مجله علوم باغبانی ایران
دوره ۴۲، شماره ۴، ۱۳۹۰ (۳۷۷-۳۶۵)

اثر قارچ میکوریز-آربسکولار و تنش خشکی بر رشد، روابط آبی، تجمع پرولین و قندهای محلول در نهال‌های دو رقم پایه‌ای پسته اهلی (*Pistacia vera* L.)

واحد باقری[۱]، محمد حسین شمشیری[۲]*، حسین شیرانی[۳] و حمیدرضا روستا[۴]
۱، ۲، ۴، دانشجوی سابق کارشناسی ارشد و استادیاران گروه علوم باغبانی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ولی‌عصر(عج) رفسنجان، ۳، استادیار، گروه علوم خاک، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ولی‌عصر(عج) رفسنجان
(تاریخ دریافت: ۹۰/۱/۱۶ - تاریخ تصویب: ۹۰/۷/۱۳)

چکیده

به منظور بررسی اثر دو گونه قارچ میکوریز (*Glomus mosseae* و *G. intraradices*) بر روی جنبه‌های مختلف رشد دو رقم پسته (بادامی ریز زرند و قزوینی) در شرایط تنش خشکی، آزمایش گلخانه‌ای با سه فاکتور شامل سه سطح میکوریز (بدون میکوریز به عنوان شاهد، *G. mosseae* و *G. intraradices*)، چهار سطح تنش خشکی (آبیاری بر اساس ۱۰۰ درصد ظرفیت مزرعه به عنوان شاهد، ۷۵، ۵۰ و ۲۵ درصد ظرفیت مزرعه) و دو رقم پسته (بادامی ریز زرند و قزوینی) با سه تکرار در قالب طرح کاملاً تصادفی انجام شد. نتایج نشان داد که سه ماه پس از آغاز تیمارهای خشکی، خصوصیات رویشی مانند ارتفاع و قطر ساقه، سطح برگ، وزن خشک برگ، ساقه و ریشه با افزایش خشکی به طور معنی‌داری کاهش یافتند. روابط آبی تمام گیاهان از جمله محتوای نسبی آب برگ و کارایی استفاده از آب در اثر خشکی به شدت تحت تأثیر قرار گرفت و کاهش یافت. در پاسخ به تنش خشکی، فرآیندهای تنظیم‌کننده اسمزی در گیاهان پسته فعال شد و میزان پرولین و قندهای محلول در برگ گیاهان افزایش یافت. کاربرد میکوریز به طور قابل ملاحظه‌ای رشد رویشی گیاهان را در شرایط خشکی افزایش داد، به طوری که *G. mosseae* و *G. intraradices* به ترتیب ۱۰۰ و ۷۲ درصد ارتفاع را نسبت به شاهد افزایش دادند. روابط آبی گیاهان دارای میکوریز در مقایسه با گیاهان بدون میکوریز بهبود یافت. همچنین، نتایج نشان داد که غلظت پرولین و قندهای محلول در برگ گیاهان میکوریزدار کمتر و در ریشه بیشتر از گیاهان بدون میکوریز بود.

واژه‌های کلیدی: پسته، میکوریز، تنش خشکی، پرولین، قندهای محلول

مقدمه

پسته اهلی (*Pistacia vera* L.) متعلق به تیره پسته‌سانان (Anacardiaceae) و یکی از محصولات مهم باغی است که با نام ایران درآمیخته و تولید آن در کشور سابقه تاریخی و طولانی دارد. در حال حاضر، سطح زیر کشت پسته ایران بیش از ۴۲۲۰۰۰ هکتار می‌باشد که حدود ۸۰ درصد آن در استان کرمان قرار دارد (Gheibi & Javadi Khosraghi, 2006). شهرستان رفسنجان یکی از شهرستان‌های دهگانه استان کرمان است که با مشکل بهره‌برداری بیش از حد از منابع آب زیرزمینی روبرو می‌باشد. به طوری که آمار نشان می‌دهد، میزان افت آبهای زیرزمینی در این شهرستان، سالانه حدود ۶۶ سانتی‌متر و بیلان منفی آب نزدیک به ۲۶۰ میلیون مترمکعب در سال است (Adbolahi Ezzatabadi, 1996). به طور مثال در دشت رفسنجان که در اوایل انقلاب پمپاژ چاه‌ها در عمق ۵۰ تا ۸۰ متری از سطح

* نویسنده مسئول: محمدحسین شمشیری تلفن: ۰۹۱۳-۱۹۳۷۳۱۳ E-mail: shamshiri88@gmail.com

Archive of SID
www.SID.ir

زمین قرار داشت، اکنون به ۳۰۰ متر و بیشتر افزایش یافته و کیفیت آن نیز در بسیاری از مناطق به دلیل نفوذ آبهای شور، مورد تهدید جدی قرار گرفته است. با توجه به نیاز بالای آب در منطقه رفسنجان، اهمیت ویژه پسته و ارزآوری آن برای کشور، خطرات ناشی از کاهش و در نهایت اتمام منابع آبی در شهرستان، ضرورت بررسی گزینه‌های افزایش کارایی مصرف آب در این منطقه احساس می‌شود (Adbolahi Ezzatabadi, 1996; Salamat & Aleyasin, 2002). تنش خشکی یکی از مهم‌ترین تنش‌های محیطی است که رشد و عملکرد گیاهان را تحت تأثیر قرار می‌دهد (Khalafallah & Abo-Ghalia, 2008). تنش خشکی که در حقیقت ناشی از کاهش پتانسیل آب خاک است، باعث کاهش در جذب آب توسط سیستم ریشه گیاه، کاهش تعرق، کاهش هدایت روزنه‌ای و فتوسنتز و همچنین به هم‌خوردن موازنه هورمونی در گیاه می‌گردد (Levitt, 1980). وقتی خاک خشک شده و پتانسیل آب خاک کاهش می‌یابد، گیاهان برای حفظ قدرت جذب آب باید پتانسیل آب درونی را به قدری کاهش دهند تا به یک شیب مطلوب برسد. برای ایجاد جریان آب از خاک به داخل ریشه‌ها، مهم‌ترین مکانیسم، تنظیم اسمزی نامیده می‌شود که پتانسیل اسمزی گیاه را توسط انباشتگی فعال یون‌های آلی یا محلول کاهش می‌دهد. مواد محلولی که در تنظیم اسمزی نقش دارند، شامل یون‌های غیرآلی (مثل پتاسیم، کلسیم و کلر) یا ترکیبات غیر باردار آلی مثل پرولین و یا کربوهیدرات‌ها هستند (Aliasgharzad et al., 2006). یکی از روش‌هایی که در سال‌های اخیر برای مقابله با کم‌آبی و تنش‌های خشکی در بسیاری از گیاهان مورد استفاده قرار گرفته، استفاده از قارچ‌های همزیست ریشه (میکوریز) است (Song, 2005). مطالعات بوم‌شناسی و فیزیولوژیکی اثبات کرده که اغلب همزیستی میکوریزی باعث جذب بهتر آب از خاک می‌شود (Auge, 2001). اکنون این واقعیت که همزیستی میکوریزی باعث تحمل گیاه به شرایط خشکی می‌شود، پذیرفته شده که در نتیجه برهمکنش اثرات فیزیکی، تغذیه‌ای و فیزیولوژیکی این قارچ روی گیاه است. قارچ‌های میکوریز، باعث افزایش سطح جذب ریشه می‌شوند که به گیاه میزبان کمک می‌کنند تا میزان آب بیشتری از خاک جذب نماید (Auge, 2001). قارچ‌های میکوریز در گیاهانی که دارای ریشه‌های بدون انشعاب هستند، کارایی بیشتری دارند. پسته از جمله گیاهانی است که دارای سیستم ریشه فرعی کمی می‌باشد و استفاده از قارچ‌های میکوریز در این گیاه، باعث افزایش سطح جذب شده و مقاومت گیاه را به شرایط کم‌آبی افزایش خواهد داد. مطالعات انجام شده نشان داده شده است که استفاده از میکوریز، موجب افزایش رشد رویشی گیاهان در شرایط تنش خشکی نسبت به گیاهان بدون میکوریز می‌شود (James et al., 2008). در یک آزمایش، اثر تلقیح هشت گونه متفاوت از میکوریز با چهار گونه پسته (*P. vera, P. atlantica, P. terebinthus, P. eurycapa*) بررسی شد. نتایج نشان داد که رشد رویشی و جذب عناصر فسفر و روی در گیاهان همزیست با میکوریز نسبت به شاهد غیرمیکوریزی بیشتر بود (Kafkas & Ibrahim, 2009). در آزمایشی دیگر نشان داده شد که استفاده از مواد آلی همراه با میکوریز (*G. intraradices*) در مقایسه با استفاده از میکوریز به تنهایی می‌تواند رشد گونه پسته لنتیسکوس (*P. lentiscus*) را در مناطق نیمه‌خشک بهبود بخشد (Caracava et al., 2002). Liu et al. (2004) گزارش کردند که رشد رویشی گیاه سویا در شرایط خشکی در صورت تیمار با میکوریز نسبت به گیاهان بدون میکوریز بیشتر می‌باشد. همزیستی میکوریز اغلب منجر به تغییر سرعت حرکت آب در خارج و داخل گیاهان میزبان شده و بر روی آب‌گیری بافت و فیزیولوژی برگ تأثیر می‌گذارد (Auge, 2001). Panwar (1993) گزارش کرد که همزیستی میکوریز، کاهش در محتوای نسبی آب برگ (RWC) گندم در طول تنش خشکی را به تأخیر می‌اندازد و به برگ‌ها اجازه می‌دهد که روزنه‌های خود را در محتوای نسبی آب برگ پایین، باز نگه دارند. در یک آزمایش که بر روی گیاه سویا انجام گرفت، اثر قارچ میکوریز تحت شرایط خشکی بر تجمع پرولین و قند بررسی گردید. نتایج نشان داد که میزان تجمع پرولین در ریشه گیاهان میکوریز تحت شرایط خشکی، افزایش می‌یابد، در حالی که در برگ‌ها نتایج برعکس بود. همچنین میزان تجمع قند، تحت شرایط خشکی در گیاهان میکوریز به نسبت گیاهان غیرمیکوریز کمتر بود

Archive of SID

www.SID.ir

(Porcel & Ruiz-Lozano, 2004). با توجه به اهمیت و لزوم افزایش کارایی مصرف آب درختان پسته در جهت تولید پایدار این محصول، پژوهش حاضر با هدف بررسی تأثیر دو گونه از قارچ میکوریز آربسکولار شامل *G. mosseae* و *G. intraradices* بر میزان رشد دو رقم پایه پسته اهلی شامل بادامی ریز زرند و قزوینی در شرایط تنش خشکی و همچنین بررسی سازوکار افزایش احتمآلی مقاومت گیاه به تنش از جمله تولید و تجمع ترکیبات تنظیم‌کننده اسمزی انجام گردید.

