j	0/522 c	38/29 c	121/1 i
	T_2	0/109 m	0/364 f	22/12 f	141/60 h
	T_3	0/055 q	0/210 h	12/17 i	257/14 d

T_1 و T_2 و T_3به ترتیب شامل: آبیاری پس از تخلیه 40 ، 60 و 80 درصد آب قابل استفاده گیاه در خاک

اعداد با حروف متفاوت در هر ستون دارای اختلاف معنی‌دار هستند (آزمون دانکن در سطح 5 درصد)

جدول 5- غلظت و محتوای فسفر و غلظت پرولین در برگ سه ژنوتیپ تره میکوریزی (M) و غیرمیکوریزی (NM) تحت تنش خشکی

ژنوتیپ گیاه	تنش خشکی	غلظت فسفر (میکروگرم در گرم ماده خشک گیاه)		مقدار فسفر (میلی‌گرم در گلدان)		غلظت پرولین (میکرومول در گرم وزن تر برگ)	
		NM	M	NM	M	NM	M
شادگان	T_1	1819/8 k	2576/2 a	213/8 k	870/7 a	5/26 k	2/78 q
	T_2	1609/8 n	2354/2 d	103/03 n	616/2 d	9/33 d	4/57 m
	T_3	1354/5q	2082/9 f	49/4 p	346/3 g	13/27a	6/58 i
اصفهان	T_1	1866/2j	2547/2b	235/2j	828/5b	4/81 l	3/16 p
	T_2	1651/9m	2336/2d	130/5 m	574/7 e	8/23 e	5/23 k
	T_3	1444/7 o	2036/2 g	62/1 o	337/5 g	11/14 c	6/88 h
کارنتان2	T_1	1888/6i	2509/3 c	267/3i	783/6 c	4/22 n	3/39 o
	T_2	1689/8 l	2304/4 e	162/7 l	536/1 f	7/20 g	5/88 j
	T_3	1404/2 p	1999/6 h	54/8 op	278/5h	12/27 b	7/60f

T_1 و T_2 و T_3به ترتیب شامل: آبیاری پس از تخلیه 40 ، 60 و 80 درصد آب قابل استفاده گیاه در خاک

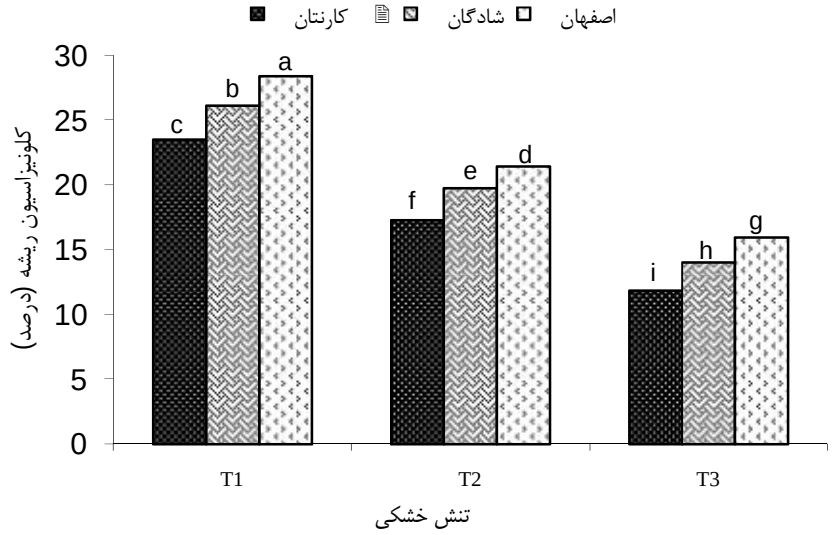
اعداد با حروف متفاوت در هر ستون دارای اختلاف معنی‌دار هستند (آزمون دانکن در سطح 5 درصد)

جدول 6- غلظت عناصر پتاسیم، روی و سدیم در برگ سه ژنوتیپ تره میکوریزی (M) و غیرمیکوریزی (NM) تحت تنش خشکی

