



Publisher: Soil Science Society of Iran

*Soil Biology Journal*

<https://sbj.areeo.ac.ir/>



Research Article

## Effect of some biofertilizers on the physiological characteristics of wheat flag leaves and rhizosphere enzyme activities at different irrigation levels

Seyed Sajad Hosseini<sup>1</sup>, Farhad Rejali<sup>2</sup> and Peyman Keshavarz<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Ph.D. student, Department of Soil Science, Faculty of Agriculture, Ferdowsi University of Mashhad, Mashhad, Iran; [sajjadhosseini1369@gmail.com](mailto:sajjadhosseini1369@gmail.com)

<sup>2</sup> Professor, Department of Soil Biology and Biotechnology, Soil and Water Research Institute, AREEO, Karaj, Iran; [frejali@yahoo.com](mailto:frejali@yahoo.com)

<sup>3</sup> Associate Professor, Department of Soil and Water, Khorasan Razavi Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, AREEO, Mashhad, Iran; [p.keshavarz@areeo.ac.ir](mailto:p.keshavarz@areeo.ac.ir)

### Article Info

### Extended Abstract

#### Received:

April 20, 2024

#### Accepted:

September 15, 2024

#### Keywords:

*P. fluorescens* bacteria  
drought stress  
proline  
chlorophyll  
and formulation

#### Corresponding author's email:

[sajjadhosseini1369@gmail.com](mailto:sajjadhosseini1369@gmail.com)

#### DOI:

10.22092/SBJ.2024.36  
5435.263

**Background and Objectives:** Drought stress is a major limiting factor in global agricultural productivity, significantly affecting plant growth and yield by altering various morphological, physiological, and biochemical characteristics. These changes, including reductions in chlorophyll content, leaf water status, metabolite levels, hinder plant development, and reduce crop output. One promising approach to mitigating the detrimental effects of drought stress is the use of biofertilizers, particularly arbuscular mycorrhizal (AM) fungi and plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR). AM fungi establish symbiotic relationships with plants, improving water uptake and nutrient absorption, while PGPR enhance plant growth through various mechanisms, including the production of enzymes and stress-relieving compound synthesis. Although numerous studies have demonstrated the efficacy of biofertilizers in improving plant resilience to drought, there is a significant knowledge gap remains concerning the comparative effectiveness of different types of biofertilizers. Specifically, it remains unclear whether fungal-based or bacterial-based biofertilizers are more effective, and whether liquid or powder formulations provide superior benefits. Moreover, there is limited understanding of the role of soil microbial processes, such as enzyme activities in the rhizosphere, in the plant's adaptive response to drought conditions. This study aims to fill these gaps by investigating the effects of different biofertilizer types and formulations on drought tolerance in wheat, focusing on key physiological, biochemical, and microbial indicators.

**Materials and Methods:** A split-plot experiment was conducted based on a randomized complete block design with three replications under field conditions. The main plots comprised three irrigation treatments: 100%, 85%, and 65% of the plant's water requirement, representing full irrigation, mild water stress, and severe water stress, respectively. The subplots included different biofertilizer treatments: no biofertilizer (F1), *Pseudomonas fluorescens* producing ACC-deaminase (F2), *P. fluorescens* without ACC-deaminase production (F3), AM fungus in liquid form (F4), and AM fungus in powder form (F5). Samples of flag leaves, roots, and rhizospheric soil were collected at the spike emergence stage. Several parameters were measured, including chlorophyll, carotenoid, proline, relative water content (RWC), membrane stability index (MSI) in the flag leaves, root colonization percentage, and rhizosphere enzyme activities such as acid phosphatase, alkaline phosphatase, and  $\beta$ -glucosidase. These indicators were selected to evaluate both the direct effects of biofertilizers on plant drought tolerance and the associated microbial processes in the soil.

**Results:** The results indicated that among the bacterial biofertilizers, only the application of F2 under severe water stress led to a 5% decrease in proline, a 6.5% increase in chlorophyll a, a 6% increase in total chlorophyll, a 16% rise in carotenoids, as well as a 10% increase in  $\beta$ -glucosidase activity and a 13% increase in acid phosphatase activity compared to the treatment without biofertilizer. The powder form of AM fungus (F5) proved to be the most effective in colonizing the roots of wheat, with root colonization rates 13%, 19%, and 8% higher at irrigation levels of 65%, 85%, and 100% of the plant's water requirement, respectively, compared to the liquid form of AM fungus (F4). Overall, fungal biofertilizers outperformed bacterial biofertilizers in enhancing the physiological characteristics of wheat. For instance, under severe water stress, the F5 and F4 treatments increased RWC by 8.5% and 6%, MSI by 20% and 14%, chlorophyll a by 1% and 14%, and total chlorophyll by 12% and 10% compared to the treatment without biofertilizer, which were significantly higher than the bacterial biofertilizers. Among the fungal biofertilizer formulations, the powder form of AM fungus was more efficient than the liquid form in increasing wheat's drought tolerance. The powder form also improved  $\beta$ -glucosidase activity under both severe and mild water stress conditions and increased the activity of all the investigated enzymes under full irrigation. A stepwise linear regression model revealed that among the biochemical and physiological characteristics of the flag leaf of the wheat, the amount of proline and carotenoid are the most important key variables affecting the  $\beta$ -glucosidase activity with relative importance index of 25.8% and 18.9%, respectively. Also, the amount of total chlorophyll and chlorophyll a had the greatest effect on the amount of alkaline and acid phosphatase activities.

**Conclusion:** The findings of this study underscore the superior effectiveness of fungal biofertilizers, particularly in powder form, in enhancing drought tolerance in wheat. The powder form of AM fungi was more efficient than the liquid form in promoting root colonization and increasing enzyme activity in the rhizosphere, leading to improved physiological and biochemical traits in wheat plants. The enhanced performance of this formulation may be attributed to a greater diversity of AM fungal species, which may contribute to its enhanced performance. The positive feedback loop observed between enzyme activities in the rhizosphere and plant physiological traits suggests that biofertilizers, particularly AM fungi, are vital in improving the drought resilience of crops in water-limited environments. These findings have important implications for sustainable agricultural practices, particularly in regions prone to drought, such as the Mashhad region of Iran.

**Cite this article:** Hosseini, S.S., Rejali, F., Keshavarz, P., 2024. Effect of some biofertilizers on the physiological characteristics of wheat flag leaves and rhizosphere enzyme activities at different irrigation levels. *Soil Biology Journal*, 12 (1), 65-88.





دو فصل نامه

نشریه زیست‌شناسی خاک

<https://sbj.areeo.ac.ir/>



مقاله پژوهشی

## تأثیر برخی کودهای زیستی بر خصوصیات فیزیولوژیک برگ پرچم گندم و فعالیت‌های آنزیمی ریزوسفر در سطوح مختلف آبیاری

سیدسجاد حسینی\*<sup>۱</sup>، فرهاد رجالی<sup>۲</sup> و پیمان کشاورز<sup>۳</sup>

<sup>۱</sup>دانشجوی دکتری گروه علوم خاک، دانشکده کشاورزی، دانشگاه فردوسی مشهد، مشهد، ایران؛ [sajjadhosseini1369@gmail.com](mailto:sajjadhosseini1369@gmail.com)

<sup>۲</sup>استاد پژوهش بخش تحقیقات بیولوژی و بیوتکنولوژی خاک، موسسه تحقیقات خاک و آب، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران؛ [frejali@yahoo.com](mailto:frejali@yahoo.com)

<sup>۳</sup>دانشیار بخش تحقیقات خاک و آب، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان خراسان رضوی، مشهد، ایران؛ [p.keshavarz@areeo.ac.ir](mailto:p.keshavarz@areeo.ac.ir)

دریافت: ۱۴۰۳/۲/۱ پذیرش: ۱۴۰۳/۶/۲۵

### چکیده

تنش خشکی یکی از عواملی است که اثرات مخربی بر تولید محصولات کشاورزی دارد. اگرچه مطالعات متعددی برای بهبود تحمل گیاهان به خشکی انجام شده است اما درک محدودی از فرآیندهای کلیدی ریزجانداران در سازگاری گیاهان با تنش خشکی وجود دارد. به این منظور آزمایشی در قالب طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی به صورت کرت‌های خرد شده با سه تکرار در شرایط مزرعه انجام شد. کرت‌های اصلی شامل تیمارهای آبیاری: ۱۰۰٪، ۸۵٪ و ۶۵٪ نیاز آبی گیاه (به ترتیب آبیاری کامل، تنش آبی ملایم و تنش آبی شدید) بودند. همچنین کرت‌های فرعی نیز شامل کودهای زیستی مختلف: بدون کود زیستی (F1)، باکتری *P. fluorescens* تولیدکننده آنزیم ACC-دآمیناز (F2)، باکتری *P. fluorescens* بدون توان تولید آنزیم ACC-دآمیناز (F3)، قارچ میکوریز آربسکولار به فرم مایع (F4) و قارچ میکوریز آربسکولار به فرم پودری (F5) بودند. نتایج نشان داد که در بین کودهای زیستی باکتریایی، تنها کاربرد کود F2 در شرایط تنش آبی شدید به طور معنی‌داری موجب کاهش ۵٪ مقدار پرولین، افزایش ۶/۵٪ کلروفیل *a*، ۶٪ کلروفیل کل و ۱۶٪ کاروتینوئید، افزایش ۱۰٪ فعالیت آنزیم‌های بتا-گلوکوسیداز و ۱۳٪ فسفاتاز اسیدی خاک نسبت به تیمار بدون کود زیستی شد. با این حال کودهای زیستی قارچی نسبت به کودهای زیستی باکتریایی کارایی بیشتری در بهبود ویژگی‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاه و فعالیت‌های آنزیمی خاک داشتند. در بین فرمولاسیون‌های مختلف کودهای قارچی، فرم پودری قارچ میکوریز آربسکولار نسبت به فرم مایع از کارایی بیشتری در افزایش مقاومت گندم به تنش خشکی برخوردار بود. مقدار رنگدانه‌های فتوسنتزی و پرولین مهم‌ترین ویژگی‌های موثر بر فعالیت‌های آنزیمی خاک بودند. به طور کلی بازخورد مثبتی بین فعالیت‌های آنزیمی خاک و ویژگی‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاه گندم در حضور کودهای زیستی به ویژه قارچ‌های میکوریز آربسکولار وجود داشت. به این صورت که بهبود در هر یک از این ویژگی‌ها می‌تواند موجب بهبود دیگری شود.

واژه‌های کلیدی: باکتری *P. fluorescens*، پرولین، تنش خشکی، کلروفیل و فرمولاسیون

## مقدمه

بر اساس گزارش پژوهشکده آب وزارت نیرو، میانگین بارندگی کشور طی ۲۰ سال گذشته حدود ۱۴ درصد کاهش یافته است (جوادی و همکاران، ۲۰۲۴). بدون تردید کاهش مقدار بارندگی پیامدهایی را بر تولید محصولات کشاورزی به ویژه غلات در ایران دارد. تنش خشکی یا محدودیت منابع آبی از مهمترین عوامل محیطی موثر در رشد و عملکرد گندم محسوب می‌شود که با تغییر در ویژگی‌های مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاه همراه است. کاهش مقدار رنگدانه‌های فتوسنتزی (نمروری و همکاران، ۱۳۹۲)، کاهش محتوای نسبی آب برگ (چاوز و همکاران، ۲۰۰۳)، کاهش پایداری غشاء یا افزایش نشت الکترولیت‌ها (بانگار و همکاران، ۲۰۱۹)، کاهش هدایت روزنه‌ای (لیو و همکاران، ۲۰۱۹)، کاهش جذب عناصر غذایی (حسینی و همکاران، ۲۰۱۹) و کاهش توسعه سطح برگ (رولینز و همکاران، ۲۰۱۳) از جمله مهمترین تغییرات ناشی از تنش آبی در گیاهان است که منجر به کاهش رشد و عملکرد گیاهان زراعی می‌شوند. این در حالی است که گیاهان با تجمع مواد شیمیایی محلول در سیتوپلاسم مانند پرولین به تنش خشکی پاسخ می‌دهند (اوگوز و همکاران، ۲۰۲۲). این مکانیسم راهی برای تنظیم تعادل اسمزی گیاه، حفظ جریان آب و پایداری مولکولی و جلوگیری از تجمع رادیکال‌های آزاد در شرایط تنش است (ایسوارائو و چایتانیا، ۲۰۱۶؛ پادماواتی و رائو، ۲۰۱۳). چنین اقداماتی برای افزایش مقاومت گیاه به تنش خشکی بسیار مهم است. یکی از راه‌های کاهش اثرات نامطلوب تنش خشکی بر رشد و عملکرد گیاهان استفاده از کودهای زیستی است. ریزجانداران موجود در کودهای زیستی علاوه بر کمک به جذب عناصر غذایی مورد نیاز گیاه، از طریق سنتز و ترشح ترکیبات محرک رشد از قبیل هورمون‌های تنظیم کننده رشد، به افزایش رشد ریشه و اندام هوایی گیاه

کمک می‌کنند (بالابندیان و همکاران، ۲۰۲۱). از جمله ریزجاندارانی که معمولاً به عنوان اجزای کود زیستی استفاده می‌شوند می‌توان به قارچ‌های میکوریز آربسکولار (AM)<sup>۱</sup> و باکتری‌های ریزوسفری محرک رشد گیاه (PGPR)<sup>۲</sup> اشاره کرد.

قارچ‌های AM می‌توانند از طریق بهبود جذب آب و فسفر و افزایش کارایی فعالیت فتوسنتزی، مقاومت گیاه به خشکی را افزایش دهند (لی و همکاران، ۲۰۱۹). همچنین کودهای زیستی حاوی قارچ AM می‌توانند فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی را افزایش و از این طریق تنش اکسیداتیو ناشی از خشکی را کاهش دهند (لی و همکاران، ۲۰۱۹). پژوهش‌های مختلف نشان داده‌اند که کاربرد قارچ‌های AM در شرایط تنش آبی ضمن افزایش رشد و عملکرد گیاهان، ویژگی‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاه مانند مقدار کلروفیل، محتوای نسبی آب برگ و مقدار پرولین را نسبت به گیاهان تلقیح نشده افزایش می‌دهند (یقینی و همکاران، ۱۳۹۹؛ محمدی اشکفتکی و رجالی، ۱۴۰۰؛ صالحی و همکاران، ۱۴۰۰؛ بلترانو و رانکو، ۲۰۰۸). در حال حاضر کودهای زیستی حاوی قارچ AM به دو شکل جامد و مایع مورد استفاده قرار می‌گیرد. شکل جامد این کودها به صورت بستر کشت حاوی اندام فعال قارچ یا به شکل گرانول و پودر است. باسیرو و همکاران (۲۰۲۱) تعداد ۶۸ نوع کود زیستی حاوی قارچ‌های AM از ۲۸ شرکت تولیدی را مورد بررسی قرار دادند و گزارش کردند که ۹۰٪ محصولات به شکل جامد (۶۵٪ پودر و ۲۵٪ گرانول) و تنها ۱۰٪ به شکل مایع تولید می‌شوند. با این حال هیچ مطالعه‌ای وجود ندارد که نشان دهد کدام فرمولاسیون از کودهای زیستی حاوی قارچ‌های AM از کارایی بیشتری برخوردار هستند.

