

تأثیر قارچ ریشه آربسکولار بر برخی شاخص‌های رشدی و فیزیولوژیکی در انگور رقم پرلت در شرایط دمای بالا

فاطمه شاهسوندی^۱ و سعید عشقی^{۲*}

۱ و ۲. دانشجوی دکتری و استاد، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شیراز، شیراز، ایران

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۴/۱/۲۹ - تاریخ پذیرش: ۱۳۹۴/۳/۵)

چکیده

دمای بالا از جمله عامل‌های محیطی محدودکننده رشد گیاه در بسیاری از مناطق است. بنابراین با روند رو به افزایش پدیده گرم شدن کره زمین در سال‌های اخیر، بررسی تأثیر دمای بالا در رقم‌ها و گونه‌های مختلف و ارائه راهکارهایی در جهت بهبود تحمل گیاهان اهمیت زیادی دارد. در این پژوهش تأثیر قارچ ریشه آربسکولار (میکوریزا) بر برخی صفات فیزیولوژیکی و ریخت‌شناختی (مورفولوژیکی) یا شاخص‌های رشدی در انگور رقم پرلت در سه سطح دمایی شامل ۲۵، ۴۰ و ۴۵ درجه سلسیوس، بررسی شد. آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح کامل تصادفی با چهار تکرار انجام گرفت. بر پایه نتایج به دست آمده کارایی فتوشیمیایی نظام نوری ۲ (فتوسیستم II) در گیاهان بدون مایه‌کوبی با قارچ در دمای ۴۵ درجه سلسیوس به میزان زیادی کاهش یافت. شاخص سبزیگی نیز در دمای ۴۰ و ۴۵ درجه سلسیوس در حالت مایه‌کوبی نکردن با قارچ کاهش یافت، در حالی که این کاهش در گیاهان مایه‌کوبی شده با قارچ کمتر بود. درصد کلنیزاسیون ریشه با قرار گرفتن گیاهان در معرض دمای ۴۵ درجه به طور معنی‌داری کاهش یافت. به طور کلی تلقیح گیاهان با قارچ ریشه آربسکولار تا حدی باعث بهبود تحمل به شرایط تنش دمایی در انگور رقم پرلت شد.

واژه‌های کلیدی: انگور، شاخص سبزیگی، کلنیزاسیون ریشه، نظام نوری ۲.

Effect of mycorrhizal fungus on some growth and physiological indeices in 'Perlette' grapevine under high temperature stress

Fatemeh Shahsavandi¹ and Saeid Eshghi^{2*}

1, 2. Ph.D. Student, and Professor, Faculty of Agriculture, Shiraz University, Shiraz, Iran

(Received: Apr. 18, 2015 - Accepted: May, 26, 2015)

ABSTRACT

High temperature is the most important limiting factor for plant growth in many regions. This problem is very serious because of a heading global warming phenomenon. So study of high temperature effects on different cultivars and species and finding out solution to improve plant tolerance is necessary. In this research, effect of mycorrhizal arbuscular fungus on some physiological traits of grapevine (Perlette cultivar) subjected to three temperature (25°C, 40°C, 45°C) was evaluated. The experiment was conducted as a factorial experiment based on completely randomized desing with four replications. The results indicated that photosystem II photochemical efficiency and chlorophyll index were reduced in vines subjected to 45°C without mycorrhizal fungus inoculation. Whereas this parameters were not significantly affected in vines inoculated by this fungus. In general, in 'Perlette' grapevine, inoculation by mycorrhizal had significant effect on tolerance improvment to high temperature stress.

Keywords: *Vitis*, chlorophyll index, photosystem II, root colonization.

مقدمه

انگور از جمله مهم‌ترین میوه‌هایی است که قدمتی بسیار طولانی دارد و از نظر میزان تولید پس از مرکبات، موز و سیب، چهارمین میوه مهم جهان به شمار می‌آید (FAO, 2012). رقم پرلت رقمی زودرس و سفیدرنگ، بی‌دانه با طعم و عطر ملایم و خوشه‌های بلند است که عملکرد بالایی نیز دارد (Ebadi & Hadadinezhad, 2014). کشت و کار آن در مناطق جنوبی کشور در حال گسترش است.