مواد و روش‌ها

تهیه مایه تلقیح

گونه‌های قارچ مورد نظر (*G. mosseae*= M_2 و M_3 =*G. intraradices*) با استفاده از گندم به عنوان گیاه تله در یک بستر خاک (شامل دو قسمت ماسه و یک قسمت خاک مزرعه) اتوکلاو شده (یک ساعت در دمای ۱۲۱ درجه سانتی‌گراد و فشار ۱۵ اتمسفر) و به مدت چهار ماه در گلخانه (شرایط گلخانه شامل دمای گلخانه ۲±۳۰ درجه سانتی‌گراد، رطوبت نسبی ۵±۴۰ درصد و ۱۴ ساعت روشنایی و ۱۰ ساعت تاریکی) تکثیر شدند. پس از این مدت، بخش‌های هوایی گیاه میزبان قطع و پس از قطعه‌قطعه کردن ریشه و مخلوط کردن آن با خاک ناحیه ریشه، مخلوطی یکنواخت شامل قطعات ریشه آلوده، اسپور و خاک تهیه گردید که در مرحله بعد به عنوان مایه تلقیح مورد استفاده قرار گرفت.

تهیه خاک، آماده کردن بذر و تلقیح گیاهان

خاک مورد استفاده (شنی لومی) به نسبت ۲:۱ به ترتیب خاک مزرعه و ماسه از مزرعه دانشکده کشاورزی دانشگاه ولی‌عصر(عج) رفسنجان تهیه شد. به منظور ضد عفونی، خاک مورد استفاده داخل کیسه‌های ۱۰ کیلوگرمی کنفی قرار داده شد و به مدت یک ساعت در دمای ۱۲۱ درجه سانتی‌گراد و فشار ۱۵ اتمسفر اتوکلاو گردید. پس از سرد و خشک شدن، ۳/۸ کیلوگرم خاک داخل هر یک از گلدان‌ها ریخته شد. سپس به مقدار ۲۰۰ گرم از مایه تلقیح مورد نظر به گلدان‌ها اضافه گردید. گلدان‌های شاهد نیز مقدار ۲۰۰ گرم از مخلوط مایه دو گونه قارچ که با روش مشابه اتوکلاو شده بود، دریافت داشتند. سپس به ارتفاع دو سانتی‌متر روی مایه تلقیح با خاک اتوکلاو شده پوشانده شد و ۷-۶ بذر جوانه‌دار را روی سطح خاک قرار داده و سپس روی بذرها با دو تا سه سانتی‌متر ماسه اتوکلاو شده، پوشانده شد. برای جوانه‌دار کردن بذرها، ابتدا به مدت ۲۴ ساعت در آب مقطر استریل خیسانده شدند و سپس به مدت پنج دقیقه در محلول هیپوکلریت سدیم پنج درصد قرار داده شدند. پس از سه مرتبه شستشو با آب مقطر، بذرها در پارچه مرطوب و در محل تاریک با دمای ۲۵ تا ۳۰ درجه سانتی‌گراد به مدت یک هفته نگهداری شدند تا جوانه بزنند (Tajabadi Pour, 2000). پس از گذشت سه هفته با تنک بوته‌های اضافی، چهار عدد بوته سالم و یکنواخت در هر گلدان حفظ گردید. پس از کشت، گلدان‌ها هر دو روز یک بار آبیاری شدند. در تمام طول دوره آزمایش، به منظور آبیاری از آب مقطر استفاده گردید. پس از گذشت چهار ماه و قبل از آغاز تیمارهای خشکی و برای اطمینان از آلوده شدن ریشه‌ها نمونه‌گیری از ریشه گیاهان پسته به صورت تصادفی انجام گردید و در آزمایشگاه میزان تلقیح بیش از ۸۵ درصد در هر دو گونه تشخیص داده شد (Phillips & Hayman, 1970).

تیمارهای خشکی

تیمارهای خشکی در چهار سطح شامل ۱۰۰ درصد ظرفیت مزرعه[1] به عنوان شاهد (سطح مطلوب آبیاری)، ۷۵ درصد (تنش خشکی ملایم)، ۵۰ درصد (تنش خشکی متوسط) و ۲۵ درصد (تنش شدید خشکی) رطوبت ظرفیت زراعی اعمال گردید. ظرفیت زراعی در آزمایشگاه و با رسم منحنی رطوبتی خاک محاسبه و بقیه تیمارهای خشکی بر مبنای آن محاسبه گردید. رطوبت در مکش ۳۳ کیلوپاسکال به عنوان رطوبت ظرفیت زراعی در نظر گرفته شد که معادل ۱۳/۹ درصد بود. تعیین مقدار آب مورد نیاز برای هر تیمار تنش خشکی، از طریق وزن نمودن گلدان‌ها انجام گرفت و آب مقطر تا حدی که گلدان به وزن مورد نظر (با توجه به نوع تیمار خشکی) برسد، اضافه می‌شد. نهال‌های پسته در این آزمایش به مدت ۹۰ روز تحت تأثیر سطوح مختلف تنش خشکی قرار گرفتند که طی این مدت، به

1. Field Capacity

Archive of SID

www.SID.ir

صورت روزانه توزین و مقدار آب لازم با آب مقطر به آنها اضافه گردید. در طول مدت اجرای تیمارهای خشکی دمای گلخانه ۲±۳۰ درجه سانتی‌گراد و رطوبت نسبی ۵±۴۰ تنظیم شد.

ویژگی‌های مورد اندازه‌گیری

ویژگی‌های رویشی

در پایان آزمایش، پارامترهای رویشی شامل ارتفاع ساقه، قطر ساقه، سطح برگ و وزن خشک برگ، ساقه و ریشه اندازه‌گیری شدند. برای اندازه‌گیری وزن خشک، ابتدا گیاه از خاک بیرون آورده شد و به سه قسمت برگ، ساقه و ریشه تقسیم شد و پس از شستشوی سیستم ریشه‌ای و خشک شدن، نمونه‌ها به مدت ۴۸ ساعت در آون با دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد قرار گرفته و سپس وزن شدند.

روابط آبی گیاه

برای محاسبه کارایی استفاده از آب، مجموع وزن خشک برای هر گلدان را بر میزان آب مصرفی تقسیم نموده و مقدار به دست آمده بر حسب میلی‌گرم بر میلی‌لیتر گزارش گردید (karkanis et al., 2011). برای اندازه‌گیری محتوای نسبی آب برگ ابتدا از هر گلدان هشت عدد دیسک به قطر شش میلی‌متر از برگ‌های میانی، وزن کرده و داخل ظروف پتری حاوی آب مقطر قرار داده تا سلول‌های برگ به حالت تورژسانس درآیند. پس از گذشت شش ساعت آنها را بر روی کاغذ صافی قرار داده و رطوبت اضافی آنها گرفته شد. سپس آنها را وزن کرده و در آون با دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۴۸ ساعت قرار داده شدند تا خشک شوند. در پایان وزن خشک آنها محاسبه و با استفاده از فرمول زیر محتوای نسبی آب برگ به دست آمد (Turner, 1981):

$$\text{محتوای نسبی آب برگ (درصد)} = \frac{(\text{وزن خشک} - \text{وزن تر})}{(\text{وزن خشک} - \text{وزن آماس})} \times ۱۰۰$$

پتانسیل فشار آوندهای چوبی ساقه با استفاده از دستگاه محفظه فشار[1] (مدل SKPM 1405 ساخت کشور انگلیس) اندازه‌گیری گردید. ابتدا قسمت انتهایی ساقه نهال‌های پسته از گیاه جدا و داخل محفظه فشار قرار گرفت و سپس با باز کردن شیر فشار، میزان فشار آوندهای چوبی نهال‌ها (فشاری که در آن شیره گیاهی شروع به خارج شدن می‌نماید) ثبت گردید.