باکتری‌های ریزوسفری محرک رشد گیاه از طریق جذب و تثبیت نیتروژن، افزایش فراهمی

<sup>1</sup> Arbuscular Mycorrhiza

<sup>2</sup> Plant Growth-Promoting Rhizobacteria

عملکرد گیاه کمک کند. یکی از راه‌های بررسی چگونگی واکنش جمعیت میکروبی خاک به کاربرد کودهای زیستی، اندازه‌گیری فعالیت آنزیمی خاک است. ارزیابی فعالیت آنزیمی به ویژه آنزیم‌های هیدرولاز، اطلاعات مناسبی درخصوص وضعیت واکنش‌های کلیدی خاک مثل چرخه‌های کربن و فسفر در اختیار قرار می‌دهد (لیو و همکاران، ۲۰۲۲). فعالیت آنزیمی خاک متأثر از شرایط خاک و مدیریت‌های اعمال شده بر آن بوده و در آن انعکاس پیدا می‌کند (دانوراس و همکاران، ۲۰۲۴؛ اوتویو و توری، ۲۰۱۵). بنابراین فعالیت آنزیمی خاک می‌تواند به عنوان شاخصی برای فعالیت میکروبی خاک، حاصلخیزی خاک و ارزیابی اثرات جانبی هرگونه ترکیب اضافه شده به خاک استفاده شود (ساینجو و همکاران، ۲۰۲۲).

بنابراین اهداف پژوهش حاضر شامل (۱) تعیین اثر کودهای زیستی قارچی و باکتریایی بر ویژگی‌های بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی برگ پرچم گندم و فعالیت‌های آنزیمی ریزوسفر و رابطه بین آنها، (۲) انتخاب مناسب‌ترین کود زیستی (قارچی یا باکتریایی) برای افزایش مقاومت گیاه گندم به تنش خشکی و (۳) مقایسه کارایی کود زیستی حاوی قارچ‌های میکوریز آریسکولار به دو شکل پودری و مایع و همچنین تک‌گونه و چندگونه بود.

### مواد و روش‌ها

این مطالعه در ایستگاه تحقیقاتی طرق، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی خراسان رضوی (عرض جغرافیایی: ۳۶ درجه و ۱۳ دقیقه و ۱۳ ثانیه شمالی، طول جغرافیایی: ۵۹ درجه و ۳۸ دقیقه و ۴۸ ثانیه شرقی، ارتفاع از سطح دریا: ۱۰۰۳ متر) در طی سال زراعی ۱۴۰۱-۱۴۰۲ انجام شد. منطقه مورد مطالعه دارای اقلیم معتدل و نیمه‌خشک بوده و میانگین دما سالانه و مجموع مقدار بارندگی در طی مدت زمان آزمایش به ترتیب ۱۷/۵ درجه سانتی‌گراد و ۸۹ میلی‌متر بود (شکل ۱).

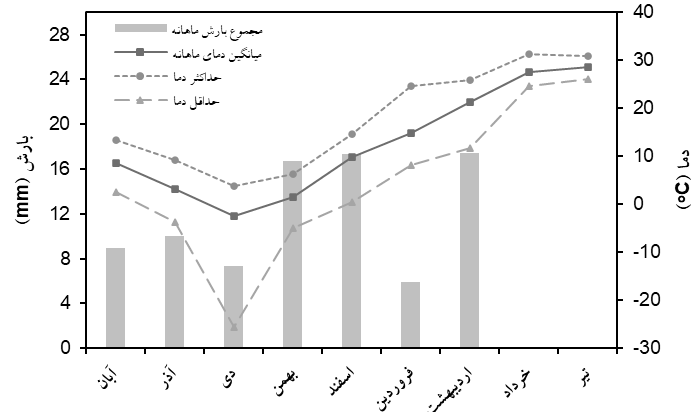
عناصر غذایی در خاک (دوبلائرو و اوکان، ۲۰۰۷)، محدود کردن پاتوزن‌های خاکزی (گلیک، ۱۹۹۵)، تولید هورمون‌های گیاهی (اکسین، جیبرلین، سیتوکینین و اتیلن) و سایر مولکول‌های تقویت‌کننده رشد (سایدروفور و سیانید هیدروژن) (لازاروویتس و نوک، ۱۹۹۷) به افزایش مقاومت گیاه در برابر خشکی و در نتیجه افزایش رشد عملکرد محصول کمک می‌کنند. برخی از سویه‌های PGPR با فعالیت ۱-آمینو سیکلوپروپان-۱-کربوکسیلات (ACC)<sup>۳</sup>-دآمیناز می‌توانند اثرات بازدارندگی اتیلن تنشی را در گیاهان تحت تنش خشکی با تجزیه ACC به  $\alpha$ -کتوبوتیرات و آمونیاک کاهش دهند و از این طریق رشد و عملکرد گیاه را بهبود دهند (پوربابایی و همکاران، ۱۴۰۰؛ بشارتی، ۱۴۰۱). اگرچه پژوهش‌های مختلفی تأثیر مثبت کودهای زیستی قارچی و باکتریایی را بر افزایش رشد و عملکرد گندم در شرایط تنش خشکی گزارش کردند (نمروری و همکاران، ۱۳۹۲؛ ناصری و همکاران، ۱۳۹۶؛ یقینی و همکاران، ۱۳۹۹؛ یعقوبی خانقاهی، ۲۰۲۲)، با این حال شناسایی کود زیستی مناسب (قارچ AM یا PGPRها) برای گیاه گندم در شرایط اقلیمی ایران و تحت شرایط تنش آبی در شرایط مزرعه امری ضروری است.

در حالی که تأثیر کاربرد کودهای شیمیایی و تنش خشکی بر روی جمعیت‌های میکروبی خاک و ریزوسفر به خوبی مستند شده است (بوگاتی و والچاک، ۲۰۲۲؛ کو و همکاران، ۲۰۲۳) ولی اطلاعات کمی در مورد اثرات تلقیح کودهای زیستی بر روی جمعیت میکروبی ریزوسفر وجود دارد. درک چگونگی واکنش ریزوسفر و جمعیت میکروبی مرتبط با ریشه به کاربرد کودهای زیستی برای توسعه کاربرد این نهاده‌های زیستی ارزشمند ضروری است (دونگ و همکاران، ۲۰۱۹). همچنین مشخص کردن رابطه بین ویژگی‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاه با ویژگی‌های زیستی خاک می‌تواند به درک بهتر اثر کودهای زیستی بر رشد و

<sup>3</sup> 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid

میلی‌گرم بر کیلوگرم، آهک ۱۵ درصد، هدایت الکتریکی خاک ۲/۵ دسی زیمنس بر متر و pH خاک برابر با ۸/۰۴ بود.

خاک مورد مطالعه دارای بافت لوم رسی (شن: ۲۸٪، سیلت: ۳۴٪ و رس: ۳۸٪)، مقدار کربن آلی ۰/۷۶ درصد، نیتروژن کل ۶۵۰ میلی‌گرم بر کیلوگرم، فسفر قابل دسترس ۱۸/۴ میلی‌گرم بر کیلوگرم، پتاسیم قابل دسترس ۲۹۰



شکل ۱- میانگین، حداکثر و حداقل دمای ماهیانه و مجموع بارندگی ماهیانه محل انجام آزمایش

این آزمایش به صورت کرت‌های خرد شده (اسپلیت پلات) در قالب طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی و در سه تکرار انجام شد. کرت‌های اصلی شامل تیمارهای آبیاری در سه سطح: ۱۰۰٪ نیاز آبی گیاه (آبیاری کامل)، ۸۵٪ نیاز آبی گیاه (تنش آبی ملایم)، و ۶۵٪ نیاز آبی گیاه (تنش آبی شدید) بود. کرت‌های فرعی نیز شامل کودهای زیستی مختلف در ۵ سطح بودند: بدون کود زیستی یا شاهد (F1)، باکتری *Pseudomonas fluorescens* تولید کننده آنزیم ACC-دآمیناز (F2)، باکتری *P. fluorescens* بدون توان تولید آنزیم ACC-دآمیناز (F3)، قارچ میکوریز آریسکولار (*Rhizophagus irregularis*) به فرم مایع (F4) و قارچ میکوریز آریسکولار (مخلوطی از ۳ گونه قارچی *Rhizophagus irregularis* *Funneliformis mosseae* و *Claroideoglossum etunicatum*) به فرم پودری (F5). جمعیت دو مایه تلقیح باکتری استفاده شده حدود  $4 \times 10^8$  سلول باکتری در هر میلی‌لیتر بود. میزان فعالیت آنزیم ACC-دآمیناز در سویه تولید کننده آنزیم ACC-دآمیناز برابر با ۳/۵۰۸ میکرومول  $\alpha$ -کتوبوتیرات بر میلی‌گرم پروتئین بر ساعت بود (ذبیحی و همکاران، ۲۰۰۹؛ جلیلی و همکاران، ۲۰۱۱). همچنین فرم پودری قارچ AM

حاوی ۳۰۰ اندام فعال قارچی در هر گرم و فرم مایع قارچ AM حاوی ۳۰۰ اندام فعال قارچی در هر میلی‌لیتر بود. برای آماده سازی زمین از شخم برگردان‌دار با دو مرحله دیسک متقاطع استفاده شد. سپس با استفاده از دستگاه فاروئر، پشته‌هایی با عرض ۶۰ سانتی‌متر ایجاد شد. عرض هر کرت آزمایشی حداقل ۳ متر و طول آن ۵ متر بود. هر پشته شامل سه ردیف کاشت به فاصله ۲۰ سانتی‌متر از هم بود و همچنین فاصله کشت در هر ردیف ۲ سانتی‌متر در نظر گرفته شد. به این ترتیب هر کرت شامل ۱۲ ردیف و تراکم کشت ۲۰۰ بوته در مترمربع بود. همچنین جهت جلوگیری از نشت آب از هر کرت اصلی به کرت اصلی مجاور، فاصله ۱/۵ متر بین کرت‌های اصلی و فاصله ۱ متر بین کرت‌های فرعی منظور شد. در این پژوهش از گندم (*Triticum aestivum* L.) تیپ بهاره رقم فرین استفاده شد. به این منظور ابتدا بذرها گندم به مدت ۳۰ ثانیه با اتانول ۷۵٪ و سپس به مدت ۲ تا ۳ دقیقه هیپوکلریت سدیم ۴٪ استریل شده و چندین بار با آب استریل شسته شدند تا آثار باقیمانده از بین برود. کودهای زیستی مورد نظر که از بخش تحقیقات بیولوژی و بیوتکنولوژی خاک موسسه تحقیقات خاک و آب کشور تهیه شده بودند، بلافاصله قبل از کشت به شکل بذرمال به بذور گندم

گیاهی) به طور تصادفی تهیه و در فویل آلومینیومی بسته‌بندی و بلافاصله در نیتروژن مایع قرار داده شد. نمونه‌های تازه گیاهی تا زمان اندازه‌گیری در فریزر در دمای ۲۰- درجه سانتی‌گراد نگهداری شد. همچنین در مرحله ظهور سنبله از خاک اطراف ریشه به عنوان خاک ریزوسفری نمونه‌برداری شد و نمونه‌ها تا زمان اندازه‌گیری در یخچال در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد نگهداری شد. برای این منظور ابتدا سیستم ریشه‌ای گیاه به آرامی تکان داده شد تا خاک سست چسبیده به ریشه حذف شود. سپس با استفاده از یک فرچه یا بُرس نرم خاک چسبیده به ریشه به عنوان خاک ریزوسفری جمع‌آوری شد (میکالف و همکاران، ۲۰۰۹؛ لی و همکاران، ۲۰۱۱). همچنین جهت رنگ‌آمیزی ریشه و تعیین درصد کلنیزاسیون ریشه با قارچ‌های AM تعداد ۱۰ نمونه ریشه به طور تصادفی تهیه شد.

برای تعیین مقدار کلروفیل  $a$ ،  $b$ ، کل و کاروتنوئید از روش (لیختنتالر و بوشمن، ۲۰۰۱) استفاده شد. برای استخراج رنگدانه‌های فتوسنتزی مقدار ۰/۵ گرم از برگ تازه با استفاده از محلول استون ۸۰٪/عصاره‌گیری شد. شدت جذب عصاره حاصل در طول موج‌های ۴۷۰، ۶۶۳/۲ و ۶۴۶/۸ نانومتر با استفاده از دستگاه اسپکتروفوتومتر قرائت شد. مقدار کلروفیل  $a$ ،  $b$ ، کل و کاروتنوئید با استفاده از معادله‌های زیر محاسبه شد:

$$\text{Chlorophyll a } \left(\frac{\text{mg}}{\text{gFW}}\right) = \frac{[(12.25 \times A663.2)] - [(2.79 \times A646.8)]}{[V/W]}$$

$$\text{Chlorophyll b } \left(\frac{\text{mg}}{\text{gFW}}\right) = \frac{[(21.21 \times A646.8)] - [(5.10 \times A663.2)]}{[V/W]}$$

$$\text{Total chlorophyll } \left(\frac{\text{mg}}{\text{gFW}}\right) = \text{Chlorophyll a} + \text{Chlorophyll b}$$

$$\text{Total carotenoids } \left(\frac{\text{mg}}{\text{gFW}}\right) = \frac{[(1000 \times (A470 - 1.8) \times (\text{Chlorophyll a} - \text{Chlorophyll b}))]}{198} \left(\frac{V}{W}\right)$$

برای تعیین محتوای نسبی آب برگ (RWC)<sup>۴</sup> ابتدا برگ تازه گیاه وزن شده (FW)<sup>۵</sup> و سپس برای ۲۴ ساعت در دمای اتاق درون آب مقطر قرار گرفت تا کاملاً اشباع شود. سپس برگ اشباع (TW)<sup>۶</sup>، وزن شده و برای ۴۸ ساعت

تلقیح شدند. برای این منظور، کودهای زیستی باکتریایی یا قارچی مایع بدون اضافه کردن هر گونه عامل چسبنده، به مقدار ۲ درصد وزن بذر بر روی بذر گندم ریخته شد و تا زمانی که تمام بذرها با مایه تلقیح پوشیده شوند هم زده شدند. در این حالت باید بذرها با لایه نازکی از مایه تلقیح پوشیده شود. همچنین برای فرم پودری کودهای زیستی قارچی، به هر کیلوگرم بذر گندم مقدار ۲۰ گرم مایه تلقیح همراه با آب مقطر استریل اضافه شد و تا زمانی که بذرها با یک لایه نازک از دوغاب کود زیستی پوشیده شوند هم زده شدند. بعد از اعمال کودهای زیستی، عملیات کاشت با بذرکار خطی کار آزمایشی در ابتدای دی ماه انجام گرفت و پس از ۶ ماه رشد در خرداد ماه اندام هوایی گیاه برداشت شد.