بر پایه گزارش IPCC (Intergovernmental Panel on Climatic Change) میانگین دمای جهانی ۰/۳ درجه سلسیوس در هر دهه افزایش می‌یابد که به حدود ۱ و ۳ درجه سلسیوس در سال‌های ۲۰۲۵ و ۲۱۰۰ خواهد رسید. دمای بالا یکی از مهم‌ترین عامل‌های زیست‌محیطی مؤثر بر رشد و بهره‌وری گیاهان است (Havaux, 1993). این عامل بر همه مراحل رشد گیاه اثر می‌گذارد، اگرچه آستانه تحمل گرما در مرحله‌های مختلف رشد و نمو متفاوت است (Wahid et al., 2007). بازدارندگی نورساخت (فتوسنتز) به واسطه دمای بالا به اختلال در فعالیت انتقال الکترون و به‌ویژه مهار فعالیت نظام نوری ۲ (فتوسیستم II) نسبت داده می‌شود (Liu et al., 2012). هنگامی که یک فوتون توسط یک مولکول سبزینه (کلروفیل) جذب می‌شود یک الکترون برانگیخته می‌شود این مولکول به سه روش انرژی را مصرف می‌کند، این انرژی ممکن است به گرما تبدیل شود یا در فرآیندهای فتوشیمیایی استفاده و یا می‌تواند دوباره به صورت یک فوتون با طول موج بلندتر در فرآیندی به نام پرتوافشانی یا درخشندگی (فلورسانس) ساطع شود، کاهش در میزان درخشندگی می‌تواند باعث افزایش در تبدیل انرژی به گرما یا افزایش فعالیت فتوشیمیایی شود. درخشندگی به عنوان یک وسیله برای اندازه‌گیری کارایی نورساخت و به‌ویژه نظام نوری ۲ است، که برای بیان درخشندگی سبزینه از رابطه F_v/F_m استفاده می‌شود. در بررسی تأثیر دمای بالا بر انگور دیده شد که دمای بالا کارایی نورساخت و وزن خشک گیاه را کاهش داد (Kadir et al., 2007).

در پژوهشی دیگر بر گونه‌ای چمن چندساله دمای بالا کارایی فتوشیمیایی نظام نوری ۲ و میزان زیست‌توده گیاهان را کاهش داد (Xu & Zhou, 2006).

قارچ‌ریشه (میکوریزا)های آربسکولار گروه مهمی از قارچ‌ها هستند که توانایی همزیستی با گیاهان را دارند. این قارچ‌ها نه تنها رشد گیاه را افزایش می‌دهند، بلکه باعث افزایش مقاومت آن‌ها به تنش‌های زیستی و غیرزیستی مانند، دمای بالا، دمای پایین (Charest et al., 1993) و تنش خشکی (Augé, 2001) می‌شوند. در اثر توسعه نظام ریشه‌ای و بهبود جذب آب و عناصر غذایی، سامانه دفاعی گیاه تقویت شده و آسیب‌های اکسایشی کاهش می‌یابد (Song, 2005). بررسی‌ها نشان داد قارچ ریشه آربسکولار با کاهش پراکسیداسیون لیپیدی و نفوذپذیری غشا، افزایش تجمع مواد تنظیم‌اسمزی و فعالیت آنزیم‌های ضد اکسایشی آسیب‌های ناشی از دمای بالا روی گیاه ذرت را کاهش می‌دهد و از این رو تحمل گیاه به دمای بالا را افزایش می‌دهد و سبب افزایش زیست توده و رشد گیاه میزبان می‌شود (Zhu et al., 2010). اثرگذاری‌های نامطلوب تنش دمای بالا را می‌توان با به‌کارگیری گیاهانی که با دست‌ورزی ژنتیکی تحمل آن‌ها به دماهای بالا بهبود یافته، کاهش داد (Wahid et al., 2007). برای این منظور درک کاملی از پاسخ‌های فیزیولوژیکی گیاهان به دمای بالا، سازوکارهای تحمل به گرما و ارائه راهکارهای ایجاد تحمل به گرما ضروری است. از این رو در این پژوهش به بررسی پاسخ‌های رشدی و فیزیولوژیکی انگور رقم پرلت در شرایط تنش دمای بالا و نقش قارچ‌ریشه آربسکولار در این شرایط پرداخته شده است.