تنظیم‌کننده‌های اسمزی

برای اندازه‌گیری پرولین، ابتدا نیم گرم برگ کاملاً رشد یافته را با استفاده از پنج میلی‌لیتر اتانول ۹۵ درصد در هاون چینی کوبیده و محلول حاصل را در لوله فالکون ریخته و عمل استخراج دو بار و هر بار با پنج میلی‌لیتر اتانول ۷۰ درصد تکرار شد. محلول به دست آمده ۱۰ دقیقه در دستگاه سانتریفوژ با سرعت ۳۵۰۰ (rpm) قرار داده شد. پس از جداسازی فاز مایع از جامد، قسمت مایع برای استخراج پرولین مورد استفاده قرار گرفت. برای تعیین غلظت پرولین، یک میلی‌لیتر از عصاره الکلی فوق‌الذکر را با ۱۰ میلی‌لیتر آب مقطر رقیق نموده و پنج میلی‌لیتر معرف ناین هیدرین به آن اضافه شد و پس از افزودن پنج میلی‌لیتر اسید استیک گلاسیال به آن و هم زدن دستی به مدت چند ثانیه، محلول به مدت ۴۵ دقیقه در حمام آب گرم قرار گرفت. پس از خارج کردن نمونه‌ها از حمام آب گرم و خنک کردن آنها، ۱۰ میلی‌لیتر بنزن به آنها اضافه و با همزن مکانیکی مخلوط شدند تا پرولین وارد فاز بنزن شود. نمونه‌ها ۳۰ دقیقه به حال سکون رها و میزان جذب با دستگاه اسپکتروفتومتر (مدل T80 UV/VIS ساخت کشور چین) در طول موج ۵۱۵ نانومتر اندازه‌گیری شد (Paquin & Lechasseur, 1979). منحنی استاندارد پرولین نیز با استفاده از ال-پرولین در غلظت‌های ۰، ۳۱/۲۵، ۶۲/۵، ۱۲۵، ۲۵۰، ۵۰۰ (میلی‌گرم در لیتر) تهیه و اندازه‌گیری گردید. برای اندازه‌گیری کربوهیدرات‌های محلول، ۰/۱ میلی‌لیتر از عصاره الکلی که قبلاً برای پرولین تهیه شده بود، با سه میلی‌لیتر آنترون تازه تهیه شده، مخلوط گردید. این محلول ۱۰ دقیقه در حمام آب گرم قرار داده شد تا واکنش انجام و رنگی شود. سپس میزان جذب آن با اسپکتروفتومتر در طول موج ۶۲۵ نانومتر قرائت و مقدار قندهای محلول محاسبه گردید (Irigoyen et al., 1992). برای تهیه منحنی استاندارد کربوهیدرات‌های محلول از گلوکز خالص در غلظت‌های ۰، ۲۵۰، ۵۰۰، ۷۵۰، ۱۰۰۰، ۱۲۵۰، ۱۵۰۰، ۱۷۵۰، ۲۰۰۰، ۲۲۵۰ و ۲۵۰۰ (میلی‌گرم در لیتر) تهیه و جذب آنها اندازه‌گیری گردید.

1. Pressure Bomb

Archive of SID

www.SID.ir

این پژوهش به صورت فاکتوریل با سه فاکتور در قالب طرح کاملاً تصادفی و در سه تکرار انجام پذیرفت. داده‌های بدست آمده با استفاده از برنامه آماری MSTAT-C تجزیه و تحلیل شدند. مقایسه میانگین‌ها با استفاده از آزمون چنددامنه‌ای دانکن ($p<۰/۰۵$) انجام گردید. با استفاده از برنامه MINITAB (V.14) تست نرمآلیته بر روی داده‌ها انجام شد.

نتایج و بحث

پارامترهای رویشی

نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که صفات رشدی اندازه‌گیری شده در این پژوهش از جمله ارتفاع ساقه، قطر ساقه، سطح برگ، وزن خشک برگ، وزن خشک ساقه و وزن خشک ریشه تحت تأثیر نوع قارچ و تنش خشکی قرار گرفته و اختلاف از لحاظ آماری در سطح ۱ درصد معنی‌دار بود (جدول ۱). اثرات متقابل میکوریز، خشکی و رقم به غیر از قطر ساقه و وزن خشک ریشه، در بقیه موارد معنی‌دار بود. بر اساس نتایج موجود در شکل ۱، کاربرد میکوریز موجب افزایش قابل ملاحظه رشد گیاهان در مقایسه با شاهد (M_1) گردید، به طوری که در اکثر موارد گیاهان آلوده به میکوریز رشد کرده در تنش خشکی متوسط، ملایم و بدون تنش، رشدی بیش از گیاهان غیرمیکوریز داشتند که این اختلاف از لحاظ آماری در سطح ۱ درصد معنی‌دار بود. به طور مثال در رقم بادامی و در سطح مطلوب آبیاری (بدون تنش خشکی)، سطح برگ به طور متوسط از ۱۲۲/۸ سانتی‌مترمربع در شاهد به ۵۹۵/۹ در *G. mosseae* و ۵۹۶/۵ در *G. intraradices* رسید، ولی در تنش شدید خشکی، رشد گیاهان تحت تأثیر میکوریز قرار نگرفت. صرف نظر از نوع میکوریز به کار رفته و رقم پسته، تنش خشکی باعث کاهش رشد نهال‌های پسته گردید، به طوری که در اکثر تیمارها در سطح مطلوب آبیاری بیشترین رشد و در تنش خشکی شدید کمترین رشد مشاهده گردید (شکل ۱). بیشترین اختلاف بین سطوح تنش خشکی در صفاتی مانند سطح برگ و وزن خشک برگ مشاهده شد. به طور مثال وزن خشک برگ در تیمار بدون تنش خشکی، نه برابر بیشتر از تنش شدید خشکی به دست آمد. در ارتباط با ارقام پسته، این نکته قابل ذکر است که تمام صفات رویشی اندازه‌گیری شده در این پژوهش در رقم بادامی ریز زرند بیشتر از رقم قزوینی بود. تنش شدید خشکی به شدت پارامترهای رشد رویشی و میزان ماده خشک نهال‌های پسته را نسبت به شاهد (FC.۱۰۰٪) کاهش داد. تأثیر تنش خشکی بر کاهش ماده خشک گیاهان را می‌توان این گونه بیان داشت که به طور کلی کمبود آب در هر مرحله از رشد گیاه، جذب، انتقال و مصرف عناصر غذایی را کاهش می‌دهد (Hu & Schmidhalter, 2005). همچنین تنش خشکی باعث کاهش فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای در مراحل اولیه تنش می‌شود که پیامد آن کم شدن ذخیره کربن و کاهش ماده خشک می‌باشد (Yordanov et al., 2003). کاهش رشد نهال پسته بر اثر خشکی توسط Tajabadi Pour (2005) گزارش شده است. در تحقیقات زیادی ثابت شده است که قارچ‌های میکوریز بر رشد رویشی بسیاری از گیاهان همزیست خود، تأثیر داشته و باعث افزایش رشد گردیده‌اند (Mizoguchi, 1992; Wu et al., 2007; James et al., 2008). نتایج یک پژوهش نشان داد، میکوریز تمام ویژگی‌های رشد رویشی نهال‌های پسته (ارتفاع ساقه، قطر ساقه، سطح برگ، وزن خشک برگ، ساقه و ریشه) را نسبت به شاهد (بدون میکوریز) افزایش می‌دهد. مکانیسم‌های مختلفی در ارتباط با تأثیر میکوریز بر رشد رویشی گیاهان ذکر شده است. یکی از مهم‌ترین این مکانیسم‌ها، تأثیر میکوریز بر جذب عناصر غذایی از جمله نیتروژن، فسفر و پتاسیم خاک است (Clark & Zeto, 2000; Abdelhafez & Abdel-Monsief, 2006). به طور کلی تحرک فسفر در خاک کم می‌باشد و زمانی که تنش خشکی ایجاد می‌شود، از تحرک این عنصر بیشتر کاسته شده و سرعت انتشار آن در خاک محدود می‌شود. قارچ‌های میکوریزی قادرند که با استفاده از گسترش ریسه‌های خارجی و تغییر مورفولوژی ریشه گیاهان و در نتیجه افزایش سطح جذب ریشه، جذب و انتقال مواد غذایی به ریشه را افزایش دهند (James et al., 2008). همچنین تولید و ترشح آنزیم فسفاتاز توسط ریسه‌های میکوریز باعث می‌شود که فسفات غیرمحلول و تثبیت شده در خاک به فرم محلول در آید و برای ریشه قابل جذب گردد (Song, 2005). از طرفی جذب سریع