براساس نتایج آزمون خاک، تنها کود اوره به مقدار ۴۰۰ کیلوگرم در هکتار در تمامی کرت‌های آزمایشی به صورت یکسان قبل از کشت همچنین به صورت سرک مصرف گردید. قبل از مرحله پنج برگی به منظور اطمینان از استقرار گیاه، آبیاری بهینه برای تمام کرت‌ها انجام شد. در مرحله پنج برگی، آبیاری با استفاده از کنتورهای آب و بر اساس نیاز آبی گیاه در هر تیمار انجام شد. نیاز آبی گیاه گندم بر اساس معادله پنمن-مونتیث فائو و دستورالعمل شماره ۵۶ فائو برای دوره‌های ۱۰ روزه، بر اساس آمار هواشناسی سال قبل از کشت با استفاده از نرم افزار CROPWAT محاسبه شد. براین اساس میزان نیاز آبی گیاه برابر ۵۴۳۸ مترمکعب در هکتار به دست آمد.

برای کنترل علف‌های هرز از عملیات شیمیایی شامل کاربرد علف‌کش‌های D-۴-۲ و آپروس در مرحله پنجه‌زنی گندم و عملیات مکانیکی استفاده شد. همچنین برای از بین بردن علف‌های هرز بین کرت‌ها از عمل کولتیوارزنی استفاده شد. برای نمونه‌برداری از برگ پرچم و خاک، از هر طرف کرت ۲ ردیف و نیم متر از بالا و پایین کرت به عنوان حاشیه در نظر گرفته و حذف شد. در مرحله ظهور سنبله تعداد ۱۰ نمونه برگ پرچم (نمونه تازه

<sup>4</sup> Relative Water Content

<sup>5</sup> Fresh Weight

<sup>6</sup> Turgid Weight

شد (عیوضی و طباطبائی، ۱۹۷۷؛ طباطبائی و برمنر، ۱۹۶۹).

تجزیه و تحلیل آماری داده‌ها با استفاده از آنالیز واریانس دو طرفه (two-way ANOVA) و مقایسه میانگین بین تیمارهای مختلف با آزمون توکی HSD در سطح احتمال ۵٪ در نرم افزار JMP 8 انجام گرفت. شاخص اهمیت نسبی براساس مدل رگرسیون خطی گام به گام با استفاده از نرم افزار R 4.3.1 و پکیج relaimpo مورد آنالیز قرار گرفت.

### نتایج

نتایج تجزیه واریانس نشان دهنده اثر معنی‌دار سطوح آبیاری، نوع کود زیستی و اثر متقابل آنها بر درصد کلنیزاسیون ریشه، مقدار پرولین، کلروفیل *a*، کلروفیل *b*، کلروفیل کل و کاراتینوئید در سطح احتمال یک درصد بود. همچنین اثر اصلی سطوح آبیاری و نوع کود زیستی بر محتوای نسبی آب برگ و پایداری غشاء در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار شد (جدول ۱).

در دمای ۶۵ درجه سانتی‌گراد در آون خشک شد (DW)<sup>۷</sup> و مجدداً توزین شد (وو و شیا، ۲۰۰۶). مقدار RWC از معادله زیر محاسبه شد:

$$RWC = \left[ \frac{FW - DW}{TW - DW} \right] \times 100$$

برای تعیین شاخص پایداری غشاء (MSI)<sup>۸</sup>، ابتدا نمونه‌های برگ در آب مقطر به مدت ۲۴ ساعت در دمای اتاق نگهداری شدند. سپس میزان هدایت الکتریکی آب مقطر همراه نمونه به عنوان نشت اولیه (EL1)<sup>۹</sup> اندازه‌گیری شد. نشت ثانویه (EL2) نیز از طریق اندازه‌گیری میزان هدایت الکتریکی نمونه‌ها پس از حرارت دادن آنها به مدت یک ساعت در دمای ۱۰۰ درجه سانتیگراد اندازه‌گیری شد (سایرام، ۱۹۹۴). مقدار MSI از معادله زیر محاسبه شد:

$$MSI = \left[ 1 - \left( \frac{EL1}{EL2} \right) \right] \times 100$$

مقدار اسید آمینه پرولین با استفاده از روش معرفی شده توسط (بیتس و همکاران، ۱۹۷۳) اندازه‌گیری شد. میزان جذب نمونه‌ها در طول موج ۵۲۰ نانومتر با استفاده از دستگاه اسپکتروفتومتر قرائت شد.

رنگ آمیزی ریشه‌ها با روش فیلیپس و هایمن (۱۹۷۰) و تعیین درصد کلونیزاسیون با استفاده از روش تقاطع خطوط شبکه انجام شدند (کورمانیک و مک‌گراو، ۱۹۸۲). برای تعیین فعالیت آنزیم بتا-گلوکوسیداز خاک از بافر عمومی اصلاح شده (MUB) با pH=6 و سوبسترا پارانیتروفنیل بتا-دی-گلوکوسید استفاده شد. مقدار فعالیت آنزیمی با استفاده از اسپکتروفتومتر در طول موج ۴۰۵ نانومتر قرائت شد (عیوضی و طباطبائی، ۱۹۸۸). همچنین برای تعیین فعالیت آنزیم‌های فسفاتاز اسیدی و قلیایی به ترتیب از بافر MUB با pH=6.5 و pH=11 و سوبسترا پارانیتروفنیل فسفات استفاده شد. مقدار فعالیت آنزیمی با استفاده از اسپکتروفتومتر در طول موج ۴۱۰ نانومتر قرائت

<sup>7</sup> Dry Weight

<sup>8</sup> Membrane Stability Index

<sup>9</sup> Electrolyte Leakage



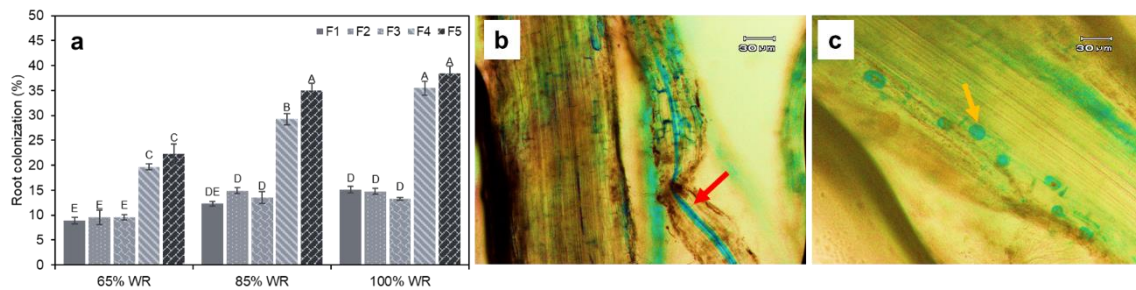
جدول ۱- نتایج تجزیه واریانس درصد کلنیزاسیون ریشه و ویژگی‌های بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی برگ پرچم گیاه گندم

پرویلین	میانگین مربعات						کلنیزاسیون	درجه آزادی	منابع تغییرات
	پایداری غشاء	محتوای آب برگ	کاراتینوئید	کلروفیل a+b	کلروفیل b	کلروفیل a			
۰/۰۰۰ <sup>NS</sup>	۱/۰۶۵ <sup>NS</sup>	۳۰/۷۸۳ <sup>**</sup>	۰/۰۰۰ <sup>NS</sup>	۰/۰۰۰ <sup>**</sup>	۰/۰۰۰ <sup>NS</sup>	۰/۰۰۰ <sup>**</sup>	۰/۳۵۳ <sup>NS</sup>	۲	تکرار
۴/۶۰۵ <sup>**</sup>	۱۴۵/۳ <sup>**</sup>	۴۵۹/۱۳۵ <sup>**</sup>	۰/۰۱۳ <sup>**</sup>	۰/۵۱۸ <sup>**</sup>	۰/۰۵۶ <sup>**</sup>	۰/۲۳۵ <sup>**</sup>	۳۵۸/۱۳ <sup>**</sup>	۲	آبیاری
۰/۰۰۰	۲/۹۰۴	۲/۰۱۴	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۸۳۰	۴	خطای a
۱/۰۴۴ <sup>**</sup>	۸/۵۶۹ <sup>**</sup>	۶۶/۳۶۱ <sup>**</sup>	۰/۰۰۲ <sup>**</sup>	۰/۰۲۷ <sup>**</sup>	۰/۰۰۲ <sup>**</sup>	۰/۰۱۸ <sup>**</sup>	۸۵۰/۴۰ <sup>**</sup>	۴	کود زیستی
۰/۲۶۵ <sup>**</sup>	۰/۶۰۴ <sup>NS</sup>	۱/۲۹۴ <sup>NS</sup>	۰/۰۰۰ <sup>**</sup>	۰/۰۰۳ <sup>**</sup>	۰/۰۰۱ <sup>**</sup>	۰/۰۰۰ <sup>**</sup>	۲۹/۹۱ <sup>**</sup>	۸	آبیاری×کود زیستی
۰/۰۳۹	۰/۴۱۸	۰/۷۸۱	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۱/۲۶۵	۲۴	خطای b

ns و \*\* به ترتیب بدون اختلاف معنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۱ درصد

ریشه گیاه گندم داشت به طوریکه درصد کلنیزاسیون ریشه در حضور این تیمار (F5) در سطوح آبیاری ۰/۶۵، ۰/۸۵ و ۰/۱۰۰ نیاز آبی گیاه به ترتیب ۱۳، ۱۹ و ۸ درصد بیشتر از تیمار F4 یا فرم مایع قارچ AM بود (شکل ۲).

درصد کلنیزاسیون ریشه با کاهش مقدار آب آبیاری به طور معنی‌داری در تمام تیمارها کاهش یافت (شکل ۲). بیشترین درصد کلنیزاسیون ریشه مربوط به تیمارهای کود زیستی قارچی بود. در بین کودهای زیستی قارچی، فرم پودری قارچ AM بیشترین کارایی را در کلونیزه کردن



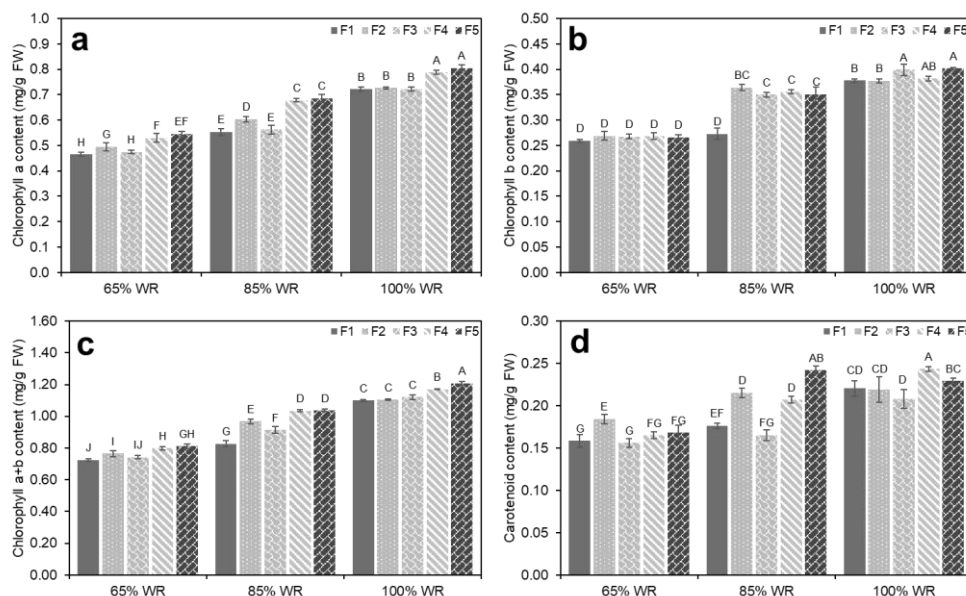
شکل ۲- مقایسه میانگین اثر متقابل سطح آبیاری و کود زیستی بر درصد کلنیزاسیون ریشه گندم (a). حروف مختلف نشان دهنده تفاوت معنی‌دار بین تیمارها در سطح احتمال ۵ درصد است. میله‌های خطا نشان دهنده انحراف معیار است. 65% WR، 85% WR و 100% WR به ترتیب بیانگر ۰/۶۵، ۰/۸۵ و ۰/۱۰۰ نیاز آبی گیاه است. F1: بدون کود زیستی، F2: باکتری *P. fluorescens* تولید کننده ACC-دامیناز، F3: باکتری *P. fluorescens* بدون توان تولید ACC-دامیناز، F4: قارچ AM به فرم مایع و F5: قارچ AM به فرم پودری. مشاهده ساختارهای قارچی در ریشه گیاه گندم در تیمارهای تلقیح شده با کود زیستی قارچی (b و c). فلش زرد نشان دهنده وزیکول و فلش قرمز نشان دهنده هیف‌های قارچی است.