مواد و روش‌ها

این آزمایش از اسفند ۱۳۹۱ تا شهریور ۱۳۹۲ در گلخانه پژوهشی بخش علوم باغبانی دانشکده کشاورزی دانشگاه شیراز و گلخانه پژوهشی مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی استان فارس-زرقان (دمای گلخانه 25 ± 1 درجه سلسیوس و رطوبت نسبی 40 ± 5 درصد) انجام شد. در این پژوهش نهال‌های یک‌ساله به دست‌آمده از

قلمه‌های ریشه‌دار شده رقم پرلت از نهالستانی تجاری تهیه شد. هر گلدان پلاستیکی ۶ کیلوگرم خاک مزرعه داشت. برای مایه‌کوبی از قارچ‌ریشه آربسکولار (*Glomus etunicatum*) استفاده شد. مایه تلقیح شامل هاگ، ریشه (هیف) و قطعه‌های ریشه‌ای (ریشه سورگوم که به‌عنوان گیاه تله استفاده شده بود) به میزان ۵۰ گرم به ازای هر گلدان با خاک پیرامون ریشه‌ها در زمان کشت آمیخته شد. پس از کاشت نهال‌ها، آبیاری اولیه انجام شد و در اردیبهشت ماه عملیات قیمرزنی، تک شاخه کردن و یکنواخت کردن نهال‌ها انجام شد. تغذیه نهال‌ها با کود کامل (غلظت یک در هزار) صورت گرفت. نهال‌ها هر دو روز یک‌بار در حد ظرفیت مزرعه آبیاری شدند. تیمار دمای بالا پس‌ازاینکه گیاهان به مرحله ۱۰ تا ۱۲ برگی رسیدند (سه ماه پس از کاشت نهال‌ها) اعمال شد. تیمارها شامل دو سطح مایه‌کوبی با قارچ‌ریشه آربسکولار و شاهد و سه سطح دمایی 25 ± 1 ، 40 ± 1 و 45 ± 1 درجه سلسیوس بودند و در هر تیمار چهار گلدان (تکرار) وجود داشت. تیمار دمای بالا در دو روز از ساعت ۱۰ صبح تا ۲ عصر روی گیاهان اعمال شد. اندازه‌گیری برخی ویژگی‌ها (شاخص سبزیگی، درخشندگی سبزینه و میزان پرولین) بی‌درنگ پس از پایان دوره تیمار دمای بالا ارزیابی شد و دیگر ویژگی‌ها در پایان آزمایش اندازه‌گیری شد.

وزن تر و خشک اندام‌های هوایی با ترازوی دیجیتال اندازه‌گیری شد. برای اندازه‌گیری شاخص سبزیگی در گلخانه از دستگاه سبزینه‌متر SPAD-502 ساخت شرکت Minolta کشور ژاپن استفاده شد. برای اندازه‌گیری درخشندگی برگ‌ها از دستگاه درخشندگی‌سنج (فلوری‌متر) مدل OS-30p ساخت کشور آمریکا استفاده شد. برای این منظور روی برگ چهارم هر یک از تاک‌ها یک گیره مخصوص به مدت پانزده دقیقه قرار داده شد (به این ترتیب برگ با شرایط تاریکی سازگار شد) سپس با استفاده از دستگاه درخشندگی‌سنج میزان درخشندگی سبزینه هر برگ ثبت شد. کمترین درخشندگی (F_0)، بیشترین درخشندگی (F_m)، درخشندگی متغیر (F_v) و کارایی فتوشیمیایی نظام نوری ۲ (F_v/F_m) محاسبه شد. برای اندازه‌گیری کلنیزاسیون ریشه (Root

$$\text{Proline } (\mu\text{M g}^{-1} \text{ fresh wt.}) = \frac{M \times T \times W}{115/5} \times 1000$$

Kadir *et al.* (۲۰۱۵) است در حدود ۰/۸۵ به طور معمول در حدود ۰/۸۵ است (Kadir *et al.*, 2007).

جدول ۱. تأثیر قارچ و دما بر میزان وزن تر اندام‌های هوایی انگور (گرم)

Table 1. The effect of fungus and temperature on shoot fresh weight (g) of grapevine

Temperature	Inoculated with fungus	Control	Mean
25	63 ^{ab*}	57 ^c	60 ^B
40	67 ^a	64 ^{ab}	65 ^A
45	62 ^{abc}	60 ^{bc}	61 ^{A^B}
Mean	64 ^A	60 ^B	-

* میانگین‌های با حرف‌های ناهمسان (حرف‌های کوچک مربوط به برهمکنش، حرف‌های بزرگ مربوط به اثرگذاری اصلی) در سطح ۵ درصد آزمون LSD تفاوت معنی‌دار دارند.

* Means with different letters (small letters refer to interaction effects and capital letters refer to main effects) are significant according to the Least Significant Difference (LSD) test ($P \leq 0.05$).