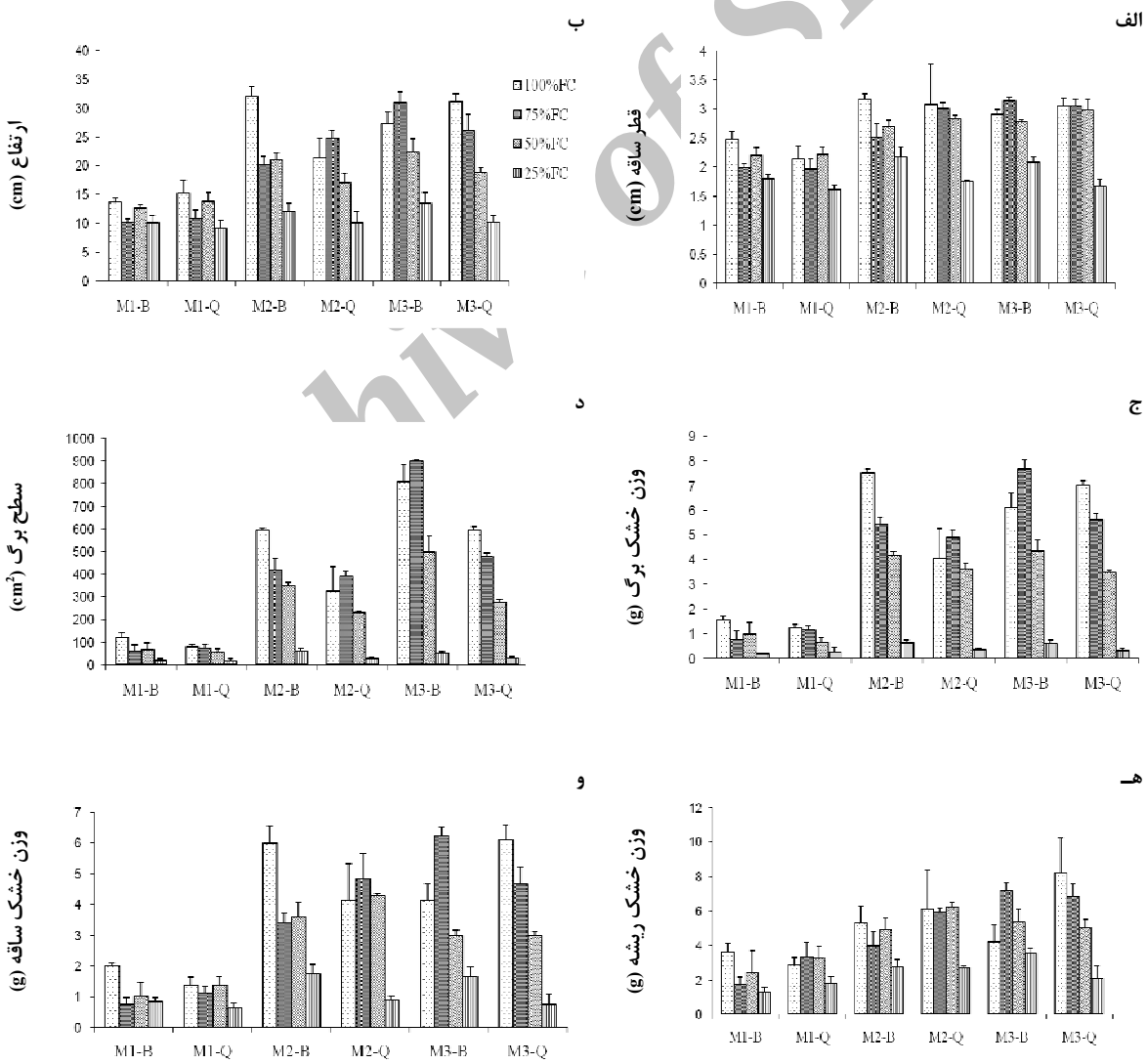
Archive of SID

www.SID.ir

جدول ۱- تجزیه واریانس اثر میکوریز و خشکی بر برخی صفات رشدی دو رقم پایه پسته

منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین				
		ارتفاع (سانتی‌متر)	قطر (سانتی‌متر)	سطح برگ (سانتی‌متر مربع)	وزن خشک برگ (گرم)	وزن خشک ساقه (گرم)	وزن خشک ریشه (گرم)
میکوریز	۲	۷۲۹/۵۹۸***	۳/۱۹۴***	۹۱۳۲۹۵/۷۹۰***	۸۷/۰۱۱***	۵۰/۴۱۹***	۵۰/۷۶۵***
خشکی	۳	۵۲۵/۱۶۹***	۳/۲۱۲***	۵۵۸۴۰۶/۹۴۳***	۶۵/۳۲۳***	۲۸/۶۵۴***	۲۷/۳۷۵***
میکوریز × خشکی	۶	۸۴/۱۰۱***	۰/۲۷۰**	۱۲۱۵۵۴/۱۷۰***	۶/۷۹۰***	۰/۱۸۰^{ns}	۸/۳۳۰^{ns}
رقم	۱	۳۸/۶۲۵*	۰/۰۴۲^{ns}	۲۱۹۰۸۶/۶۸۰***	۱۰/۲۱۴***	۵/۸۱۹***	۳/۴۳۱^{ns}
میکوریز × رقم	۲	۲۱/۹۳۳^{ns}	۰/۰۴۰^{ns}	۵۷۲۰۹/۰۵۵***	۱/۹۸۷**	۰/۰۲۰^{ns}	۰/۴۹۷^{ns}
خشکی × رقم	۳	۵/۰۵۱^{ns}	۰/۲۱۹^{ns}	۲۰۱۸۶/۹۳۳**	۰/۴۷۳^{ns}	۰/۸۱۳^{ns}	۲/۴۱۳^{ns}
میکوریز × خشکی × رقم	۶	۳۹/۵۶۴^{ns}	۰/۰۸۰^{ns}	۱۹۷۱۴/۳۴۰***	۲/۶۴۲***	۳/۱۶۰**	۳/۳۴۰^{ns}
خطا	۴۸	۸/۴۰۷	۰/۰۴۹	۳۳۶۲/۹۲۸	۰/۳۵۷	۰/۵۳۰	۲/۲۳۱

*، **، ***: اثر معنی‌دار در سطح ۵، ۱ و ۰/۱ درصد و ns اثر غیر معنی‌دار را نشان می‌دهند.



شکل ۱- مقایسه میانگین‌های اثرات متقابل میکوریز، خشکی و رقم به ترتیب بر روی قطر ساقه (الف)، ارتفاع ساقه (ب)، وزن خشک برگ (ج)، سطح برگ (د)، وزن خشک ریشه (ه) و وزن خشک ساقه (و). M_1: بدون میکوریز، M_2: *G. mosseae* و M_3: *G. intraradices*، Q: رقم قزوینی و B: رقم بادامی ریز زرند. شاخص بالای هر ستون نشان‌دهنده خطای استاندارد (±SE) می‌باشد.

www.SID.ir

فسفات توسط قارچ‌های میکوریزی صورت می‌گیرد. این نحوه تجمع سریع پلی‌فسفات‌ها در داخل سلول قارچ باعث می‌گردد که منبع خارجی فسفات سریعاً مورد مصرف قرار گیرد. در قارچ‌های میکوریز تشکیل پلی‌فسفات‌ها، همراه با افزایش غلظت فسفات در ریشه است. دانه‌های پلی‌فسفات موجود در هیف قارچی توسط جریان سیتوپلاسمی حرکت می‌کنند و به این ترتیب به ریشه‌ها منتقل می‌گردند (Selvaraj & Chellappan, 2006. Kijkar (1991) تولید ماده خشک بیشتر در گیاهان میکوریز را تنها در نتیجه جذب فسفر دانسته و اظهار داشت که جذب بالاتر رطوبت توسط میکوریز نیز ممکن است بر رشد رویشی تأثیرگذار باشد.

روابط آبی

کارایی استفاده از آب (WUE)[1]

نتایج تجزیه واریانس مربوط به کارایی استفاده از آب نشان داد که اثرات متقابل میکوریز، خشکی و رقم در سطح ۱ درصد معنی‌دار بود (جدول ۲). بر همین اساس، مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد که صرف‌نظر از نوع میکوریز به کار رفته و رقم پسته، اختلافی بین سطوح مطلوب آبیاری، تنش خشکی ملایم و تنش خشکی متوسط مشاهده نشد، اما بین این سطوح با تنش شدید خشکی اختلاف معنی‌دار بود و کمترین مقدار در این سطح مشاهده شد. به طور مثال، کارایی استفاده از آب در سطح بدون تنش آبی، ۱۷ درصد بیشتر از سطح تنش خشکی شدید مشاهده شد. کاربرد میکوریز باعث افزایش کارایی استفاده از آب در مقایسه با شاهد (M_1) گردید، به طوری که در اکثر موارد گیاهان آلوده به میکوریز، کارایی استفاده از آب بهتری نسبت به گیاهان غیرمیکوریز در سطوح مختلف تنش خشکی داشتند که این اختلاف از نظر آماری معنی‌دار بود. به طور نمونه و به ویژه در رقم بادامی ریز زرند، در سطح تنش خشکی شدید به ترتیب *G. mosseae* و *G. intraradices* نسبت به شاهد در همین سطح ۸۷ و ۱۱۰ درصد کارایی استفاده از آب را افزایش دادند. از لحاظ آماری اختلافی بین دو گونه میکوریز مشاهده نشد، به طوری که *G. mosseae* و *G. intraradices* نسبت به شاهد به ترتیب ۷۵ و ۱۰۰ درصد باعث افزایش کارایی استفاده از آب شدند. اثر رقم بر روی کارایی استفاده از آب معنی‌دار بود، به طوری که حداکثر کارایی استفاده از آب در رقم بادامی با کاربرد *G. intraradices* و در سطح تنش خشکی ملایم به دست آمد (جدول ۳).

پتانسیل فشار آوندهای چوبی ساقه

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که تنها اثر میکوریز و رقم و اثر متقابل خشکی و رقم بر پتانسیل فشار آوندهای چوبی ساقه معنی‌دار بود (جدول ۲). بر اساس نتایج به دست آمده، بهترین نتیجه با میکوریز گونه M_2 حاصل شد، به طوری که میزان پتانسیل فشار آوندهای چوبی ساقه در *G. mosseae*، *G. intraradices* و شاهد به ترتیب ۰/۷۵-، ۰/۹۹- و ۱/۰۳- مشاهده شد. همانطور که نتایج در جدول ۳ نشان می‌دهند، تنش خشکی در هر دو رقم تغییر قابل توجهی در میزان پتانسیل فشار آوندهای چوبی ساقه ایجاد نکرد، هر چند که در رقم قزوینی در تنش شدید خشکی، میزان پتانسیل فشار کاهش جزئی نشان داد که تنها با تنش خشکی ملایم معنی‌دار بود و از لحاظ آماری بین سطوح دیگر اختلافی معنی‌دار مشاهده نگردید. در کل، رقم بادامی ریز زرند صرف نظر از سطوح خشکی نسبت به رقم قزوینی، ۵۶ درصد از میزان پتانسیل فشار منفی‌تری بر خوردار بود که این اختلاف معنی‌دار نیز بود.