نسبت به تیمار بدون کود زیستی شد ( $p < 0.05$ ). تلقیح گندم با هر دو فرم قارچ AM (F4 و F5) در هر سه سطح آبیاری موجب افزایش معنی‌دار مقدار کلروفیل a و کلروفیل کل نسبت به تیمار بدون کود زیستی (F1) و تیمارهای تلقیح باکتری (F2 و F3) شد ( $p < 0.05$ ، شکل ۳). در سطح آبیاری ۰/۸۵ نیاز آبی، بذرمال گندم با قارچ AM مایع (F4) و پودری (F5) به ترتیب موجب افزایش ۳۰ و ۲۸ درصدی کلروفیل b و ۱۸ و ۳۷ درصدی کاراتینوئید نسبت به تیمار بدون کود زیستی شد ( $p < 0.05$ ). همچنین در سطح آبیاری ۰/۱۰۰ نیاز آبی، قارچ

افزایش تنش خشکی موجب کاهش قابل توجه مقدار کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و کاراتینوئید شد. تیمار F2 در سطوح آبیاری ۰/۶۵ و ۰/۸۵ نیاز آبی گیاه به ترتیب موجب افزایش ۶/۵ و ۹ درصدی کلروفیل a، ۶ و ۱۷ درصدی کلروفیل کل و ۱۶ و ۲۲ درصدی کاراتینوئید برگ پرچم گندم نسبت به تیمار بدون کود زیستی شد ( $p < 0.05$ ) و در سطح ۰/۱۰۰ نیاز آبی گیاه اثری بر پارامترهای ذکر شده نداشت (شکل ۳). همچنین تیمار F3 در سطوح آبیاری ۰/۸۵ و ۰/۱۰۰ نیاز آبی به ترتیب موجب افزایش ۲۸ و ۶ درصدی مقدار کلروفیل b

زیستی شدند ( $p < 0.05$ , شکل ۳).

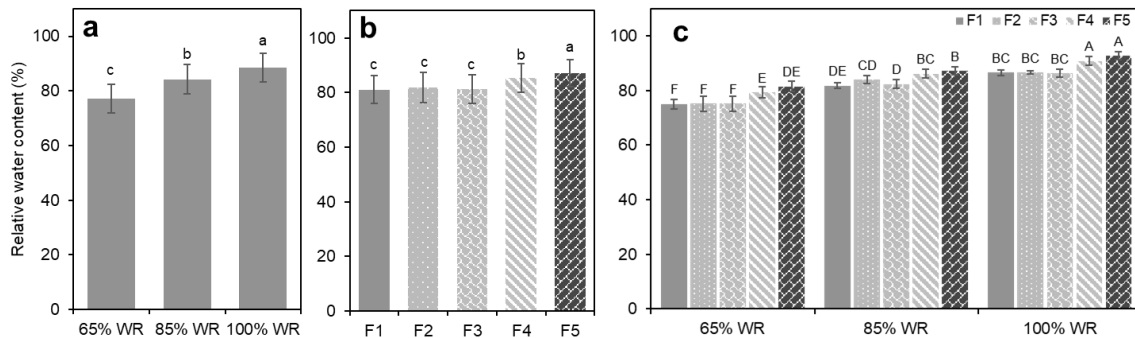
AM پودری موجب افزایش کلروفیل *b* و قارچ AM مایع موجب افزایش کاراتینوئید نسبت به تیمار بدون کود



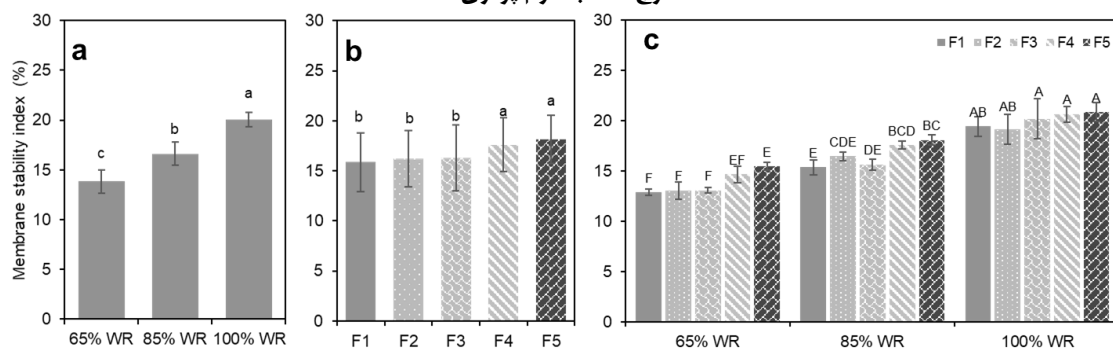
شکل ۳- مقایسه میانگین اثر متقابل سطح آبیاری و کود زیستی بر مقدار کلروفیل *a* (a)، کلروفیل *b* (b)، کلروفیل کل (c) و کاراتینوئید (d) برگ پرچم گیاه گندم. حروف مختلف نشان دهنده تفاوت معنی‌دار بین تیمارها در سطح احتمال ۵ درصد است. میله‌های خطا نشان دهنده انحراف معیار است. 65% WR، 85% WR و 100% WR به ترتیب بیانگر ۶۵٪، ۸۵٪ و ۱۰۰٪ نیاز آبی گیاه است. F1: بدون کود زیستی، F2: باکتری *P. fluorescens* تولید کننده ACC-دآمیناز، F3: باکتری *P. fluorescens* بدون توان تولید ACC-دآمیناز، F4: قارچ AM به فرم مایع و F5: قارچ AM به فرم پودری.

۷ درصدی مقدار RWC برگ پرچم نسبت به تیمار بدون کود زیستی شد ( $p < 0.05$ , شکل ۴c). باکتری *P. fluorescens* تولید کننده ACC-دآمیناز (F2) در تیمار تنش آبی ملایم موجب افزایش ۷ درصدی مقدار MSI نسبت به تیمار بدون کود زیستی شد ولی این افزایش از لحاظ آماری معنی‌دار نبود (شکل ۴c۵). بذرمال گندم با فرم مایع (F4) و پودری (F5) قارچ AM در تیمار تنش آبی شدید به ترتیب موجب افزایش ۱۴ و ۲۰ درصدی و در تیمار تنش آبی ملایم به ترتیب موجب افزایش ۱۴ و ۱۸ درصدی مقدار MSI نسبت به تیمار بدون کود زیستی شد ( $p < 0.05$ , شکل ۴c۵). کاربرد کودهای زیستی در تیمار آبیاری کامل هیچ گونه اثری بر مقدار MSI نداشتند.

مقایسه میانگین اثر اصلی سطوح آبیاری نشان دهنده کاهش مقدار RWC و MSI با افزایش سطح تنش خشکی بود ( $p < 0.05$ , شکل ۴a و ۴a۵). همچنین اثر اصلی نوع کود زیستی نشان داد که در بین کودهای زیستی مورد استفاده، تنها تلقیح گندم با هر دو فرم قارچ AM (F4 و F5) موجب افزایش مقدار RWC و MSI شد ( $p < 0.05$ , شکل ۴b و ۴b۵). به طور کلی فرم پودری قارچ AM (F5) موجب افزایش بیشتر مقدار RWC و MSI نسبت به فرم مایع (F4) شد ولی این اختلاف تنها برای پارامتر RWC معنی‌داری بود. تلقیح گندم با فرم مایع (F4) و پودری (F5) قارچ AM در تیمار تنش آبی شدید به ترتیب موجب افزایش ۶ و ۸/۵ درصدی، در تیمار تنش آبی ملایم موجب افزایش ۵ و ۷ درصدی و در تیمار آبیاری کامل موجب افزایش ۵ و



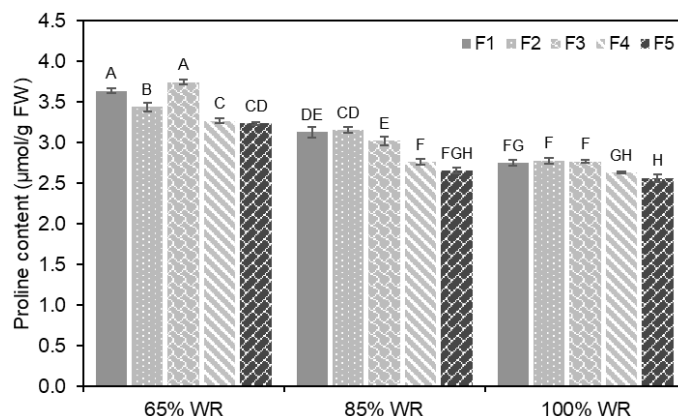
شکل ۴- مقایسه میانگین اثر اصلی سطح آبیاری (a)، کود زیستی (b) و اثر متقابل آنها (c) بر محتوای نسبی آب برگ پرچم گیاه گندم. حروف مختلف نشان دهنده تفاوت معنی‌دار بین تیمارها در سطح احتمال ۵ درصد است. میله‌های خطا نشان دهنده انحراف معیار است. 65% WR، 85% WR و 100% WR به ترتیب بیانگر ۶۵٪، ۸۵٪ و ۱۰۰٪ نیاز آبی گیاه است. F1: بدون کود زیستی، F2: باکتری *P. fluorescens* تولید کننده ACC-دامیناز، F3: باکتری *P. fluorescens* بدون توان تولید ACC-دامیناز، F4: قارچ AM به فرم مایع و F5: قارچ AM به فرم پودری.



شکل ۵- مقایسه میانگین اثر اصلی سطح آبیاری (a)، کود زیستی (b) و اثر متقابل آنها (c) بر شاخص پایداری غشاء برگ پرچم گیاه گندم. حروف مختلف نشان دهنده تفاوت معنی‌دار بین تیمارها در سطح احتمال ۵ درصد است. میله‌های خطا نشان دهنده انحراف معیار است. 65% WR، 85% WR و 100% WR به ترتیب بیانگر ۶۵٪، ۸۵٪ و ۱۰۰٪ نیاز آبی گیاه است. F1: بدون کود زیستی، F2: باکتری *P. fluorescens* تولید کننده ACC-دامیناز، F3: باکتری *P. fluorescens* بدون توان تولید ACC-دامیناز، F4: قارچ AM به فرم مایع و F5: قارچ AM به فرم پودری.

۱۲ تا ۱۵ درصد و ۴ تا ۷ درصدی مقدار پرولین برگ پرچم نسبت به تیمار بدون کود زیستی شد ( $p < 0.05$ ) (شکل ۶). اگرچه در هر سه سطح آبیاری فرم پودری قارچ AM (F5) موجب کاهش بیشتر مقدار پرولین نسبت به فرم مایع (F4) شد ولی این دو فرم قارچ از لحاظ آماری با هم اختلاف معنی‌داری نداشتند.

کاهش سطح آبیاری از ۱۰۰٪ به ۶۵٪ نیاز آبی گیاه، موجب افزایش مقدار پرولین برگ پرچم گندم شد (شکل ۶). در بین دو کود زیستی باکتریایی فقط تیمار F2 در شرایط تنش آبی شدید موجب کاهش ۵ درصدی مقدار پرولین شد ( $p < 0.05$ ). بذرمال گندم با قارچ‌های AM (F4 و F5) در سطوح رطوبتی ۶۵٪، ۸۵٪ و ۱۰۰٪ نیاز آبی گیاه به ترتیب موجب کاهش ۱۰ تا ۱۱ درصد،



شکل ۶- مقایسه میانگین اثر متقابل سطح آبیاری و کود زیستی بر مقدار پرولین برگ پرچم گیاه گندم. حروف مختلف نشان دهنده تفاوت معنی‌دار بین تیمارها در سطح احتمال ۵ درصد است. میله‌های خطا نشان دهنده انحراف معیار است. 65% WR، 85% WR و 100% WR به ترتیب بیانگر ۶۵٪، ۸۵٪ و ۱۰۰٪ نیاز آبی گیاه است. F1: بدون کود زیستی، F2: باکتری *P. fluorescens* تولید کننده ACC-دآمیناز، F3: باکتری *P. fluorescens* بدون تولید ACC-دآمیناز، F4: قارچ AM به فرم مایع و F5: قارچ AM به فرم پودری.

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر اصلی سطح آبیاری، نوع کود زیستی و اثر متقابل آنها بر فعالیت آنزیم‌های بتا-گلوکوسیداز، فسفاتاز اسیدی و فسفاتاز قلیایی خاک ریزوسفر در سطح ۱ درصد معنی‌دار بود (جدول ۲).

جدول ۲- نتایج تجزیه واریانس فعالیت‌های آنزیمی خاک ریزوسفر گندم

میانگین مربعات				منابع تغییرات
آنزیم بتا-گلوکوسیداز	آنزیم فسفاتاز قلیایی	آنزیم فسفاتاز اسیدی	درجه آزادی	
۱۳۹۶ <sup>ns</sup>	۲۷۲ <sup>*</sup>	۴۶/۱۶ <sup>**</sup>	۲	تکرار
۵۰۶۴۱۵ <sup>**</sup>	۲۱۴۹۸ <sup>**</sup>	۱۴۰۸ <sup>**</sup>	۲	آبیاری
۱۷۸	۱۳/۳۳	۹/۸۷	۴	خطای a
۱۰۲۲۵۹ <sup>**</sup>	۱۳۸۶ <sup>**</sup>	۶۱/۸۹ <sup>**</sup>	۴	کود زیستی
۲۴۲۸۱ <sup>**</sup>	۱۰۶۸ <sup>**</sup>	۱۱۳ <sup>**</sup>	۸	آبیاری × کود زیستی
۵۰۲	۵۱/۴۵	۲/۶۹	۲۴	خطای b

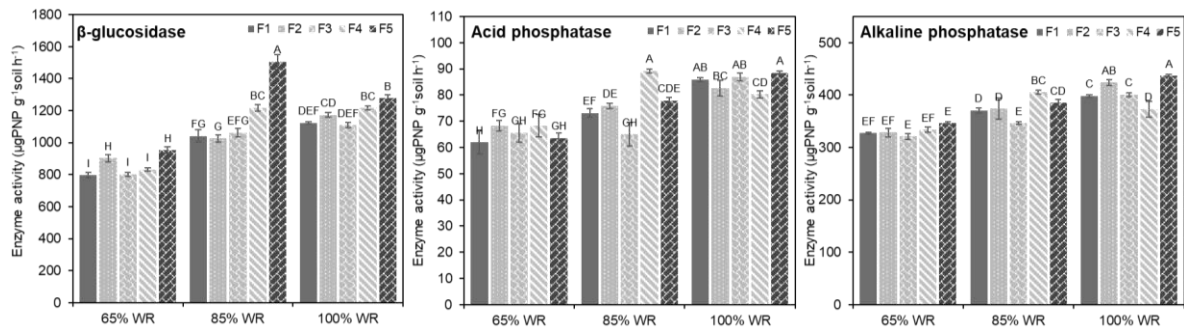
ns، \*\* و \* به ترتیب بدون اختلاف معنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۵ درصد و ۱ درصد.