جدول ۲. تأثیر قارچ و دما بر میزان وزن خشک (گرم) اندام‌های هوایی انگور

Table 2. The effect of fungus and temperature on shoot dry weight (g) of grapevine

Temperature	Inoculated with fungus	Control	Mean
25	30 ^{a*}	26 ^b	28 ^A
40	29 ^{ab}	29 ^{ab}	29 ^A
45	29 ^{ab}	29 ^{ab}	29 ^A
Mean	29 ^A	28 ^A	-

* میانگین‌های با حرف‌های ناهمسان (حرف‌های کوچک مربوط به برهمکنش، حرف‌های بزرگ مربوط به اثرگذاری اصلی) در سطح ۵ درصد آزمون LSD تفاوت معنی‌دار دارند.

* Means with different letters (small letters refer to interaction effects and capital letters refer to main effects) are significant according to the Least Significant Difference (LSD) test ($P \leq 0.05$).

جدول ۳. تأثیر قارچ و دما بر کارایی فتوشیمیایی نظام نوری ۲ در برگ انگور

Table 3. The effect of fungus and temperature on photosystem II efficiency of grapevine leaves

Temperature	Inoculated with fungus	Control	Mean
25	0.81 ^{a*}	0.79 ^{ab}	0.8 ^A
40	0.73 ^{bc}	0.76 ^{b-c}	0.75 ^B
45	0.73 ^c	0.66 ^d	0.7 ^C
Mean	0.76 ^A	0.74 ^A	-

* میانگین‌های با حرف‌های ناهمسان (حرف‌های کوچک مربوط به برهمکنش، حرف‌های بزرگ مربوط به اثرگذاری اصلی) در سطح ۵ درصد آزمون LSD تفاوت معنی‌دار دارند.

* Means with different letters (small letters refer to interaction effects and capital letters refer to main effects) are significant according to the Least Significant Difference (LSD) test ($P \leq 0.05$).

درخشندگی سبزینه به‌طور غیرمستقیم تغییرپذیری نورساخت را بیان می‌کند. کاهش نسبت Fv/Fm در اثر تنش دمایی بالا می‌تواند به این دلیل باشد که در شرایط ثبات غلظت دی‌اکسیدکربن فعالیت اکسیژنازی روبیسکو

که در آن:

M = عدد خوانده‌شده با دستگاه طیف‌سنج نوری پس از قرار دادن در معادله استاندارد پرولین

T = حجم تولوئن مورد استفاده

W = وزن نمونه برگ مورد استفاده

آزمایش به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح کامل تصادفی با چهار تکرار انجام شد. تجزیه آماری داده‌ها با نرم‌افزار SAS (Version 9.1) صورت گرفت. مقایسه میانگین‌ها با آزمون LSD در سطح معنی‌داری ۵ درصد مقایسه شد.

نتایج و بحث

به‌طور کلی گیاهان مایه‌کوبی شده با قارچ وزن تر اندام‌های هوایی بیشتری نسبت به شاهد داشتند. در گیاهان مایه‌کوبی شده با قارچ افزایش دما تأثیری بر وزن تر اندام‌های هوایی نداشت (جدول ۱). افزایش زیست‌توده گیاهی را می‌توان به بهبود جذب عناصر غذایی و بهتر شدن روابط آبی و به دنبال آن افزایش نورساخت نسبت داد (Singh *et al.*, 2012). مایه‌کوبی با قارچ و دمای ۴۰ و ۴۵ درجه سلسیوس اثری بر وزن خشک اندام‌های هوایی در انگور رقم پرلت نداشت (جدول ۲).

نسبت Fv/Fm بیشینه کارایی فتوشیمیایی نظام نوری ۲ را نشان می‌دهد و یک ویژگی مهم برای تعیین وضعیت دستگاه نورساختی در شرایط نرمال و تنش است. تنش‌های محیطی که کارایی نظام نوری ۲ را تحت تأثیر قرار می‌دهند، باعث کاهش نسبت Fv/Fm می‌شوند. در این پژوهش نیز نتایج نشان داد با افزایش دما به ۴۵ درجه سلسیوس کارایی فتوشیمیایی نظام نوری ۲ (نسبت Fv/Fm) در گیاهان در هر دو شرایط مایه‌کوبی با قارچ و شاهد کاهش یافت. اما این کاهش در گیاهان تلقیح‌شده با قارچ به‌طور معنی‌داری نسبت به شاهد کمتر بود و وجود قارچ تا حدودی باعث افزایش تحمل گیاه به شرایط دمایی بالا شد (جدول ۳). نسبت Fv/Fm به‌عنوان یک شاخص مهم در تعیین میزان تنش در گیاهان به کار می‌رود. مرکز واکنش نظام نوری ۲ حساس‌ترین مرکز واکنش در نورساخت به دما است. پژوهش‌ها نشان داده است که در برگ‌های سالمی که در شرایط تنش نباشند میزان

نتایج این پژوهش نشان داد میزان فسفر در گیاهان مایه‌کوبی‌شده با قارچ بیشتر بود (جدول ۵) افزایش سرعت جذب فسفر توسط گیاه میزبان به دلیل حضور انشعاب‌های فراوان ریشه‌های درونی قارچ‌ریشه آربسکولار در درون یاخته‌های پوست ریشه گیاه است که سطح گسترده‌ای را برای انتقال عناصر غذایی به‌ویژه فسفر به گیاه میزبان فراهم می‌کند (Nadian, 2011).