محتوای نسبی آب برگ (RWC)[2]

بر اساس نتایج جدول تجزیه واریانس (جدول ۲) اثرات میکوریز، رقم و خشکی بر محتوای نسبی آب برگ به تنهایی در سطح ۵ درصد معنی‌دار بود، در حالی که اثرات متقابل آنها فاقد چنین تأثیری بود. کاربرد میکوریز صرف نظر از اثر رقم و خشکی، باعث افزایش محتوای نسبی آب برگ گیاه گردید، به طوری که بیشترین مقدار با *G. intraradices* و با ۲۸ درصد افزایش نسبت به شاهد (M_1) به دست آمد. قارچ *G. mosseae* علی‌رغم این که ۲۱ درصد افزایش نسبت به شاهد نشان داد، اما از لحاظ آماری اختلاف معنی‌دار نبود. اثر استرس خشکی بر محتوای نسبی آب برگ کاهشی بود، به

1. Water Use Efficiency

2. Relative Water Content

Archive of SID

www.SID.ir

جدول ۲- تجزیه واریانس اثر میکوریز و خشکی بر روی روابط آبی، پرولین و قندهای محلول برگ و ریشه دو رقم پایه پسته

منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین						
		کارایی استفاده از آب	محتوای نسبی آب برگ	پتانسیل آوند چوبی ساقه	پرولین برگ	پرولین ریشه	قند محلول برگ	قند محلول ریشه
میکوریز	۲	۱/۲۰۷***	۴۲۱/۱۴۲*	۰/۵۴۶**	۰/۰۶۳*	۰/۰۹۲***	۰/۰۵۳***	۰/۰۱۲^{ns}
خشکی	۳	۰/۰۹۷**	۶۰۵/۳۱۸**	۰/۰۳۹^{ns}	۱/۶۳۵***	۰/۰۱۳**	۰/۰۱۸**	۰/۰۴۲*
میکوریز × خشکی	۶	۰/۰۵۱*	۵۹/۷^{ns}	۰/۱۴۳^{ns}	۰/۰۷۱**	۰/۰۲۲***	۰/۰۱۳**	۰/۰۰۶^{ns}
رقم	۱	۰/۱۱۱*	۸۷۰/۱۷۵*	۲/۹۸۱***	۰/۰۰۱^{ns}	۰/۰۲۴**	۰/۰۱۰^{ns}	۰/۰۰۰^{ns}
میکوریز × رقم	۲	/۰۲۰^{ns}	۷/۹۶۷^{ns}	۰/۲۲۰^{ns}	۰/۲۶۵***	۰/۰۰۹*	۰/۰۴۵***	۰/۰۳۴^{ns}
خشکی × رقم	۳	۰/۰۲۷^{ns}	۲۴/۱۷۴^{ns}	۰/۲۷۳*	۰/۰۴۶*	۰/۰۰۷*	۰/۰۱۱*	۰/۰۰۴^{ns}
میکوریز × خشکی × رقم	۶	۰/۰۵۲^{ns}	۲۸/۵۴۶^{ns}	۰/۱۰۹^{ns}	۰/۳۴۰***	۰/۰۰۸**	۰/۰۲۰***	۰/۰۰۴^{ns}
خطا	۴۸	۰/۰۱۸	۱۳۰/۸۵۶	۰/۰۸۶	۰/۰۱۶	۰/۰۰۲	۰/۰۰۳	۰/۰۱۱

*،**،***، به ترتیب اثر معنی‌دار در سطح ۵، ۱ و ۰/۱ درصد و ns اثر غیر معنی‌دار را نشان می‌دهند.

جدول ۳- مقایسه میانگین‌های اثرات متقابل میکوریز، تنش خشکی و رقم بر روابط آبی دو رقم پایه پسته

نوع قارچ	سطوح تنش	بادامی ریز زرند			قزوینی		
		کارایی استفاده از آب (میلی‌گرم بر میلی لیتر)	پتانسیل فشار آوندهای چوبی ساقه (MPa)	محتوای نسبی آب برگ (درصد)	کارایی استفاده از آب (میلی‌گرم بر میلی لیتر)	پتانسیل فشار آوندهای چوبی ساقه (MPa)	محتوای نسبی آب برگ (درصد)
شاهد	٪۱۰۰	۰/۵۷^{def}**	-۱/۰۰$^{a-e}$	۳۸/۸۴^{abc}	۰/۳۳^{fg}	-۰/۷۸$^{a-d}$	۳۴/۵۶^{abc}
	FC	(±۰/۰۴)*	(±۰/۳۴)	(±۹/۸۷)	(±۰/۰۲)	(±۰/۱۵)	(±۷/۸۳)
	٪۷۵	۰/۳۰^{g}	-۱/۱۰$^{c-f}$	۳۳/۹۵^{abc}	۰/۴۰^{efg}	-۰/۹۱$^{a-e}$	۱۸/۶۵^{c}
	FC	(±۰/۰۸)	(±۰/۱۵)	(±۷/۹۲)	(±۰/۰۴)	(±۰/۰۷)	(±۲/۶۴)
	٪۵۰	۰/۴۳^{efg}	-۱/۲۵^{def}	۳۰/۴۸^{abc}	۰/۴۷^{efg}	-۰/۹۰$^{a-e}$	۲۶/۵۴^{abc}
	FC	(±۰/۱۸)	(±۰/۱۳)	(±۹/۸۸)	(±۰/۰۸)	(±۰/۱۰)	(±۳/۰۷)
	٪۲۵	۰/۴۰^{efg}	-۱/۰۳$^{b-e}$	۲۰/۵۰^{bc}	۰/۴۴^{efg}	-۰/۸۶$^{a-e}$	۲۱/۵۲^{bc}
	FC	(±۰/۰۴)	(±۰/۰۸)	(±۱/۴۸)	(±۰/۱۰)	(±۰/۰۶)	(±۴/۱۶)
G. mosseae	٪۱۰۰	۰/۸۴^{abc}	-۰/۸۸$^{a-e}$	۴۱/۲۱^{abc}	۰/۶۵^{cde}	-۰/۵۳^{abc}	۳۵/۶۹^{abc}
	FC	(±۰/۰۲)	(±۰/۰۷)	(±۲/۹۱)	(±۰/۱۵)	(±۰/۱۴)	(±۲/۶۷)
	٪۷۵	۰/۸۶^{abc}	-۰/۹۰$^{a-e}$	۴۲/۵۱^{ab}	۰/۷۹$^{a-d}$	-۰/۴۳^{a}	۳۶/۲۹^{abc}
	FC	(±۰/۰۷)	(±۰/۱۰)	(±۱۰/۰۲)	(±۰/۰۳)	(±۰/۰۳)	(±۶/۸۸)
	٪۵۰	۰/۹۳^{ab}	-۰/۸۳$^{a-e}$	۳۴/۱۹^{abc}	۰/۸۹^{abc}	-۰/۴۳^{a}	۲۵/۶۷^{bc}
	FC	(±۰/۰۵)	(±۰/۱۸)	(±۹/۳۲)	(±۰/۰۱)	(±۰/۰۳)	(±۱/۸۹)
	٪۲۵	۰/۷۵^{bcd}	-۰/۹۳$^{a-e}$	۳۳/۴۸^{abc}	۰/۵۴$^{d-g}$	-۱/۰۸$^{c-f}$	۲۳/۰۹^{bc}
	FC	(±۰/۱۰)	(±۰/۱۲)	(±۹/۰۵)	(±۰/۰۱)	(±۰/۱۶)	(±۲/۲۹)
G. intraradices	٪۱۰۰	۰/۷۲^{bcd}	-۱/۰۰$^{a-e}$	۴۹/۰۵^{a}	۰/۹۱^{abc}	-۰/۶۲^{abc}	۴۱/۲۵^{abc}
	FC	(±۰/۰۵)	(±۰/۳۰)	(±۵/۳۸)	(±۰/۰۴)	(±۰/۱۱)	(±۷/۸۸)
	٪۷۵	۱/۰۵^{a}	-۱/۶۰^{f}	۴۲/۷۶^{ab}	۰/۹۱^{abc}	-۰/۵۰^{ab}	۳۲/۷۹^{abc}
	FC	(±۰/۰۰)	(±۰/۱۱)	(±۶/۵۶)	(±۰/۰۴)	(±۰/۰۵)	(±۳/۶۷)
	٪۵۰	۰/۸۷^{abc}	-۱/۶۰^{f}	۳۳/۹۹^{abc}	۰/۸۳^{abc}	-۰/۷۰$^{a-d}$	۲۷/۴۸^{abc}
	FC	(±۰/۰۹)	(±۰/۲۴)	(±۱۱/۵۶)	(±۰/۰۳)	(±۰/۲۶)	(±۳/۹۰)
	٪۲۵	۰/۸۴^{abc}	-۱/۰۳$^{b-e}$	۳۴/۲۹^{abc}	۰/۴۶^{efg}	-۰/۹۰$^{a-e}$	۲۸/۲۸^{abc}
	FC	(±۰/۰۹)	(±۰/۲۰)	(±۷/۱۵)	(±۰/۱۳)	(±۰/۰۹)	(±۱/۵۶)

* مقادیر مثبت و منفی نشان‌دهنده خطای استاندارد (SE ±) می‌باشد.