گلوکوسیداز و فرم مایع قارچ AM (F4) موجب افزایش ۱۰ درصدی فعالیت آنزیم فسفاتاز اسیدی نسبت به تیمار بدون کود زیستی شد ( $p < 0.05$ ). تیمار F4 در سطح آبیاری ۸۵٪ نیاز آبی به ترتیب موجب افزایش ۲۲، ۹ و ۱۷ درصدی فعالیت آنزیم‌های فسفاتاز اسیدی، فسفاتاز قلیایی و بتا-گلوکوسیداز؛ و در سطح آبیاری ۱۰۰٪ نیاز آبی تنها موجب افزایش ۸ درصدی فعالیت بتا-گلوکوسیداز نسبت به تیمار بدون کود زیستی شد در حالی که فعالیت آنزیم‌های فسفاتاز را کاهش داد ( $p < 0.05$ ، شکل ۷). در تنش آبی ملایم، مقدار فعالیت آنزیم بتا-گلوکوسیداز در تیمار F5 تقریباً ۴۴ درصد بیشتر از تیمار بدون کود زیستی بود ( $p < 0.05$ ). همچنین در آبیاری کامل، مقدار

به طور کلی کاهش مقدار آب آبیاری موجب کاهش قابل توجه فعالیت‌های آنزیمی خاک ریزوسفر شد (شکل ۷). تیمار F3 نه تنها موجب افزایش فعالیت آنزیمی نشد بلکه در سطح آبیاری ۸۵٪ نیاز آبی به ترتیب موجب کاهش ۷ و ۱۱ درصدی فعالیت آنزیم فسفاتاز قلیایی و اسیدی نسبت به تیمار بدون کود زیستی شد ( $p < 0.05$ ، شکل ۷). در مقابل تیمار F2 یا باکتری *P. fluorescens* تولید کننده ACC-دآمیناز در شرایط تنش آبی شدید موجب افزایش ۱۰ و ۱۳ درصدی فعالیت فسفاتاز اسیدی و بتا-گلوکوسیداز نسبت به تیمار بدون کود زیستی شد ( $p < 0.05$ ، شکل ۷). در سطح ۶۵٪ نیاز آبی، فرم پودری قارچ AM (F5) موجب افزایش ۲۰ درصدی فعالیت آنزیم بتا-

تنش آبی شدید و ملایم و در افزایش فعالیت تمام آنزیم‌های مورد بررسی در تیمار آبیاری کامل داشت. با این حال فرم مایع (F4) در شرایط تنش آبی ملایم موجب افزایش بیشتر فعالیت آنزیم‌های فسفاتاز اسیدی و قلیایی خاک نسبت به فرم پودری (F5) شد (شکل ۷).

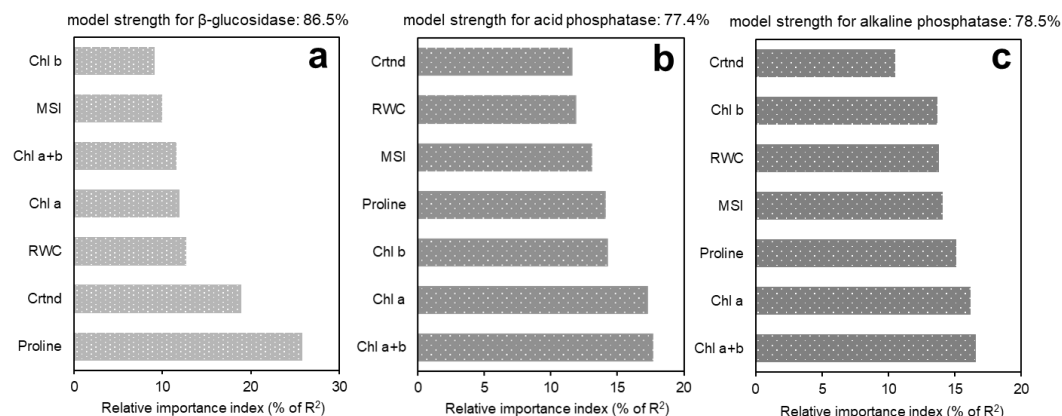
فعالیت آنزیم بتا-گلوکوسیداز و فسفاتاز قلیایی در تیمار F5 به ترتیب ۱۴ و ۱۰ درصد بیشتر از تیمار بدون کود زیستی بود ( $p < 0.05$ ، شکل ۷). به طور کلی فرم پودری قارچ AM (F5) نسبت به فرم مایع آن (F4) کارایی بیشتری در افزایش فعالیت بتا-گلوکوسیداز در شرایط



شکل ۷- مقایسه میانگین اثر متقابل سطح آبیاری و کود زیستی بر فعالیت آنزیم‌های بتا-گلوکوسیداز، فسفاتاز اسیدی و قلیایی خاک ریزوسفر. حروف مختلف نشان دهنده تفاوت معنی‌دار بین تیمارها در سطح احتمال ۵ درصد است. میله‌های خطا نشان دهنده انحراف معیار است. 65% WR، 85% WR و 100% WR به ترتیب بیانگر ۶۵٪، ۸۵٪ و ۱۰۰٪ نیاز آبی گیاه است. F1: بدون کود زیستی، F2: باکتری *P. fluorescens* تولید کننده ACC-دامیناز، F3: باکتری *P. fluorescens* بدون توان تولید ACC-دامیناز، F4: قارچ AM به فرم مایع و F5: قارچ AM به فرم پودری.

ترتیب با اهمیت نسبی برابر با ۱۷/۷٪ و ۱۷/۳٪ بیشترین تاثیر را بر مقدار فعالیت آنزیم فسفاتاز اسیدی خاک داشتند (شکل ۸a). در مورد آنزیم فسفاتاز قلیایی نیز، مقدار کلروفیل کل و کلروفیل a به ترتیب با اهمیت نسبی برابر با ۱۶/۶٪ و ۱۶/۲٪ مهمترین ویژگی‌های موثر بودند (شکل ۸c).

مدل رگرسیون خطی گام به گام نشان داد که در بین ویژگی‌های بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی برگ پرچم گیاه گندم، مقدار پرولین و کاراتینوئید به ترتیب با شاخص اهمیت نسبی ۲۵/۸٪ و ۱۸/۹٪ مهمترین متغیرهای کلیدی تاثیرگذار بر فعالیت آنزیم بتا-گلوکوسیداز خاک بودند (شکل ۸a). همچنین مقدار کلروفیل کل و کلروفیل a به



شکل ۸- شاخص اهمیت نسبی ویژگی‌های بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی برگ پرچم گندم بر مقدار فعالیت آنزیم بتا-گلوکوسیداز (a)، فسفاتاز اسیدی (b) و فسفاتاز قلیایی (c) خاک ریزوسفر. Proline: پرولین؛ Crtnnd: کاراتینوئید؛ RWC: محتوای نسبی آب برگ؛ Chl a: کلروفیل a؛ Chl a+b: کلروفیل a+b؛ MSI: شاخص پایداری غشاء؛ Chl b: کلروفیل b.

فعالیت‌های آنزیمی ریزوسفر را تحت تاثیر قرار داد. کاهش مقدار آب آبیاری موجب کاهش رنگدانه‌های فتوسنتزی شامل کلروفیل a، کلروفیل b و کاراتینوئید شد

تنش خشکی به طور قابل توجهی ویژگی‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی برگ پرچم گیاه گندم و

## بحث

خشکی، با بسته شدن روزنه‌ها همراه است که به نوبه خود ناشی از تجمع اسید آبسزیک تولید شده در ریشه‌ها تحت تنش خشکی و تجمع در سلول‌های نگهبان است (چاوز و همکاران، ۲۰۰۳؛ خان و همکاران، ۲۰۰۷). بسته شدن روزنه‌ها در اثر تنش خشکی مانع از جذب CO<sub>2</sub> توسط گیاه شده و فعالیت فتوسنتزی را کاهش می‌دهد (فلکساس و همکاران، ۲۰۰۴). در بین کودهای زیستی مورد بررسی، تنها هر دو فرم قارچ AM (تیمارهای F4 و F5) موجب افزایش معنی‌دار RWC شد (شکل b<sup>۴</sup> و c<sup>۴</sup>). افزایش RWC در حضور قارچ‌های AM به بهبود جذب آب به دلیل گسترش هیف‌های قارچی در خاک، معماری بهتر ریشه و افزایش فعالیت ریشه به دلیل کلینزاسیون با قارچ‌های AM نسبت داده می‌شود (اوگی، ۲۰۰۱؛ وو و همکاران، ۲۰۱۳). این موضوع می‌تواند تاثیر بیشتر کودهای زیستی قارچی نسبت به کودهای زیستی باکتریایی در تاثیر مثبت بر مقدار RWC را توضیح دهد. علاوه بر این، قارچ‌های AM تجمع هورمون‌های مختلف از جمله اسید آبسزیک، اسید جاسمونیک و استریگولاکتون‌ها<sup>۱۱</sup> را تغییر می‌دهد که RWC بالاتر را تحت تنش خشکی حفظ می‌کنند (فرناندز-لیزارازو و مورنو-فونسکا، ۲۰۱۶). همچنین، افزایش سطح اسید آبسزیک در گیاه به عنوان یک ضد تعرق عمل می‌کند، که از دست دادن آب با بسته شدن روزنه‌ها را کاهش می‌دهد و از این طریق به حفظ رطوبت گیاه تحت تنش خشکی کمک می‌کند (موهانتا و همکاران، ۲۰۱۷؛ اگامبردیوا و همکاران، ۲۰۱۸).

کاهش سطح آبیاری از ۱۰۰٪ به ۸۵٪ و ۶۵٪

نیاز آبی گیاه موجب کاهش ۸ و ۳۱ درصدی مقدار MSI شد که این نشان دهنده تنش اکسیداتیو ناشی از حضور ROSها است (شکل a<sup>۵</sup>). یکی از آسیب‌های اصلی ناشی از تنش اکسیداتیو پراکسیداسیون لیپیدی است (گیل و توتجا، ۲۰۱۰؛ شارما و همکاران، ۲۰۱۲). پراکسیداسیون لیپیدهای غشا معمولاً غشاها را ضعیف می‌کند و باعث

(شکل ۳). دلیل کاهش کلروفیل در برگ پرچم ممکن است تخریب کلروفیل به طور مستقیم ناشی از تنش خشکی باشد (یانگ و همکاران، ۲۰۲۱). به نظر می‌رسد که تولید گونه‌های فعال اکسیژن (ROS<sup>۱۰</sup>) مانند O<sub>2</sub> و H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> در شرایط تنش خشکی منجر به افزایش فعالیت کلروفیلاز و پرواکسیدازها و در نتیجه تجزیه کلروفیل شده است (نمروری و همکاران، ۱۳۹۲). نتایج نشان دهنده تاثیر مثبت کودهای زیستی مورد بررسی بر مقدار رنگدانه‌های فتوسنتزی برگ پرچم گیاه گندم بود (شکل ۳). مقدار بیشتر کلروفیل تحت تنش کمبود آب در گیاهان تلقیح شده با کودهای زیستی ممکن است به دلیل سنتز بیشتر رنگدانه‌های فتوسنتزی از طریق هدایت روزنه‌ای بیشتر، افزایش سطح فتوسنتزی، کاهش تشکیل ROSها و کاهش فعالیت آنزیم‌های کلروفیلاز یا همچنین از طریق افزایش جذب آب و عناصر غذایی باشد (ویواس و همکاران، ۲۰۰۳؛ هاشم و همکاران، ۲۰۱۶؛ الویی و همکاران، ۲۰۱۷؛ شیرمحمدی و همکاران، ۲۰۲۰؛ خان و همکاران، ۲۰۲۲). به هر حال در تیمارهای تلقیح شده با باکتری *P. fluorescens* تولید کننده ACC-دآمیناز (تیمار F2)، احتمالاً طولانی‌تر شدن چرخه رشد و در نتیجه سبز ماندن بیشتر و تاخیر در پیری ممکن است دلیل اصلی افزایش غلظت کلروفیل باشد که این خود می‌تواند به دلیل کاهش تولید اتیلن در نتیجه تلقیح با این نوع از باکتری‌ها باشد (الترابیلی و یوسف، ۲۰۱۱؛ الترابیلی و همکاران، ۲۰۱۹؛ زارعی و همکاران، ۲۰۲۰). کارایی بیشتر کودهای زیستی قارچی (تیمارهای F4 و F5) نسبت به کودهای زیستی باکتریایی (تیمارهای F2 و F3) در افزایش رنگدانه‌های فتوسنتزی احتمالاً به توانایی بیشتر این قارچ‌ها در جذب آب و عناصر غذایی و بهبود محتوای نسبی آب گیاه که موجب افزایش هدایت روزنه‌ای و تثبیت بیشتر CO<sub>2</sub> می‌شود مربوط باشد (شکل ۳).

مقدار RWC برگ با کاهش مقدار آب آبیاری کاهش یافت (شکل a<sup>۴</sup>). کاهش مقدار RWC در اثر تنش

<sup>11</sup> Strigolactones

<sup>10</sup> Reactive Oxygen Species

زیستی در کاهش اثرات منفی خشکی بر روی گیاه و افزایش تحمل به خشکی گیاه گندم است که در راستای پژوهش‌های گذشته بود (وو و شیا، ۲۰۰۶؛ جوان قلیلو و همکاران، ۲۰۱۹؛ الیاسپور و همکاران، ۲۰۲۰؛ آشا و همکاران، ۲۰۲۱؛ پائول و همکاران، ۲۰۲۲). این نتایج پیشنهاد می‌کند که افزایش تحمل به خشکی گندم در تیمارهای F2، F4 و F5 احتمالاً ناشی از افزایش پرولین نیست و عوامل دیگری در این فرآیند نقش دارند (وو و شیا، ۲۰۰۶). با این حال، باید به این نکته توجه کرد که قارچ‌های AM علاوه بر تاثیری که بر مقدار پرولین برگ دارند می‌توانند تجمع اسمولیت‌های دیگر مانند گلاسیسین بتائین و ترکیبات قندی محلول را نیز افزایش دهند و از این طریق پتانسیل اسمزی را کاهش و منجر به افزایش پایداری پروتئین و غشاء سلولی در شرایط تنش خشکی شوند (تانگ و همکاران، ۲۰۲۲).