ژنوتیپ گیاه	تنش خشکی	غلظت پتاسیم (گرم در کیلوگرم ماده خشک گیاه)		غلظت روی (میلی‌گرم در کیلوگرم ماده خشک گیاه)		غلظت سدیم (گرم در کیلوگرم ماده خشک گیاه)	
		NM	M	NM	M	NM	M
شادگان	T_1	16/92 n	27/9 g	89/17 k	137/76 f	11/59 g	4/69 o
	T_2	22/05 k	33/13 d	115/52 i	188/11 d	14/51 d	6/64 m
	T_3	28/21 fg	38/98 a	133/94 g	228/30 a	18/50 a	8/50 k
اصفهان	T_1	17/99 m	26/01 h	89/25 k	126/47 h	10/73 h	5/73 n
	T_2	23/44 j	30/53 e	114/96 i	175/72 e	13/52 e	7/44 l
	T_3	30/52 e	37/34 b	134/75 g	219/78 b	16/47 c	10/03 i
کارنتان2	T_1	19/46 l	24/13 i	72/21 l	116/00 i	9/88 i	7/38 l
	T_2	23/55 j	28/59 f	89/14 k	174/70e	12/33f	9/51 j
	T_3	28/13 fg	35/46 c	109/70 j	198/02c	17/49 b	12/42 f

T_1 و T_2 و T_3به ترتیب شامل: آبیاری پس از تخلیه 40 ، 60 و 80 درصد آب قابل استفاده گیاه در خاک

اعداد با حروف متفاوت در هر ستون دارای اختلاف معنی‌دار هستند (آزمون دانکن در سطح 5 درصد)



شکل 1- درصد کلونیزاسیون ریشه سه ژنوتیپ تره (کارنتان 2، شادگان و اصفهان) تحت سطوح تنش خشکی (T_1، T_2، T_3 به ترتیب 40، 60 و 80 درصد تخلیه آب قابل استفاده گیاه در خاک)

فهرست منابع:

۱. جلیلی مرندی، ر. 1389. فیزیولوژی تنش‌های محیطی و مکانیسم‌های مقاومت در *گیاهان* باغی (درختان میوه، سبزی‌ها، گیاهان زینتی و گیاهان دارویی). جلد اول. انتشارات جهاد دانشگاهی واحد ارومیه. 636.

۲. نادیان، ح. 1390. اثر تنش خشکی و همزیستی میکوریزا بر رشد و جذب فسفر توسط دو رقم سورگوم متفاوت در ریخت‌شناسی ریشه. مجله علوم و فنون کشاورزی و منابع طبیعی (علوم آب و خاک)، 57: 25-37.

3. Aliabadi Farahani, M.H., Lebaschi, H., Shiranirad, A.M., Valadabadi, A.R., and Daneshian, J. 2008. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi, different levels of phosphorus and drought stress on water use efficiency, relative water content and proline accumulation rate of Coriander (*Coriandrum sativum* L.). Journal of Medicinal Plants Research, 2(6): 125-131.
4. Aliasgharzad, N., Bolandnazar, S. A., Neyeshabouri, M. R. and Chaparzadeh, N. 2009. Impact of soil sterilization and irrigation intervals on P and K acquisition by mycorrhizal onion (*Allium cepa* L.). Biologicals (London). 64(3): 512-515.
5. Amiri, M. J. and Eslamian, S. S. 2010. Investigation of limate change in Iran. Journal of Environmental Science and Technology, 3: 208-216.
6. Aroca, R., Vernieri, P. and Ruiz-Lozano, J. M. 2008. Mycorrhizal and non-mycorrhizal *Lactuca sativa* plants exhibit contrasting responses to exogenous ABA during drought stress and recovery. Journal of Experimental Botany. 59: 2029-2041.
7. Azco´n, R. and Tobar, R. M. 1998. Activity of nitrate reductase and glutamine synthetase in shoot and root of mycorrhizal *Allium cepa* Effect of drought stress. Plant Science, 133 : 1–8.
8. Balys, G. 1975. The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it. In: Endomycorrhiza (Eds Sanders, F. E., Moss, B. and Tinker, P. B.). Academic Press London, 373- 389.