** میانگین‌های دارای حروف مشابه، از نظر آماری در سطح یک درصد معنی‌دار نمی‌باشند.

www.SID.ir

طوری که بهترین نتیجه با شاهد (سطح مطلوب آبیاری) به دست آمد که نسبت به تنش شدید خشکی تقریباً ۵۳ درصد افزایش داشت. در مجموع رقم بادامی نسبت به رقم قزوینی دارای محتوای نسبی آب برگ بیشتری برابر با ۲۴ درصد بود (جدول ۳).

روابط آبی اکثر گیاهان در هنگام مواجه شدن با تنش خشکی دچار تغییر می‌شود. گیاهان برای مقابله با تنش خشکی و جلوگیری از تعرق بیش از حد، روزنه‌های خود را می‌بندند. در این شرایط با کاهش تعرق، میزان جذب و انتقال آب از طریق ریشه‌ها و همچنین رشد و عملکرد گیاه کاهش می‌یابد (Levitt, 1980). با کاهش میزان پتانسیل فشار آوند چوبی در گیاه و محتوای نسبی آب در برگ گیاهان، کارایی استفاده از آب در گیاه کاهش می‌یابد. نتایج به دست آمده در پژوهش حاضر نیز در همین راستا قابل ارزیابی است. همزیستی میکوریز معمولاً کاهش در میزان پتانسیل آب برگ را در طول تنش خشکی به تعویق می‌اندازد (Auge, 2001; Wu & Xia, 2006). همچنین گزارش‌های وجود دارد که پتانسیل آب برگ گیاهان میکوریز نسبت به گیاهان غیرمیکوریز بعد از تنش خشکی سریع‌تر به حالت اولیه برمی‌گردد (Ruiz-lozano & Azcon, 1996). Auge (2004) بیان کرد که میکوریز احتمالاً از طریق تغییر در مرفولوژی ریشه و طویل کردن سیستم ریشه گیاه میزبان و افزایش سطح جذب از طریق ریسه‌های قارچ، میزان آب بیشتری جذب کرده و باعث بهبود روابط آبی گیاه میزبان می‌گردد. طبق نظریه Wu et al. (2007)، تجمع یون‌ها یا مولکول‌های آلی در واکوئل سلول‌های برگ تحت تنش خشکی، در گیاهان میکوریز بیشتر انجام می‌شود و باعث کاهش پتانسیل اسمزی سلول‌های برگ می‌گردد. تمام این تغییرات موجب تغییر نسبت آب در گیاهان میکوریزی می‌شود. علاوه بر موارد ذکر شده که در بهبود روابط آبی تأثیرگذار بودند، مکانیسم‌های دیگری نیز وجود دارد که به طور مستقیم و یا غیرمستقیم بر روی روابط آبی گیاهان میکوریز اثر می‌گذارند. از جمله این مکانیسم‌ها می‌توان به مکانیسم مرتبط با اندازه گیاه (Auge, 2001) و مکانیسم‌های تغذیه‌ای (Nagarajah & Ratnasuriya, 1978; Radin, 1990) اشاره کرد. در مجموع با توجه به مطالب و مکانیسم‌های ذکر شده و نقش میکوریز در بالا نگهداشتن میزان آب گیاه و تأثیر مثبت بر روی پارامترهایی مانند محتوای نسبی آب برگ، پتانسیل فشار آوند چوب و کارایی استفاده از آب؛ این نتایج با نتایج بدست آمده در پژوهش حاضر هم‌خوانی دارد.

تنظیم‌کننده‌های اسمزی

پرولین

نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که اثرات متقابل میکوریز، خشکی و رقم بر پرولین برگ و ریشه در سطح ۱ درصد معنی‌دار بود (جدول ۲). در همین راستا، مقایسه میانگین اثرات متقابل نشان داد که صرف نظر از اثر میکوریز و رقم پسته، تنش خشکی سبب افزایش میزان پرولین در برگ و ریشه نهال‌های پسته گردید. طبق جدول ۴ با افزایش سطوح خشکی، میزان پرولین در برگ افزایش یافت، به طوری که در تنش خشکی ملایم، تنش خشکی متوسط و تنش شدید خشکی به ترتیب میزان پرولین برگ ۱۰، ۱۱ و ۵۹ درصد نسبت به شاهد (سطح مطلوب آبیاری) افزایش نشان داد و بین سطوح خشکی نیز از لحاظ آماری اختلاف معنی‌داری وجود داشت. همچنین، با افزایش شدت خشکی از سطح مطلوب آبیاری تا تنش خشکی متوسط، میزان پرولین ریشه به طور معنی‌داری افزایش یافت، اما تنش شدید خشکی با بقیه سطوح از لحاظ آماری اختلاف معنی‌داری نداشت. با کاربرد میکوریز، میزان پرولین برگ نسبت به شاهد (M_1) کاهش نشان داد، به طوری که این کاهش در *G. mosseae* و *G. intraradices* به ترتیب ۱۱ و ۳۷ درصد بود. با کاربرد میکوریز، میزان پرولین در ریشه نهال‌های پسته بر خلاف آنچه که در برگ مشاهده شد، افزایش نشان داد. به طوری که میزان پرولین در ریشه گیاهان *G. mosseae* و *G. intraradices* نسبت به شاهد (بدون میکوریز) به ترتیب ۴۱ و ۵۲ درصد افزایش یافت (جدول ۴).

قندهای محلول

نتایج تجزیه واریانس داده‌ها در ارتباط با قندهای محلول نشان داد که اثرات متقابل میکوریز، خشکی و رقم بر قندهای محلول برگ در سطح ۱ درصد معنی‌دار بود، اما در ریشه تنها اثر خشکی معنی‌دار بود (جدول۲).

Archive of SID

www.SID.ir

جدول ۴- مقایسه میانگین‌های اثرات متقابل میکوریز، تنش خشکی و رقم بر روی پرولین و قندهای محلول گیاه

نوع قارچ	سطوح تنش	بادامی ریز زرند				قزوینی			
		پرولین (میکرومول بر گرم وزن تر نمونه)		قندهای محلول (میلی‌گرم بر گرم وزن تر نمونه)		پرولین (میکرومول بر گرم وزن تر نمونه)		قندهای محلول (میلی‌گرم بر گرم وزن تر نمونه)	
		برگ	ریشه	برگ	ریشه	برگ	ریشه	برگ	ریشه
شاهد	٪۱۰۰	۰/۱۱^{ef}**	۰/۲۱^{fgh}	۰/۹۵$^{d-g}$	۰/۳۰^{abc}	۰/۱۹^{def}	۰/۱۸^{gh}	۱/۴۳^{bcd}	۰/۴۱^{abc}
	FC	(±۰/۰۱)*	(±۰/۰۲)	(±۰/۰۵)	(±۰/۰۳)	(±۰/۰۶)	(±۰/۰۰)	(±۰/۱۷)	(±۰/۱۴)
	٪۷۵	۰/۲۲^{def}	۰/۲۱^{fgh}	۱/۶۵^{abc}	۰/۲۹^{abc}	۰/۲۲^{def}	۰/۱۹^{gh}	۰/۸۱$^{d-g}$	۰/۳۶^{abc}
	FC	(±۰/۰۰)	(±۰/۰۲)	(±۰/۲۴)	(±۰/۰۶)	(±۰/۰۵)	(±۰/۰۲)	(±۰/۰۵)	(±۰/۰۴)
	٪۵۰	۰/۱۳^{ef}	۰/۲۱^{fgh}	۲/۰۹^{a}	۰/۲۶^{bc}	۰/۱۳^{ef}	۰/۱۷^{h}	۰/۹۳$^{d-g}$	۰/۳۰^{abc}
	FC	(±۰/۰۰)	(±۰/۰۴)	(±۰/۳۶)	(±۰/۰۳)	(±۰/۰۲)	(±۰/۰۰)	(±۰/۱۰)	(±۰/۰۱)
	٪۲۵	۱/۳۲^{a}	۰/۲۶^{efg}	۱/۷۹^{ab}	۰/۴۳^{abc}	۰/۴۶^{c}	۰/۲۶^{efg}	۰/۹۱$^{d-g}$	۰/۴۹^{a}
	FC	(±۰/۱۱)	(±۰/۰۳)	(±۰/۴۱)	(±۰/۱۵)	(±۰/۰۲)	(±۰/۰۳)	(±۰/۱۰)	(±۰/۰۳)
G. mosseae	٪۱۰۰	۰/۱۰^{f}	۰/۳۷^{bc}	۰/۷۶^{efg}	۰/۳۸^{abc}	۰/۰۷^{f}	۰/۲۷^{efg}	۰/۹۲$^{d-g}$	۰/۳۲^{abc}
	FC	(±۰/۰۲)	(±۰/۰۲)	(±۰/۰۲)	(±۰/۱۰)	(±۰/۰۰)	(±۰/۰۳)	(±۰/۰۲)	(±۰/۰۲)
	٪۷۵	۰/۱۶^{def}	۰/۲۹$^{c-f}$	۰/۸۰$^{d-g}$	۰/۲۶^{bc}	۰/۱۰^{ef}	۰/۲۸^{def}	۰/۶۹^{efg}	۰/۳۲^{abc}
	FC	(±۰/۰۶)	(±۰/۰۲)	(±۰/۰۹)	(±۰/۰۰)	(±۰/۰۳)	(±۰/۰۱)	(±۰/۰۰)	(±۰/۰۳)
	٪۵۰	۰/۱۴^{ef}	۰/۵۲^{a}	۰/۵۶^{fg}	۰/۲۶^{bc}	۰/۲۱^{def}	۰/۲۸^{def}	۰/۹۹$^{d-g}$	۰/۳۱^{abc}
	FC	(±۰/۰۱)	(±۰/۰۲)	(±۰/۰۲)	(±۰/۰۰)	(±۰/۰۲)	(±۰/۰۲)	(±۰/۰۹)	(±۰/۰۷)
	٪۲۵	۰/۳۹^{cd}	۰/۵۱^{a}	۱/۲۲$^{b-e}$	۰/۳۴^{abc}	۰/۲۸^{de}	۰/۲۴^{fgh}	۲/۰۴^{a}	۰/۳۴^{ab}
	FC	(±۰/۰۶)	(±۰/۰۱)	(±۰/۴۴)	(±۰/۰۶)	(±۰/۲۳)	(±۰/۰۲)	(±۰/۲۶)	(±۰/۰۵)
G. intraradices	٪۱۰۰	۰/۱۴^{ef}	۰/۲۵^{fgh}	۰/۷۲^{efg}	۰/۳۱^{abc}	۰/۱۳^{ef}	۰/۲۶^{efg}	۰/۷۵^{efg}	۰/۲۸^{bc}
	FC	(±۰/۰۳)	(±۰/۰۴)	(±۰/۰۶)	(±۰/۰۶)	(±۰/۰۱)	(±۰/۰۳)	(±۰/۰۲)	(±۰/۰۰)
	٪۷۵	۰/۱۰^{ef}	۰/۳۷^{b}	۰/۷۴^{efg}	۰/۳۱^{abc}	۰/۰۹^{f}	۰/۳۹^{b}	۱/۱۹$^{c-f}$	۰/۲۹^{abc}
	FC	(±۰/۰۱)	(±۰/۰۳)	(±۰/۰۸)	(±۰/۰۲)	(±۰/۰۱)	(±۰/۰۳)	(±۰/۱۶)	(±۰/۰۳)
	٪۵۰	۰/۱۰^{ef}	۰/۳۶^{bcd}	۰/۹۸$^{d-g}$	۰/۳۲^{abc}	۰/۳۵^{cde}	۰/۳۶^{bcd}	۰/۵۳^{g}	۰/۲۴^{c}
	FC	(±۰/۰۳)	(±۰/۰۴)	(±۰/۰۹)	(±۰/۰۳)	(±۰/۱۵)	(±۰/۰۱)	(±۰/۰۳)	(±۰/۰۴)
	٪۲۵	۰/۷۴^{b}	۰/۳۴$^{b-e}$	۱/۲۵$^{b-e}$	۰/۴۷^{ab}	۰/۳۱$^{c-f}$	۰/۲۹^{def}	۰/۶۹^{efg}	۰/۳۰^{abc}
	FC	(±۰/۰۶)	(±۰/۰۲)	(±۰/۲۷)	(±۰/۰۴)	(±۰/۱۰)	(±۰/۰۱)	(±۰/۰۴)	(±۰/۰۴)