کاهش مقدار آب آبیاری یا تنش خشکی به شدت فعالیت بتا-گلوکوسیداز، فسفاتاز اسیدی و فسفاتاز قلیایی ریزوسفر را کاهش داد (شکل ۷). تنش خشکی می‌تواند مستقیماً از طریق افزایش تنش اسمزی بر روی سلول‌های میکروبی و ریشه موجب مرگ سلول‌ها و در نتیجه کاهش فعالیت میکروبی و آنزیمی شود (استارک و فایراستون، ۱۹۹۵؛ ترنر و همکاران، ۲۰۰۳). همچنین تنش خشکی به طور غیرمستقیم از طریق کاهش فعالیت فتوسنتزی گیاه موجب کاهش تخصیص کربن جذب شده به ریشه و ترشحات ریشه می‌شود و در نتیجه می‌تواند فعالیت‌های میکروبی خاک را کاهش دهد (هولز و همکاران، ۲۰۱۸؛ استازل و همکاران، ۲۰۲۲). نتایج آنالیز رگرسیون گام به گام نیز نشان داد که مقدار رنگدانه‌های فتوسنتزی (کلروفیل  $a$ ، کلروفیل  $a+b$  و کاراتینوئید) مهمترین ویژگی‌های موثر بر فعالیت‌های آنزیمی خاک بودند که بیانگر تاثیر مثبت فعالیت فتوسنتزی گیاه بر فعالیت‌های میکروبی خاک است (شکل ۸). کاهش فعالیت آنزیمی در اثر تنش خشکی موجب کاهش تجزیه ماده آلی خاک و معدنی شدن عناصر غذایی و جذب آنها

نشد مواد معدنی و سایر متابولیت‌های مهم سلولی از سلول شده و در نتیجه منجر به مرگ سلول می‌شود (باجی و همکاران، ۲۰۰۲؛ گیل و توتجا، ۲۰۱۰). غشای سلولی هدف اولیه بسیاری از تنش‌های محیطی است. به طور کلی، حفظ پایداری غشای سلولی در شرایط تنش خشکی یکی از مؤلفه‌های اصلی تحمل به تنش در گیاهان است (دست‌برهان و قاسمی گلزانی، ۲۰۱۵؛ ابوباتا، ۲۰۱۹). در این پژوهش تنها تلقیح گندم با هر دو فرم قارچ AM (تیمارهای F4 و F5) در شرایط تنش آبی ملایم و شدید موجب افزایش پایداری غشای سلولی شد (شکل b5 و c5). بلترانو و همکاران (۲۰۰۸) و یقینی و همکاران (۱۳۹۹) گزارش کردند که تلقیح گندم با قارچ‌های AM موجب افزایش پایداری غشای سلولی و کاهش تنش الکترولیت‌ها می‌شود. قارچ‌های AM از طریق تنظیم فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و همچنین تنظیم بیان ژن‌های دخیل در آنها و در نتیجه حذف ROSها به افزایش پایداری غشای سلول کمک می‌کند (تانگ و همکاران، ۲۰۲۲).

نتایج نشان داد که با کاهش مقدار آب آبیاری مقدار پرولین برگ پرچم گندم افزایش پیدا کرد (شکل ۶). تولید زیستی و تجمع اسمولیت‌ها از قبیل پرولین در شرایط تنش خشکی، مسئول حذف ROSها، تنظیم تعادل پتانسیل ردکس سلولی، تنظیم فشار اسمزی، تنظیم pH سلول، محافظت از پروتئین و آنزیم‌ها و تثبیت غشاء است (لیانگ و همکاران، ۲۰۱۳؛ یانگ و همکاران، ۲۰۲۱). پژوهش‌های مختلف افزایش مقدار پرولین را در حضور کودهای زیستی از قبیل باکتری‌های PGPR و قارچ‌های AM در شرایط تنش خشکی گزارش کرده‌اند (شیرمحمدی و همکاران، ۲۰۲۰؛ ویکرام و همکاران، ۲۰۲۲؛ یعقوبی خانقاهی و همکاران، ۲۰۲۲). با این وجود در این مطالعه کاربرد باکتری *P. fluorescens* تولید کننده ACC-دآمیناز (F2) در تنش خشکی شدید و هر دو فرم قارچ AM (F4 و F5) موجب کاهش مقدار پرولین برگ پرچم شد (شکل ۶) که نشان دهنده اثر مثبت کودهای

توسط گیاه می‌شود که این خود می‌تواند رشد گیاه را کاهش دهد (حسینی و همکاران، ۲۰۲۲).

نتایج پژوهش حاضر نشان داد که تلقیح گندم با باکتری *P. fluorescens* تولید کننده ACC-دآمیناز (تیمار F2) تنها در شرایط تنش آبی شدید موجب افزایش فعالیت فسفاتاز اسیدی و بتا-گلوکوسیداز خاک شد (شکل ۶). این افزایش می‌تواند ناشی از افزایش جمعیت این باکتری در ریزوسفر گندم در نتیجه رشد بهتر گیاه در این تیمار باشد (ویکرام و همکاران، ۲۰۲۲). در واقع رشد بهتر گیاه یا عملکرد زیستی بیشتر گیاه گندم در تیمار تلقیح با باکتری *P. fluorescens* تولید کننده ACC-دآمیناز (نتایج نشان داده نشده است) احتمالاً از طریق افزایش ترشحات ریشه و متعاقباً افزایش جمعیت میکروبی ریزوسفر موجب افزایش فعالیت فسفاتاز اسیدی و بتا-گلوکوسیداز در ریزوسفر شده است. ماتو و همکاران (۲۰۲۱) گزارش کردند که کاربرد کودهای زیستی از جمله باکتری *P. fluorescens* موجب افزایش جمعیت باکتری‌های مفید به ویژه باکتری‌های موثر در چرخه کربن و نیتروژن می‌شوند. به طور کلی تلقیح گندم با هر دو فرم قارچ AM (تیمارهای F4 و F5) فعالیت‌های آنزیمی ریزوسفر را در هر سه سطح آبیاری نسبت به تیمارهای کود زیستی باکتریایی و بدون کود زیستی افزایش داد (شکل ۷). همزیستی گیاه با قارچ‌های AM از مسیرهای مختلفی می‌تواند فعالیت‌های آنزیمی ریزوسفر را افزایش دهد. جذب سریع فسفر توسط ریشه گیاه میزبان قارچ منجر به تخلیه فسفر در ریزوسفر و افزایش ترشح آنزیم‌های فسفاتاز توسط ریشه گیاه، هیف‌های قارچی و ریزجانداران ریزوسفر می‌شود (شن و همکاران، ۲۰۱۱؛ هوانگ و همکاران، ۲۰۲۲). همچنین قارچ‌های AM فعالیت آنزیمی ریزوسفر را از طریق تحریک احتمالی باکتری‌ها، قارچ‌ها یا ریشه‌های گیاه افزایش می‌دهند (هوانگ و همکاران، ۲۰۲۲). تقاضای کربن توسط قارچ‌های AM به منظور توسعه انشعابات و توسعه هیف‌های قارچی موجب افزایش ترشحات ریشه

گیاه از قبیل کربوهیدرات‌ها و سلول‌های کلاهیک ریشه می‌شود که متعاقباً تولید آنزیم بتا-گلوکوسیداز توسط باکتری‌ها یا قارچ‌ها را افزایش می‌دهد (پاتان و همکاران، ۲۰۱۷). علاوه بر این، گلومالین تولید شده توسط قارچ‌های AM حاوی کربن است که فعالیت بتا-گلوکوسیداز را افزایش می‌دهد (ریلیگ و همکاران، ۲۰۰۱).

نتایج آنالیز رگرسیون گام به گام نشان داد که کلروفیل کل، کلروفیل *a* و پرولین در برگ پرچم گندم مهمترین ویژگی‌های تاثیرگذار بر فعالیت آنزیمی خاک بودند (شکل ۸). در واقع افزایش رنگدانه‌های فتوسنتزی و کاهش پرولین در برگ پرچم گیاه گندم در حضور باکتری *P. fluorescens* تولید کننده ACC-دآمیناز (F2) و کودهای زیستی قارچی (تیمار F4 و F5) احتمالاً از طریق بهبود رشد گیاه و افزایش ترشحات ریشه و متعاقباً افزایش جمعیت میکروبی ریزوسفر موجب افزایش فعالیت آنزیم‌های فسفاتاز و بتا-گلوکوسیداز در ریزوسفر شده است (گویونت و همکاران، ۲۰۱۸؛ مورر و همکاران، ۲۰۱۸؛ دوان و همکاران، ۲۰۲۴). افزایش فعالیت آنزیمی خاک منجر به افزایش تجزیه ماده آلی خاک و معدنی شدن عناصر غذایی می‌شود که این به نوبه خود می‌تواند سبب بهبود ویژگی‌های رشدی گیاه شود. این نتایج نشان می‌دهد یک بازخورد مثبت بین فعالیت‌های آنزیمی خاک و ویژگی‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی برگ پرچم گیاه گندم در حضور کودهای زیستی به ویژه قارچ‌های AM وجود دارد. به این صورت که بهبود در هر یک از این ویژگی‌ها می‌تواند موجب بهبود دیگری شود.

بین دو قارچ AM مورد مطالعه، فرم پودری قارچ AM (F5) نسبت به فرم مایع آن (F4) بیشترین کارایی را در بهبود ویژگی‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاه گندم و افزایش فعالیت‌های آنزیمی خاک داشت. کارایی بیشتر فرم پودری یا تیمار F5 نسبت به فرم مایع یا تیمار F4 احتمالاً به دلیل کارایی بیشتر این تیمار در کلونیزه کردن ریشه (شکل ۲) و همچنین تنوع قارچ‌های



نسبت به فرم جامد آن اسپورهای کمتری تولید کرد و موجب کلنیزاسیون کمتر ریشه گیاه تره فرنگی شد.

### نتیجه‌گیری

نتایج پژوهش حاضر نشان داد که در بین کودهای زیستی باکتریایی، تنها کاربرد باکتری *P. fluorescens* تولید کننده ACC-دآمیناز در شرایط تنش آبی شدید توانست از طریق کاهش سطح اتیلن تنشی، موجب افزایش مقدار رنگدانه‌های فتوسنتزی، کاهش پرولین و افزایش فعالیت‌های آنزیمی خاک شود. با این حال، کاربرد کودهای زیستی قارچی در تمام ویژگی‌های مورد بررسی، کارایی بیشتری نسبت به کودهای زیستی باکتریایی داشتند که نشان دهنده مطلوبیت بهتر این کودها برای شرایط اقلیمی ایران به ویژه شهر مشهد است. کودهای زیستی قارچی در هر سه سطح آبیاری موجب افزایش رنگدانه‌های فتوسنتزی، افزایش پایداری غشاء سلولی، افزایش محتوای نسبی آب برگ، کاهش مقدار پرولین و همچنین بهبود فعالیت‌های آنزیمی خاک شدند. همچنین نتایج ما نشان داد که حضور گونه‌های قارچی مختلف و حالت فیزیکی جامد فرم پودری قارچ *AM* منجر به کارایی بیشتر این فرمولاسیون نسبت به فرم مایع آن در کاهش اثرات منفی تنش خشکی در گیاه گندم شد. مقدار رنگدانه‌های فتوسنتزی و پرولین مهمترین ویژگی‌های موثر بر فعالیت‌های آنزیمی خاک بودند. این نتایج پیشنهاد می‌کند که بهبود فعالیت فتوسنتزی و افزایش مقاومت به خشکی گیاه در اثر کاربرد کودهای زیستی به ویژه قارچ‌های *AM* می‌تواند به بهبود ویژگی‌های زیستی خاک در شرایط تنش خشکی کمک کند. از طرفی افزایش فعالیت‌های آنزیمی خاک در اثر کاربرد کودهای زیستی بازخوردی مثبت بر بهبود ویژگی‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاه و افزایش مقاومت به خشکی گندم دارد.

استفاده شده در آن باشد. فرم پودری قارچ *AM* ترکیبی از سه گونه قارچی *Rhizophagus irregularis*، *Claroideoglobus* و *Funneliformis mosseae etunicatum* بود در حالی که فرم مایع فقط شامل قارچ *Rhizophagus irregularis* بود. کارایی بیشتر مایه تلقیح حاوی ترکیبی از گونه‌های مختلف قارچ *AM* نسبت به یک گونه قارچ منفرد در کلونیزه کردن ریشه توسط پژوهش‌های مختلف نشان داده شده است (روشا و همکاران، ۲۰۱۹a؛ پونز و مولر، ۲۰۲۲؛ مجیدی و رجالی، ۱۴۰۲). پژوهش‌های گذشته نشان دادند که مایه تلقیح حاوی چندین گونه قارچ *AM* نسبت به مایه تلقیح حاوی یک گونه قارچ *AM* می‌تواند توانایی فتوسنتزی و جذب عناصر غذایی بیشتری را در گیاهان القاء کند، بنابراین منجر به بهبود بیشتر عملکرد گیاه می‌شود (اورتاس و اوستونر، ۲۰۱۴؛ چن و همکاران، ۲۰۱۷؛ کراسای و همکاران، ۲۰۱۹؛ پریهر و همکاران، ۲۰۲۰؛ پلگرینو و همکاران، ۲۰۲۲). این موضوع به این دلیل است که مایه تلقیح حاوی گونه‌های قارچی مختلف نسبت به مایه تلقیح حاوی یک گونه قارچی، خدمات اکوسیستمی مختلفی را برای گیاه فراهم می‌کند (پلگرینو و همکاران، ۲۰۲۲). علاوه بر این گزارش شده است که مایه تلقیح‌های پودری برای بذرمال گیاهان علفی مانند گندم و جو بیشترین کارایی را دارند، زیرا بافت خاص این بذرها موجب چسبندگی بهتر پودر مایه تلقیح به آنها می‌شود (روشا و همکاران، ۲۰۱۹b؛ باسیرو و همکاران، ۲۰۲۱). از سوی دیگر، مایه تلقیح‌های مایع اغلب برای بذرها با سطح صاف مانند ذرت، لوبیا و یونجه ایده‌آل هستند زیرا چسبندگی مناسبی ایجاد می‌کنند (باسیرو و همکاران، ۲۰۲۱). همچنین کالوت و همکاران (۲۰۱۳) گزارش کردند که فرم مایع قارچ *Rhizophagus irregularis*