9. Baon, J.B., Smith, S.E., and Alston, A.M. 1994. Growth and phosphorus uptake of rye with long and short root hairs: interaction with mycorrhizal infection. Plant and Soil, 167: 247-254.
10. Bates, L.S., Waldran, R.P., and Tear, I.D. 1973. Rapid determination of free proline for water studies. Plant and soil, 39: 205-208.
11. Bengough, A.G., Bransby, M.F, Hans, J., McKenna, S.J., Roberts, T.J., and Valentine, T. A. 2006. Root responses to soil physical conditions; growth dynamics from field to cell. Journal of Experimental Botany, 57: 437-447.
12. Bhosale, K.S., and Shinde, B.P. 2011. Influence of arbuscular mycorrhizal fungi on proline and chlorophyll content in *Zingiber officinale rosc* grown under water stress. Indian Journal of Fundamental and Applied Life Sciences, 1(3): 172-176.
13. Bolandnazar, S., Aliasgarzad, N., Neishabury, M. R. and Chaparzadeh, N. 2007. Mycorrhizal colonization improves onion (Allium cepa L.) yield and water use efficiency under water deficit condition. Scientia Horticulturae, 114 : 11–15.
14. Cakmak, I. 2006. Role of mineral nutrients in tolerance of crop plants to environmental stress factors. Faculty of Engineering and Natural Sciences, 35-48.
15. Dubos, C. and Plomion, C. 2003. Identification of water-deficit responsive genes in maritime pine (*Pinus pinaster Ait.*) roots. Plant Molecular Biology, 51: 249–262.
16. Fagbola, O., Osonubi, O., Mulongox, K., Odunfa, S.A., 2001. Effects of drought stress and arbuscular mycorrhiza on the growth of Gliricdia sepium (Jacq). Walp, Leucaenal leucocephala (Lam). De wit. In simulated eroded soil conditions. Mycorrhiza, 11: 215–223.
17. Fitter, A. H. 1989. An ecological flora. Bulletin of British Ecological Society, 20: 199-200.
18. Frechill, S., Lasa, B., Ibarretxe, L., Lamsfus, C. and Aparicio-Trejo, P. 2001. Pea response to saline stress is affected by the source of nitrogen nutrition (ammonium or nitrate). Plant Growth Regulators, 35(2): 171–179.
19. Goicoechea, N., Antolín, M. C., Strnad, M. And Sánchez-Diaz, M. 1996. Root cytokinins, acid phosphatase and nodule activity in drought-stressed mycorrhizal or nitrogen-fixing alfalfa plants. Journal of Experimental Botany. 47(298): 683-686.
20. Hu, Y. and Schmidhalter, U. 2005. Drought and salinity: A comparison of their effects on mineral nutrition of plants. Journal of Plant Nutrition. 168: 541–549.
21. Isaac, S., 1992. Fungal-plant interactions. Chapman and Hall poblisher Jakobsen. I. 1995. Transport of phosphorus and carbon in VA Mycorrhizas in. Mycorrhizas, structre, function, Molecular Biology and Biotechnology. A VArman and B. Hock(eds). Springer-verlage. Berlin, 297-324.
22. Kothari, S.K. and Sing, U.B. 1996. Response of citronella Java (*Cymbopogon winterianus Jowitt*) to VA mycorrhizal fungi and soil compaction in relation to P supply. Plant and Soil, 178: 231-237.
23. Linday, W. L. and Norvell, W.A. 1978. Development of a DTPA soil test for zinc, iron, manganese and copper. Soil Science Society of America Journal, 42: 421–428.
24. Masoudi-Sadaghiani, F., Abdollahi- Mandoulakani, B., Zardoshti -Mohammad, R., Rasouli-Sadaghiani, M.H., and Tavakoli, A. 2011. Response of proline, soluble sugars, photosynthetic pigments and antioxidant enzymes in potato (*Solanum tuberosum* L.) to different irrigation regimes in greenhouse condition. Australian Journal of Crop Science, 5(1): 55-60.
25. Misra, R.K., Dexter, A.R., and Alston, A.M. 1986. Maximum axial and radial growth pressures of plant roots. Plant and Soil, 95: 315-326.