* مقادیر مثبت و منفی نشان‌دهنده خطای استاندارد (SE ±) می‌باشد.

** میانگین‌های دارای حروف مشابه از نظر آماری در سطح یک درصد معنی‌دار نمی‌باشند.

به طور کلی با افزایش تنش خشکی، میزان قندهای محلول برگ و ریشه افزایش یافتند، هر چند بین سطوح مختلف خشکی به ویژه بین سطوح مطلوب آبیاری، تنش خشکی ملایم و تنش خشکی متوسط از لحاظ آماری اختلافی مشاهده نشد. با کاربرد میکوریز، میزان قندهای محلول در برگ به ویژه در رقم بادامی کاهش پیدا کرد، اما در رقم قزوینی اختلاف چندانی بین گیاهان شاهد (بدون میکوریز) و میکوریز وجود نداشت. به طور مثال در *G. mosseae* و *G. intraradices* در تنش متوسط خشکی، میزان قندهای محلول برگ کاهش یافت، به طوری که نسبت به شاهد (بدون میکوریز) و در همین سطح خشکی به ترتیب ۹۴ و ۱۰۲ درصد کاهش نشان داد. بر اساس نتایج موجود در جدول تجزیه واریانس (جدول ۲)، بین دو رقم بادامی و قزوینی در میزان پرولین برگ و قندهای محلول برگ و ریشه از لحاظ آماری اختلاف معنی‌داری مشاهده نشد، اما در میزان پرولین ریشه این اختلاف معنی‌دار بود، به طوری که بیشترین میزان پرولین در رقم بادامی ریز زرند مشاهده گردید.

گیاهان با روش‌های گوناگونی در برابر تنش خشکی مقاومت می‌کنند. در تنش خشکی فعالیت‌های فیزیولوژیکی گیاه به طور مستقیم و یا غیرمستقیم دچار اختلال می‌گردد، زیرا وجود فشار تورژسانس بالای سلولی برای انجام فعالیت‌های مهم فیزیولوژیکی از جمله

www.SID.ir

رشد سلول‌ها و حرکات روزنه‌ای ضروری است (Turner, 1986). گیاهان با استفاده از مکانیسم‌های متفاوت، فشار تورژسانس سلول‌های خود را بالا نگه می‌دارند. از جمله مکانیسم‌های کارآمد برای حفظ فشار تورژسانس در شرایط تنش خشکی، تنظیم اسمزی است (Yordanov et al., 2003). گیاهان غلظت بعضی از متابولیت‌ها را با استفاده از این مکانیسم در سلول‌های خود افزایش می‌دهند (Bohnert & Jensen, 1996). ترکیباتی که در تنظیم اسمزی مؤثرند، عمدتاً قندهای محلول، پتاسیم، اسیدهای آلی و اسیدهای آمینه از جمله پرولین می‌باشند (Heuer, 1999). پژوهش حاضر که بر روی دو رقم پسته تحت تنش خشکی انجام شد، نشان داد که با افزایش تنش خشکی میزان پرولین و قندهای محلول در برگ گیاهان افزایش پیدا کرد. این نتایج با نتایج Sanchez et al. (1998) و Irigoyen et al. (1992) مطابقت دارد.

در ارتباط با نقش میکوریز بر میزان پرولین و قندهای محلول در تنش خشکی، گزارش‌ها متعددی وجود دارد. بعضی از محققین بر این باورند که میکوریز باعث افزایش پرولین و قندهای محلول در برگ گیاهان میزبان می‌شود و دلیل این امر را این گونه بیان می‌کنند که این ترکیبات با تجمع در سلول، باعث کاهش پتانسیل آبی برگ شده و گیاه را از صدمات تنش خشکی محافظت می‌کنند (Subramanian et al., 1997; Wu et al., 2007; Khalafallah & Abo-Ghalia, 2008). برخی از پژوهشگران نیز معتقدند که میکوریز میزان پرولین و قندهای محلول را در برگ گیاهان میزبان نسبت به گیاهان بدون میکوریز در شرایط تنش خشکی کاهش می‌دهد. معمولاً گیاهان میکوریز با استفاده از روابط آبی و تغذیه بهتر نسبت به گیاهان بدون میکوریز، قادرند از شرایط تنش خشکی به طور موقت فرار کنند و کمتر دچار آسیب شوند و در نتیجه میزان پرولین و قندهای محلول نسبت به گیاهان بدون میکوریز، افزایش کمتری نشان می‌دهد (Davies et al., 1992; Ruiz-lozano & Azcon, 1996; Porcel & Ruiz-Lozano, 2004). Schellenbaum et al. (1998) گزارش کردند که همزیستی با قارچ میکوریز به طور معنی‌داری بر تجمع کربوهیدرات‌های محلول در گیاه تنباکو تحت شرایط خشکی تأثیر می‌گذارد. به این صورت که میزان فروکتوز و گلوکز کمتری در برگ گیاهان میکوریز نسبت به غیرمیکوریز، تحت شرایط خشکی تجمع می‌یابد. ایشان همچنین اظهار داشتند که میکوریز تحت شرایطی که فتوسنتز محدود است، به عنوان یک رقابت‌کننده قوی با ریشه در دریافت کربوهیدرات‌ها رقابت می‌کند. همانطور که نتایج جدول ۴ نشان می‌دهد، میزان پرولین در ریشه گیاهان میکوریز افزایش نشان داد. احتمالاً میکوریز با افزایش پرولین در ریشه، باعث کاهش پتانسیل آب در سلول‌های ریشه می‌شود و جذب آب را افزایش می‌دهد که در نتیجه گیاهان کمتر دچار تنش می‌شوند. این نتایج با نتایج (Porcel & Ruiz-Lozano, 2004) هم‌خوانی دارد.

نتیجه‌گیری کلی

بر اساس نتایج به دست آمده در این پژوهش، اگرچه با افزایش شدت تنش خشکی از سطح مطلوب آبیاری تا تنش شدید خشکی، رشد رویشی کاهش یافت، این کاهش تا تنش خشکی متوسط (۵۰٪FC) چندان چشمگیر نبود. اما زمانی که گیاهان در معرض تنش شدید خشکی قرار گرفتند، عملکرد به طور قابل ملاحظه‌ای نسبت به شاهد (سطح مطلوب آبیاری) کاهش نشان داد. همچنین نتایج نشان داد که در بین دو رقم، رقم بادامی ریز زرند نسبت به رقم قزوینی از رشد بهتری در شرایط تنش خشکی برخوردار بود و ماده خشک بالاتری را تولید نمود. در نتیجه رقم بادامی در این پژوهش نسبت به رقم قزوینی در شرایط تنش خشکی مقاوم‌تر تشخیص داده شد. در این پژوهش استفاده از هر دو گونه *G. mosseae* و *G. intraradices* نسبت به شاهد (بدون میکوریز) مثبت ارزیابی شد، هر چند که *G. intraradices* از عملکرد بهتری برخوردار بود. همین طور این نکته قابل ذکر است که رقم بادامی، رابطه همزیستی مؤثرتری با دو گونه میکوریز به ویژه با *G. intraradices* برقرار کرد، به طوری که در نتایج مربوط به رشد رویشی، قابل مشاهده است. درصد آلودگی ریشه گیاهان پسته که در گزارشات قبلی در حد متوسط گزارش شده بود، در این پژوهش بیش از ۹۰ درصد در ریشه‌های نهال‌های هر دو رقم پسته ثبت

Archive of SID

www.SID.ir

گردید (اطلاعات نشان داده نشده است).