## فهرست منابع

- [۱] بشارتی، ح. ۱۴۰۱. باکتری‌های محرک رشد گیاه و کاربرد آنها در کشاورزی. زیست شناسی خاک، ۱۰(۲): ۱۳۵-۱۶۲.
- [۲] پوربابایی، الف.ع.، بهمنی، الف.، علیخانی، ح.، امامی، س. ۱۴۰۰. بررسی تأثیر باکتری‌های مولد آنزیم ACC دامیناز و شوری خاک بر شاخص‌های رشدی و تغذیه‌ای گندم. زیست شناسی خاک، ۹(۱): ۱-۱۴.
- [۳] صالحی، م.، فرامرزی، ع.، فربودی، م.، محبعلی پور، ن.، اجلی، ح. ۱۴۰۰. مطالعه اثر *Funneliformis mosseae* و *Pseudomonas fluorescens* بر برخی از مولفه‌های رشدی و تغذیه‌ای گیاه ماش (*Vigna radiata* L. Wilczek) تحت تنش خشکی در شرایط گلخانه‌ای. زیست شناسی خاک، ۹(۱): ۷۳-۸۴.
- [۴] ناصری، ر.، براری، م.، زارع، م.ج.، خاوازی، ک.، و طهماسبی، ز. ۱۳۹۶. اثر باکتری‌های افزایش‌دهنده رشد و قارچ میکوریزا بر رشد و عملکرد گندم در شرایط دیم. زیست شناسی خاک، ۵(۱): ۴۹-۶۶.
- [۵] نمروری، م.، فتحی، ق.الف.، بخشنده، ع.الف.، قرینه، م.ح.، و جعفری، س. ۱۳۹۲. تأثیر تنش خشکی و کودهای زیستی و شیمیایی روی میزان کلروفیل برگ پرچم گندم و همبستگی آن با عملکرد دانه. نشریه تولید و فرآوری محصولات زراعی و باغی، ۳(۱۰): ۷۹-۸۷.
- [۶] محمدی اشکفتکی، م.، رجالی، ف. ۱۴۰۰. بررسی تأثیر همزیستی میکوریزی بر خصوصیات رشدی و کلنیزاسیون پایه‌های متداول بادام در شرایط مطلوب و تنش کم آبی. زیست شناسی خاک، ۹(۱): ۱۵-۲۸.
- [۷] مجیدی، ع.، رجالی، ف. ۱۴۰۲. تأثیر همزیستی میکوریزی و برگ پاشی گلاسیسین بتائین بر برخی صفات زراعی گندم دیم در خاک‌های آهکی. تحقیقات آب و خاک ایران، ۵۴، ۲۸۱-۲۹۷.
- [۸] یقینی، ف.، سیدشرفی، ر.، و نریمانی، ح. ۱۳۹۹. تأثیر کاربرد آبیاری تکمیلی و کودهای زیستی بر عملکرد، محتوای کلروفیل، سرعت و طول دوره پر
- شدن دانه گندم دیم. پژوهش‌های زراعی ایران، ۱۸(۱): ۱۰۱-۱۰۹.
- [9] Abobatta, W.F., 2019. Drought adaptive mechanisms of plants—A review. *Advances in Agriculture and Environmental Science* 2, 62–65.
- [10] Alwhibi, M.S., Khalil, M.I.M., Ibrahim, M.M., El-Gaaly, G.A., Sultan, A.S., 2017. Potential Antitumor Activity and Apoptosis Induction of *Glossostemon bruguieri* Root Extract against Hepatocellular Carcinoma Cells. *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine: ECAM* 2017, 7218562. doi:10.1155/2017/7218562
- [11] Asha, A.D., Nivetha, N., Krishna, G.K., Thakur, J.K., Rathi, M.S., Manjunatha, B.S., Chinnusamy, V., Paul, S., 2021. Amelioration of short-term drought stress during different growth stages in *Brassica juncea* by rhizobacteria mediated maintenance of ROS homeostasis. *Physiologia Plantarum* 172, 1880–1893. doi:https://doi.org/10.1111/ppl.13399
- [12] Augé, R.M., 2001. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11, 3–42. doi:10.1007/s005720100097
- [13] Bajji, M., Kinet, J.-M., Lutts, S., 2002. The use of the electrolyte leakage method for assessing cell membrane stability as a water stress tolerance test in durum wheat. *Plant Growth Regulation* 36, 61–70. doi:10.1023/A:1014732714549
- [14] Balabandian, A., Ashouri, M., Doroudian, H.R., Sadeghi, S.M., Rezaei, M., 2021. Effect of irrigation interval and biological and nitrogen fertilizers on grain yield and water use efficiency of rice cultivars. *Brazilian Journal of Botany* 44, 653–661. doi:10.1007/s40415-021-00744-6
- [15] Bangar, P., Chaudhury, A., Tiwari, B., Kumar, S., Kumari, R., Bhat, K.V., 2019. Morphophysiological and biochemical response of mungbean [*Vigna radiata* (L.) Wilczek] varieties at different developmental stages under

- doi:10.1007/s00572-019-00898-y
- [24] Dastborhan, S., Ghassemi-Golezani, K., 2015. Influence of seed priming and water stress on selected physiological traits of borage. *Folia Horticulturae* 27, 151–159. doi:10.1515/fhort-2015-0025
- [25] Daunoras, J., Kačergius, A., Gudiukaitė, R., 2024. Role of Soil Microbiota Enzymes in Soil Health and Activity Changes Depending on Climate Change and the Type of Soil Ecosystem. *Biology*. doi:10.3390/biology13020085
- [26] Dobbelaere, S., Okon, Y., 2007. The Plant Growth-Promoting Effect and Plant Responses BT - Associative and Endophytic Nitrogen-fixing Bacteria and Cyanobacterial Associations, in: Elmerich, C., Newton, W.E. (Eds.), . Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 145–170. doi:10.1007/1-4020-3546-2\_7
- [27] Dong, L., Li, Y., Xu, J., Yang, J., Wei, G., Shen, L., Ding, W., Chen, S., 2019. Biofertilizers regulate the soil microbial community and enhance *Panax ginseng* yields. *Chinese Medicine* 1–14. doi:10.1186/s13020-019-0241-1
- [28] Duan, H.-X., Luo, C.-L., Zhou, R., Zhao, L., Zhu, S.-G., Chen, Y., Zhu, Y., Xiong, Y.-C., 2024. AM fungus promotes wheat grain filling via improving rhizospheric water & nutrient availability under drought and low density. *Applied Soil Ecology* 193, 105159. doi:https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2023.105159
- [29] Easwar Rao, D., Chaitanya, K. V., 2016. Photosynthesis and antioxidative defense mechanisms in deciphering drought stress tolerance of crop plants. *Biologia Plantarum* 60, 201–218. doi:10.1007/s10535-016-0584-8
- [30] Egamberdieva, D., Wirth, S., Abd\_Allah, E.F., 2018. Plant Hormones as Key Regulators in Plant-Microbe Interactions Under Salt Stress BT - Plant Microbiome: Stress Response, in: Egamberdieva, D., Ahmad, P. (Eds.), . Springer Singapore, Singapore, pp. 165–182. doi:10.1007/978-981-10-5514-0\_7
- [31] Eivazi, F., Tabatabai, M.A., 1988. Glucosidases and galactosidases in soils. *Soil Biology and Biochemistry* 20, 601–609. doi:10.1016/0038-0717(88)90033-9
- drought stress. *Turkish Journal of Biology* 43, 58–69.
- [16] Basiru, S., Mwanza, H.P., Hijri, M., 2021. Analysis of Arbuscular Mycorrhizal Fungal Inoculant Benchmarks. *Microorganisms*. doi:10.3390/microorganisms9010081
- [17] Bates, L.S., Waldren, R.P., Teare, I.D., 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil* 39, 205–207. doi:10.1007/BF00018060
- [18] Beltrano, J., Ronco, M.G., 2008. Improved tolerance of wheat plants (*Triticum aestivum* L.) to drought stress and rewatering by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus claroideum*: Effect on growth and cell membrane stability. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 20, 29–37. doi:10.1590/S1677-04202008000100004
- [19] Bogati, K., Walczak, M., 2022. The Impact of Drought Stress on Soil Microbial Community, Enzyme Activities and Plants. *Agronomy* 12, 189. doi:10.3390/agronomy12010189
- [20] Calvet, C., Camprubi, A., Pérez-Hernández, A., Lovato, P.E., 2013. Plant Growth Stimulation and Root Colonization Potential of In Vivo versus In Vitro Arbuscular Mycorrhizal Inocula. *HortScience Horts* 48, 897–901. doi:10.21273/HORTSCI.48.7.897
- [21] Chaves, M.M., Maroco, J.P., Pereira, J.S., 2003. Understanding plant responses to drought - from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology : FPB* 30, 239–264. doi:10.1071/FP02076
- [22] Chen, S., Zhao, H., Zou, C., Li, Y., Chen, Y., Wang, Z., Jiang, Y., Liu, A., Zhao, P., Wang, M., Ahammed, G.J., 2017. Combined Inoculation with Multiple Arbuscular Mycorrhizal Fungi Improves Growth, Nutrient Uptake and Photosynthesis in Cucumber Seedlings . *Frontiers in Microbiology* . doi:10.3389/fmicb.2017.01611
- [23] Crossay, T., Majorel, C., Redecker, D., Gensous, S., Medevielle, V., Durrieu, G., Cavaloc, Y., Amir, H., 2019. Is a mixture of arbuscular mycorrhizal fungi better for plant growth than single-species inoculants? *Mycorrhiza* 29, 325–339. doi:10.1007/s00572-019-00898-y

- doi:<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016>
- [39] Glick, B.R., 1995. The enhancement of plant growth by free-living bacteria. *Canadian Journal of Microbiology* 41, 109–117. doi:10.1139/m95-015
- [40] Guyonnet, J.P., Cantarel, A.A.M., Simon, L., Haichar, F.E.Z., 2018. Root exudation rate as functional trait involved in plant nutrient-use strategy classification. *Ecology and Evolution* 8, 8573–8581. doi:10.1002/ece3.4383
- [41] Hashem, A., Abd\_Allah, E.F., Alqarawi, A.A., Al Huqail, A.A., Egamberdieva, D., Wirth, S., 2016. Alleviation of cadmium stress in *Solanum lycopersicum* L. by arbuscular mycorrhizal fungi via induction of acquired systemic tolerance. *Saudi Journal of Biological Sciences* 23, 272–281. doi:<https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2015.11.002>
- [42] Hoang, D.T.T., Rashtbari, M., Anh, L.T., Wang, S., Tu, D.T., Hiep, N.V., Razavi, B.S., 2022. Mutualistic interaction between arbuscular mycorrhiza fungi and soybean roots enhances drought resistant through regulating glucose exudation and rhizosphere expansion. *Soil Biology and Biochemistry* 171, 108728. doi:10.1016/j.soilbio.2022.108728
- [43] Holz, M., Zarebanadkouki, M., Kaestner, A., Kuzyakov, Y., Carminati, A., 2018. Rhizodeposition under drought is controlled by root growth rate and rhizosphere water content. *Plant and Soil* 423, 429–442. doi:10.1007/s11104-017-3522-4
- [44] Hosseini, F., Mosaddeghi, M.R., Dexter, A.R., Sepehri, M., 2019. Effect of endophytic fungus *Piriformospora indica* and PEG-induced water stress on maximum root growth pressure and elongation rate of maize. *Plant and Soil* 435, 423–436. doi:10.1007/s11104-018-03909-7
- [45] Hosseini, S.S., Lakzian, A., Razavi, B.S., 2022. Reduction in root active zones under drought stress controls spatial distribution and catalytic efficiency of enzyme activities in 606. doi:[https://doi.org/10.1016/0038-0717\(88\)90141-1](https://doi.org/10.1016/0038-0717(88)90141-1)
- [32] Eivazi, F., Tabatabai, M.A., 1977. Phosphatases in soils. *Soil Biology and Biochemistry* 9, 167–172. doi:10.1016/0038-0717(77)90070-0
- [33] El-Tarabily, K.A., AlKhajeh, A.S., Ayyash, M.M., Alnuaimi, L.H., Sham, A., ElBaghdady, K.Z., Tariq, S., AbuQamar, S.F., 2019. Growth Promotion of *Salicornia bigelovii* by *Micromonospora chalcea* UAE1, an Endophytic 1-Aminocyclopropane-1-Carboxylic Acid Deaminase-Producing Actinobacterial Isolate. *Frontiers in Microbiology* 10. doi:10.3389/fmicb.2019.01694
- [34] El-Tarabily, K.A., Youssef, T., 2011. Improved growth performance of the mangrove *Avicennia marina* seedlings using a 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid deaminase-producing isolate of *Pseudoalteromonas maricaloris*. *Plant Growth Regulation* 65, 473–483. doi:10.1007/s10725-011-9618-6
- [35] Eliaspour, S., Seyed Sharifi, R., Shirkhani, A., Farzaneh, S., 2020. Effects of biofertilizers and iron nano-oxide on maize yield and physiological properties under optimal irrigation and drought stress conditions. *Food Science and Nutrition* 8, 5985–5998. doi:10.1002/fsn3.1884
- [36] Fernández-Lizarazo, J.C., Moreno-Fonseca, L.P., 2016. Mechanisms for tolerance to water-deficit stress in plants inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi. A review. *Agronomía Colombiana* 34, 179–189. doi:10.15446/agron.colomb.v34n2.55569
- [37] Flexas, J., Bota, J., Loreto, F., Cornic, G., Sharkey, T.D., 2004. Diffusive and Metabolic Limitations to Photosynthesis under Drought and Salinity in C3 Plants. *Plant Biology* 6, 269–279. doi:<https://doi.org/10.1055/s-2004-820867>
- [38] Gill, S.S., Tuteja, N., 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry* 48, 909–930.