26. Nadian, H., Smith, S.E., Alston, A.M., Murray, R. S. and Siebert, B. D. 1998. Effects of soil compaction on phosphorus uptake and growth of P *Trifolium subterraneum* colonized by four species of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. New Phytologist, 139: 155-165.
27. Nelson, C.E., and Safir, G.R. 1982. Increased drought tolerance of mycorrhizal onion plants caused by improved phosphorus nutrition. Planta, 154: 407-413.
28. Nurlaeng, N., H. Marschner and E. George, 1996. Effects of Liminig and Mycorrhizal Golozination on soil phosphate deplation and phosphate uptake by maize and soybean. Grown in two tropical acid soil. Plant and Soil, 181: 275- 285.
29. Olsen, S. R., and Sommers, L. E. 1982. Phosphorus. In Methods of soil analysis: Chemical and microbiological properties, 2nd ed.; ed. A. L. Page, R. H. Miller, and D. R. Keeney, 403–430. Madison, Wisc: American Society of Agronomy.
30. Parry, M. A. J., Andralojc, P. J., Khan, S., Lea, P. J. and Keyes. A. J. 2002. Rubisco activity: drought stress. Annals of Botany. 89: 833-839.
31. Philips, J.M., and Hayman, D.S. 1970. Improved procedures for cleaning roots and staining parasitic and vesicular arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. Transactions of the British Mycological Society, 55:158-161.
32. Porcel, R., and Ruiz-Lozano, J. M. 2004. Arbuscular mycorrhizal influence on leaf water potential, solute accumulation, and oxidative stress in soybean plants subjected to drought stress. Journal of Experimental Botany, 55(403): 1743-1750.
33. Premachandra, G. S., Hahn, D. T., Rhodes, D. and Joly, R. J. 1995. Leaf water relations and solute accumulation in two grain sorghum lines exhibiting contrasting drought tolerance. Journal of Experimental Botany, 46(12):1833-1841.
34. Ruiz-Lozano, J. M., Azcon, R., and Gomez, M. 1995. Effects of Arbuscular-Mycorrhizal Glomus Species on Drought Tolerance: Physiological and Nutritional Plant Responses. Applied and Environmental Microbiology. 61(2): 456–460.
35. Smith, S. E. 1982. Inflow of phosphate into mycorrhizal and non-mycorrhizal plants of Trifolium subterraneum at different levels of soil phosphate. New Phytologist, 90: 293-303.
36. Smith, S.E., and Read, D. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*. Third Edition. Academic Press. San Diego. California, USA, 769.
37. Soha, E. Khalil., Abdel-Aziz Nahed., G., and Abou Leil. Bedour., H. 2010. Effect of water stress and ascorbic acid on some morphological and biochemical composition of *Ocimum basilicum* plant. Journal of American Science, 6(12): 33-44.
38. Tarafdar, J.C. and Marschner, H. 1994. Effictiencey of VAM hyphae in utilization of organic phosphorus by wheat plants. Soils Science and Plant Nutrition, 40: 593-600.
39. Tennant, D. 1975. A test of a modified line intersect method of estimating root length. Journal of Ecology, 63(3): 995-1001.
40. Tinker, P.B., M.D. Johns and D.M. Durall, 1992. A functional comparison of Ecto and Endo- Mycorrhizas. CAB Int wellingford UK, 303-310.
41. Va´zquez, M. M., Azco´n, R. and Barea, J. M. 2001. Compatibility of a wild type and its genetically modified *Sinorhizobium* strain with two mycorrhizal fungi on *Medicago* species as affected by drought stress. Plant Science, 161 : 347–358.
42. Vendruscolo, A.C.G., Schuster, I., Pileggi, M., Scapim, C.A., Molinari, H.B.C., Marur, C.J. and Vieira, L.G.C. 2007. Stress-induced synthesis of Proline confers tolerance to water deficit in transgenic wheat. Journal of Plant Physiology, 164: 1367–1376.
43. Whitmore, A.P., and Whalley, W.R. 2009. Physical effects of soil drying on roots and crop growth. Journal of Experimental Botany, 60: 2845-2857.