سپاسگزاری

از دانشگاه ولی‌عصر(عج) رفسنجان به خاطر حمایت مالی این پژوهش و موسسه تحقیقات پسته کشور به خاطر تهیه بذرها و از جناب آقای دکتر ابراهیم صداقتی برای تهیه دو گونه میکوریز تشکر و قدردانی می‌گردد.

REFERENCES

1. Abdelhafez, A. A. & Abdel-Monsief, R. A. (2006). Effects of VA Mycorrhizal Inoculation on Growth, Yield and Nutrient Content of Cantaloupe and Cucumber under Different Water Regimes. *Journal of Agriculture and Biological Sciences*, 2(6), 503-508.
2. Abdolahi Ezzatabadi, M. (1996). *Economic evalution of methods of agricultural water provition in rafsanjan city*. M. Sc. Thesis, Shiraz Univercity. (In Farsi).
3. Aliasgharzad, N., Neyshabouri, M. R. & Salimi, GH. (2006). Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and *Bradyrhizobium japonicum* on drought stress of soybean. *Biologia, Bratislava*, 19, 324-328.
4. Auge, R. M. (2001). Water relations, drought and vesicular-arbuscular myocrrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*, 11, 3-42.
5. Auge, R. M. (2004). Arbuscular mycorrhizae and soil/plant water relations. *Canadian Journal of Soil Science*, 373-381.
6. Bohnert, H. J. & Jensen, R. G. (1996). Strategies for engineering water-stress tolerance in plants. *Trends in Biotechnology,* 14, 89-97.
7. Caracava, F., Barea, J. M. & Roldan, A. (2002). Synergistic influence of arbuscular myocrrhizal fungus and organic amendment on *Pistacia lentiscus* L. seedling afforested a degraded semi-arid soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 34, 1139-1145.
8. Clark, R. B. & Zeto, S. K. (2000). Mineral acquisition by arbuscular mycorrhizal plants. *Plant Nutrition*, 23, 867-902.
9. Davies, F. T., Potter, J. R. & Linderman, R. G. (1992). Mycorrhizal and repeated drought exposure affect drought resistance and extraradical hyphae development of pepper plant independent of plant size and nutrient content. *Plant Physiology*, 139, 289-294.
10. Gheibi, M. B. & Javadi Khosraghi, S. (2006). *Applicable basis of pistachio orchards cultivation and maintenance*. Applicable agricultural science publication, pp. 100. (In Farsi).
11. Heuer, B. (1999). Osmoregulatory role of proline in plants exposed to environmental stresses. In M. Pessarakli (Ed.), *Handbook of Plant and Crop Stress*. (pp. 675-695). Mareel Dekker Inc, New York.
12. Hu, Y. & Schmidhalter, U. (2005). Drought and salinity: A comparison of their effects on mineral nutrition of plants. *Plant Nutrition*, 168, 541-549.
13. Irigoyen, J. J., Emerich, D. W. & Sanchez-Diaz, M. (1992). Water stress induced changes in concentrations of proline and total soluble sugars in nodulated alfalfa (*Medicago Sativa*) plants. *Physiologia Plantarum*, 84, 67-72.
14. James, B., Rodel, D., Lorettu, U., Reynaldo, E. & Tariq, H. (2008). Effect of vesicular arbescular mycorrhiza (VAM) fungi inoculation on coppicing ability and drought resistance of *Senna Spectabilis*. *Pakistan Journal of Botany*, 40(5), 2217-2224.
15. Kafkas, S. & Ibrahim, O. (2009). Various mycorrhizal fungi enhance dry weights, P and Zn uptake of four *Pistacia* species. *Plant Nutrition*, 32, 146-159.
16. Karkanis, A., Bilalis, D. & Efthimiadou, A. (2011). Architectural plasticity, photosynthesis and growth responses of velvetleaf (*Abutilon theophrasti* Medicus) plants to water stress in a semi-arid environment. *Australian Journal of Crop Science*, 5(4), 369-374.
17. Khalafallah, A. A. & Abo-Ghalia, H. H. (2008). Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on the metabolic products and activity of antioxidant system in wheat plants subjected to short-term water stress, followed by recovery at different growth stages. *Journal of Applied Sciences Research*, 4(5), 559-569.
18. Kijkar, S. (1991). *Producing rooted of Eucalyptus camaldulensis*. AASEAN-Canada forest tree seed center project handbook. pp: 25.
19. Levitt, J. (1980). *Responses of plants to environmental stresses. II.Water, radiation, salt, and other stresses*. Academic Press, New York. pp: 3-53.
20. Liu, F., Jensen, S. R. & Andersen, M. N. (2004). Drought stress effect on carbohydrate concentration in soybean leaves and pods during early reproductive development: its implication in altering pod set. *Field Crops Research*, 86, 1-13.
21. Mizoguchi, T. (1992). Effects of inoculation of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on growth and nutrient uptake of non-nodulated *Acacia* spp. seedlings in two soil water regimes. *Journal of Japanese*

Archive of SID

www.SID.ir

Society for Horticultural Science, 74, 409-419.
22. Nagarajah, S. & Ratnasuriya, G. B. (1978). The effect of phosphorus and potassium deficiencies on transpiration in tea (*Camellia sinensis*). *Plant Physiology*, 42, 103-108.
23. Panwar, J. D. S. (1993). Response of VAM and *Azospirillum* inoculation to water status and grain yield in wheat under water stress conditions. *Indian Journal of Plant Physiology*, 36, 41-43.
24. Paquin, R. & Lechasseur, P. (1979). Observations sur une methode dosage de la proline libre dans les extraits de plantes. *Canadian Journal of Botany*, 57, 1851-1854.
25. Phillips, J. & Hayman, D. (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.
26. Porcel, R. & Ruiz-Lozano, J. M. (2004). Arbuscular myocrrhizal influence on leaf water potential, solute accumulation and oxidative stress in soybean plant subjected to drought stress. *Experimental Botany*, 55, 1743-1750.
27. Radin, J. W. (1990). Responses of transpiration and hydraulic conductance to root temperature in nitrogen- and phosphorus-deficient cotton seedlings. *Plant Physiology*, 92, 855-857.
28. Ruiz-lozano, J. M. & Azcon, R. (1996). Mycorrhizal colonization and drought stress as factors affecting nitrate ridoctase activity in lettuce plant. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 60, 175-181.
29. Salamat, A. & Aleyasin, M. (2002). *Guide on encounter against drought*. Department of young experts, Published by irrigation and drainage commitee of Iran. (In Farsi)
30. Sanchez, F. J., Manzanares, M., Deandres, E. F., Tenorio, J. L. & Ayerbe, L. (1998). Turger maintenance, osmotic adjustment and soluble sugar and proline accumulation in 49 pea cultivars in response to water stress. *Field Crops Research*, 59, 225-235.
31. Schellenbaum, L., Muller, J., Boller, T., Wiemken, A. & Schuepp, H. (1998). Effectes of drought on non-mycorrhizal and mycorrhizal maize: change in the pools of non-structural carbohydrates, in the activites of invertase and trehalose, and in the pools of amino acid and imino acids. *New Phytologist*, 138, 59-66.
32. Selvaraj, T. H. & Chellappan, P. (2006). Arbuscular mycorrhizae: A diverse personality. *Journal of Central European Agriculture*, 7, 349-358.
33. Song, H. (2005). Effects of VAM on host plant in the condition of drought stress and its Mechanisms. *Electronic Journal of Biology*, 1(3), 44-48.
34. Subramanian, K. S., Charest, C., Dwyer, L. M. & Hamilton, R. Z. (1997). Effects of mycorrhizal arbuscular on leaf water potential, sugar content, and P content during drought and recovery of maize. *Canadian Journal of Botany*, 75, 1582-1591.
35. Tajabadi Pour, A. (2000). *Methods of plantation and production of pistachio seedling*. Deputy of Horticulture (Ministry of Jahad Agriculture) Publication, 1-5. (In Farsi).
36. Tajabadi Pour, A. (2005). *Effect of soil application of potassium on relative resistance of three pistachio cultivars against salt and drought stress*. Ph. D. thesis, Soil Science Department, Faculty of Agriculture, Shiraz University. (In Farsi).
37. Turner, N. C. (1981). Techniques and experimental approaches for the measurement of plant waer status. *Plant and Soil*, 58, 339-366.
38. Turner, N. C. (1986). Adaptation to water deficits: A changing perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, 13, 175-190.
39. 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.
40. Wu, Q. S., Xia, R. X. & Zou, Y. N. (2007). Osmotic solute responses of mycorrhizal citrus (*Poncirus trifoliata*) seedlings to drought stress. *Plant Physiology*, 29, 543-549.
41. Yordanov, I., Velikova, V. & Tsonev, T. (2003). Plant responses to drought and stress tolerance. *Plant Physiology*, 187-206.

Archive of SID

www.SID.ir