- [53] Lee, S.-Y., Lee, S.H., Jang, J.K., Cho, K.-S., 2011. Comparison of Methanotrophic Community and Methane Oxidation between Rhizospheric and Non-Rhizospheric Soils. *Geomicrobiology Journal* 28, 676–685. doi:10.1080/01490451.2010.511984
- [54] Li, J., Zhang, T., Sun, W., 2019. Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate drought stress in C3 (*Leymus chinensis*) and C4 (*Hemarthria altissima*) grasses via altering antioxidant enzyme activities and photosynthesis. *Frontiers in Plant Science* 10, 450785.
- [55] Liang, X., Zhang, L., Natarajan, S.K., Becker, D.F., 2013. Proline mechanisms of stress survival. *Antioxidants & Redox Signaling* 19, 998–1011. doi:10.1089/ars.2012.5074
- [56] Lichtenthaler, H.K., Buschmann, C., 2001. Chlorophylls and Carotenoids: Measurement and Characterization by UV-VIS Spectroscopy. *Current Protocols in Food Analytical Chemistry* 1, F4.3.1-F4.3.8. doi:10.1002/0471142913.faf0403s01
- [57] Liu, F., Ma, H., Peng, L., Du, Z., Ma, B., Liu, X., 2019. Effect of the inoculation of plant growth-promoting rhizobacteria on the photosynthetic characteristics of *Sambucus williamsii* Hance container seedlings under drought stress. *AMB Express* 9, 169. doi:10.1186/s13568-019-0899-x
- [58] Liu, S., He, F., Kuzyakov, Y., Xiao, H., Hoang, D.T.T., Pu, S., Razavi, B.S., 2022. Nutrients in the rhizosphere: A meta-analysis of content, availability, and influencing factors. *Science of The Total Environment* 826, 153908. doi:10.1016/j.scitotenv.2022.153908
- [59] Mattoo, R., Umashankar, N., Raveendra, H.R., 2021. Contrasting rhizosphere microbial communities between fertilized and bio-inoculated millet. *Rhizosphere* 17, 100273. doi:https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2020.100273
- [60] Maurer, D., Kiese, R., Kreuzwieser, J., Rennenberg, H., 2018. Processes that determine the interplay of root exudation, methane emission and yield in rice agriculture. *Plant Biology* rhizosphere of wheat. *Rhizosphere* 23, 100561. doi:10.1016/j.rhisph.2022.100561
- [46] Jalili, F., Khavazi, K., Pazira, E., Nejati, A., Rahmani, H.A., Sadaghiani, H.R., Miransari, M., 2009. Isolation and characterization of ACC deaminase-producing fluorescent pseudomonads, to alleviate salinity stress on canola (*Brassica napus* L.) growth. *Journal of Plant Physiology* 166, 667–674. doi:https://doi.org/10.1016/j.jplph.2008.08.004
- [47] Javadi, A., Ghahremanzadeh, M., Sassi, M., Javanbakht, O., Hayati, B., 2024. Impact of Climate Variables Change on the Yield of Wheat and Rice Crops in Iran (Application of Stochastic Model Based on Monte Carlo Simulation). *Computational Economics* 63, 983–1000. doi:10.1007/s10614-023-10389-0
- [48] Javan Gholiloo, M., Yarnia, M., Ghorttapeh, A.H., Farahvash, F., Daneshian, A.M., 2019. Evaluating effects of drought stress and bio-fertilizer on quantitative and qualitative traits of valerian (*valeriana officinalis* l.). *Journal of Plant Nutrition* 42, 1417–1429. doi:10.1080/01904167.2019.1628972
- [49] Khan, H. ur R., Link, W., Hocking, T.J., Stoddard, F.L., 2007. Evaluation of physiological traits for improving drought tolerance in faba bean (*Vicia faba* L.). *Plant and Soil* 292, 205–217. doi:10.1007/s11104-007-9217-5
- [50] Khan, Y., Shah, S., Tian, H., 2022. The Roles of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Influencing Plant Nutrients, Photosynthesis, and Metabolites of Cereal Crops—A Review. *Agronomy*. doi:10.3390/agronomy12092191
- [51] Kormanik, P.P., McGraw, A.-C., 1982. Quantification of vesicular-arbuscular mycorrhizae in plant roots., in: Schenck, N.C. (Ed.), *Methods and Principles of Mycorrhizal Research*. American Phytopathological Society, pp. 37–47.
- [52] Lazarovits, G., Nowak, J., 1997. *Rhizobacteria for Improvement of Plant Growth and*. HortScience 32.

2020. A consortium of arbuscular mycorrhizal fungi improves nutrient uptake, biochemical response, nodulation and growth of the pea (*Pisum sativum* L.) under salt stress. *Rhizosphere* 15, 100235. doi:https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2020.100235
- [69] Pathan, S.I., Žifčáková, L., Ceccherini, M.T., Pantani, O.L., Větrovský, T., Baldrian, P., 2017. Seasonal variation and distribution of total and active microbial community of  $\beta$ -glucosidase encoding genes in coniferous forest soil. *Soil Biology and Biochemistry* 105, 71–80. doi:https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.11.003
- [70] Paul, S., Premi, O.P., Meena, S.L., Asha, A.D., Nivetha, N., Vikram, K.V., Lavanya, A.K., Rathi, M.S., Bandeppa, S., Manjunatha, B.S., 2022. PGPR improve physiological and yield attributes in mustard under different regimes of water supply. *Archives of Agronomy and Soil Science*. doi:10.1080/03650340.2022.2099540
- [71] Pellegrino, E., Nuti, M., Ercoli, L., 2022. Multiple Arbuscular Mycorrhizal Fungal Consortia Enhance Yield and Fatty Acids of *Medicago sativa*: A Two-Year Field Study on Agronomic Traits and Tracing of Fungal Persistence. *Frontiers in Plant Science*.
- [72] Phillips, J.M., Hayman, D.S., 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society* 55, 158–161.
- [73] Pons, C., Müller, C., 2022. Impacts of Drought Stress and Mycorrhizal Inoculation on the Performance of Two Spring Wheat Cultivars. *Plants*. doi:10.3390/plants11172187
- [74] Qu, Q., Wang, Z., Gan, Q., Liu, R., Xu, H., 2023. Impact of drought on soil microbial biomass and extracellular enzyme activity 1–10. doi:10.3389/fpls.2023.1221288
- [75] Rillig, M.C., Wright, S.F., 20, 951–955. doi:https://doi.org/10.1111/plb.12880
- [61] Micallef, S.A., Shiaris, M.P., Colón-Carmona, A., 2009. Influence of *Arabidopsis thaliana* accessions on rhizobacterial communities and natural variation in root exudates. *Journal of Experimental Botany* 60, 1729–1742. doi:10.1093/jxb/erp053
- [62] Mohanta, T.K., Bashir, T., Hashem, A., Abd\_Allah, E.F., 2017. Systems biology approach in plant abiotic stresses. *Plant Physiology and Biochemistry* 121, 58–73. doi:https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.10.019
- [63] Namarvari, M., Fathi, G., Bakhshandeh, A., Gharineh, M.H., Jafari, S., 2014. Effect of Drought Stress and Biological and Chemical Fertilizer on Wheat Flag Leaf Chlorophyll and Correlation with the Grain Yield. *JCPPP* 3, 79–87.
- [64] Naseri, R., Barary, M., Zarea, M.J., Khavazi, K., Tahmasebi, Z., 2017. Effect of plant growth promoting bacteria and Mycorrhizal fungi on growth and yield of wheat under dryland conditions. *Journal of Sol Biology* 5, 49–66. doi:10.22092/sbj.2017.113121
- [65] Oguz, M.C., Aycan, M., Oguz, E., Poyraz, I., Yildiz, M., 2022. Drought Stress Tolerance in Plants: Interplay of Molecular, Biochemical and Physiological Responses in Important Development Stages. *Physiologia*. doi:10.3390/physiologia2040015
- [66] Ortas, I., Ustuner, O., 2014. The effects of single species, dual species and indigenous mycorrhiza inoculation on citrus growth and nutrient uptake. *European Journal of Soil Biology* 63, 64–69. doi:https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2014.05.007
- [67] Padmavathi, T.A. V, Rao, D.M., 2013. Differential accumulation of osmolytes in 4 cultivars of peanut (*Arachis hypogaea* L.) under drought stress. *Journal of Crop Science and Biotechnology* 16, 151–159. doi:10.1007/s12892-012-0102-2
- [68] Parihar, M., Rakshit, A., Rana, K., Prasad Meena, R., Chandra Joshi, D.,

- Fertilizer by Drought-Tolerant Phosphate-Solubilizing Fluorescent Pseudomonads Strains: a Field Study in Drylands. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition* 20, 2195–2211. doi:10.1007/s42729-020-00287-x
- [84] Stark, J.M., Firestone, M.K., 1995. Mechanisms for soil moisture effects on activity of nitrifying bacteria. *Applied and Environmental Microbiology* 61, 218–221.
- [85] Staszal, K., Lasota, J., Błońska, E., 2022. Effect of drought on root exudates from *Quercus petraea* and enzymatic activity of soil. *Scientific Reports* 12, 7635. doi:10.1038/s41598-022-11754-z
- [86] Tabatabai, M.A., Bremner, J.M., 1969. Use of p-nitrophenyl phosphate for assay of soil phosphatase activity. *Soil Biology and Biochemistry* 1, 301–307. doi:10.1016/0038-0717(69)90012-1
- [87] Tang, H., Hassan, M.U., Feng, L., Nawaz, M., Shah, A.N., Qari, S.H., Liu, Y., Miao, J., 2022. The Critical Role of Arbuscular Mycorrhizal Fungi to Improve Drought Tolerance and Nitrogen Use Efficiency in Crops. *Frontiers in Plant Science*. doi:10.3389/fpls.2022.919166
- [88] Turner, B.L., Driessen, J.P., Haygarth, P.M., Mckelvie, I.D., 2003. Potential contribution of lysed bacterial cells to phosphorus solubilisation in two rewetted Australian pasture soils. *Soil Biology and Biochemistry* 35, 187–189.
- [89] Utobo, E.B., Tewari, L., 2015. Soil enzymes as bioindicators of soil ecosystem status. *Applied Ecology and Environmental Research* 13, 147–169.
- [90] Vikram, K. V., Meena, S.L., Kumar, S., Ranjan, R., Nivetha, N., Paul, S., 2022. Influence of medium-term application of rhizobacteria on mustard yield and soil properties under different irrigation systems. *Rhizosphere* 24, 100608. doi:10.1016/j.rhisph.2022.100608
- [91] Vivas, A., Marulanda, A., Ruiz-Lozano, J.M., Barea, J.M., Azcón, R., 2003. Influence of a *Bacillus* sp. on physiological activities of two arbuscular mycorrhizal fungi and on Nichols, K.A., Schmidt, W.F., Torn, M.S., 2001. Large contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to soil carbon pools in tropical forest soils. *Plant and Soil* 233, 167–177.
- [76] Rocha, I., Duarte, I., Ma, Y., Souza-Alonso, P., Látr, A., Vosátka, M., Freitas, H., Oliveira, R.S., 2019a. Seed Coating with Arbuscular Mycorrhizal Fungi for Improved Field Production of Chickpea. *Agronomy*. doi:10.3390/agronomy9080471
- [77] Rocha, I., Ma, Y., Souza-alonso, P., Vosátka, M., Freitas, H., Oliveira, R.S., 2019b. Seed Coating : A Tool for Delivering Beneficial Microbes to Agricultural Crops 10. doi:10.3389/fpls.2019.01357
- [78] Rollins, J.A., Habte, E., Templer, S.E., Colby, T., Schmidt, J., von Korff, M., 2013. Leaf proteome alterations in the context of physiological and morphological responses to drought and heat stress in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Journal of Experimental Botany* 64, 3201–3212. doi:10.1093/jxb/ert158
- [79] Sainju, U.M., Liptzin, D., Dangi, S.M., 2022. Enzyme activities as soil health indicators in relation to soil characteristics and crop production. *Agrosystems, Geosciences & Environment* 5, e20297. doi:https://doi.org/10.1002/agg2.20297
- [80] Sairam, R.K., 1994. Effect of moisture-stress on physiological activities of two contrasting wheat genotypes. *Indian Journal of Experimental Biology* 32, 594.
- [81] Sharma, P., Jha, A.B., Dubey, R.S., Pessarakli, M., 2012. Reactive Oxygen Species, Oxidative Damage, and Antioxidative Defense Mechanism in Plants under Stressful Conditions. *Journal of Botany* 2012, 217037. doi:10.1155/2012/217037
- [82] Shen, J., Yuan, L., Zhang, J., Li, H., Bai, Z., Chen, X., Zhang, W., Zhang, F., 2011. Phosphorus dynamics: from soil to plant. *Plant Physiology* 156, 997–1005.
- [83] Shirmohammadi, E., Alikhani, H.A., Pourbabaei, A.A., Etesami, H., 2020. Improved Phosphorus (P) Uptake and Yield of Rainfed Wheat Fed with P

- plant responses to PEG-induced drought stress. *Mycorrhiza* 13, 249–256. doi:10.1007/s00572-003-0223-z
- [92] Wu, Q.-S., Srivastava, A.K., Zou, Y.-N., 2013. AMF-induced tolerance to drought stress in citrus: A review. *Scientia Horticulturae* 164, 77–87.
- [93] Wu, Q.-S., Xia, R.-X., 2006. Arbuscular mycorrhizal fungi influence growth, osmotic adjustment and photosynthesis of citrus under well-watered and water stress conditions. *Journal of Plant Physiology* 163, 417–425. doi:https://doi.org/10.1016/j.jplph.2005.04.024
- [94] Yaghoubi Khangahi, M., AbdElgawad, H., Verbruggen, E., Korany, S.M., Alsherif, E.A., Beemster, G.T.S., Crecchio, C., 2022. Biofertilisation with a consortium of growth-promoting bacterial strains improves the nutritional status of wheat grain under control, drought, and salinity stress conditions. *Physiologia Plantarum* 174. doi:10.1111/ppl.13800
- [95] Yagini, F., seyed sharifi, R., Khomari, S., Gasemi, M., 2020. Effect of supplementary irrigation and seed inoculation with bio fertilizers on yield and some physiological traits of rainfed wheat. *Jispp* 9, 147–163.
- [96] Yang, X., Lu, M., Wang, Yufei, Wang, Yiran, Liu, Z., Chen, S., 2021. Response Mechanism of Plants to Drought Stress. *Horticulturae* 7, 50. doi:10.3390/horticulturae7030050
- [97] Zabihi, H.R., Savaghebi, G.R., Khavazi, K., Ganjali, A., Miransari, M., 2011. Pseudomonas bacteria and phosphorous fertilization, affecting wheat (*Triticumaestivum* L.) yield and P uptake under greenhouse and field conditions. *Acta Physiologiae Plantarum* 33, 145–152. doi:10.1007/s11738-010-0531-9
- [98] Zarei, T., Moradi, A., Kazemeini, S.A., Akhgar, A., Rahi, A.A., 2020. The role of ACC deaminase producing bacteria in improving sweet corn (*Zea mays* L. var *saccharata*) productivity under limited availability of irrigation water. *Scientific Reports* 10, 20361. doi:10.1038/s41598-020-77305-6