جدول ۵. تأثیر قارچ و دما بر میزان فسفر (گرم بر کیلوگرم

وزن خشک) برگ انگور

Table 5. The effect of fungus and temperature on phosphorus content (g/kg dry weight) of grapevine leaves

Temperature	Inoculated with fungus	Control	Mean
25	1.08 ^{bc}	1.07 ^a	1.08 ^A
40	1.29 ^a	0.85 ^d	1.07 ^A
45	1.1 ^{bc}	1.16 ^b	1.13 ^A
Mean	1.16 ^A	1.03 ^B	-

* میانگین‌های با حرف‌های ناهمسان (حرف‌های کوچک مربوط به برهمکنش، حرف‌های بزرگ مربوط به اثرگذاری اصلی) در سطح ۵ درصد آزمون LSD تفاوت معنی‌دار دارند.

* Means with different letters (small letters refer to interaction effects and capital letters refer to main effects) are significant according to the Least Significant Difference (LSD) test ($P \leq 0.05$).

یکی از مواد مؤثر در تنظیم پتانسیل اسمزی در زمان تنش پرولین است. پرولین افزون بر اینکه سبب افزایش محتوای مواد حل‌شونده در یاخته می‌شود، همچنین تجمع آن در تحمل به آبدایی نیز مؤثر است و می‌تواند از پروتئین‌ها و ساختارهای غشاء محافظت کند (Verslues *et al.*, 2006). نتایج این پژوهش نیز نشان داد که در اثر افزایش دما به ۴۰ درجه سلسیوس میزان پرولین در هر دو حالت مایه‌کوبی و شاهد افزایش یافت (جدول ۶).

جدول ۶. تأثیر قارچ و دما بر میزان پرولین برگ انگور

Table 6. The effect of fungus and temperature on proline content of grapevine leaves

Temperature	Inoculated with fungus	Control	Mean
25	1.9(6.7) ^{ca}	2.2(9) ^b	2(7) ^B
40	3.1(22) ^a	2.8(16) ^a	2.9(18) ^A
45	1.5(4.5) ^{cd}	1.3(4) ^d	1.4(4) ^C
Mean	2.2(9) ^A	2.1(8) ^A	-

* میانگین‌های با حرف‌های ناهمسان (حرف‌های کوچک مربوط به برهمکنش، حرف‌های بزرگ مربوط به اثرگذاری اصلی) در سطح ۵ درصد آزمون LSD تفاوت معنی‌دار دارند.

** داده‌های آورده شده حاصل لگاریتم داده‌های اصلی هستند که درون پرانتز به آن‌ها اشاره شده است.

* Means with different letters (small letters refer to interaction effects and capital letters refer to main effects) are significant according to the Least Significant Difference (LSD) test ($P \leq 0.05$).

** The original data offered in logarithmic scale that are mentioned in parentheses

به موازات افزایش دمای برگ، بیش از فعالیت کربوکسیلازی آن می‌شود. دلیل دیگر کاهش نسبت Fv/Fm را می‌توان به کاهش شاخص سبزیگی نسبت داد. بر پایه نتایج به‌دست‌آمده شاخص سبزیگی که ارتباط مستقیمی با میزان سبزینه دارد، در هر دو دمای ۴۰ و ۴۵ درجه سلسیوس و در هر دو شرایط گیاهان مایه‌کوبی‌شده با قارچ و شاهد کاهش یافت (جدول ۴). به نظر می‌رسد دمای بالا سبب افزایش تشکیل گونه‌های اکسیژن فعال می‌شود که به روش‌های مختلف بر سوخت‌وساز (متابولیسم) گیاه اثر دارد و سبب آسیب به یاخته می‌شود (Šircelj *et al.*, 2007). این مواد اگر با سامانه‌های دفاعی از بین نروند، آغازکننده فرایندهای زیانبار مانند از بین رفتن سبزینه، پراکسیداسیون چربی‌ها یا اکسایش پروتئین‌ها هستند (Tausz *et al.*, 2001). همچنین مشخص شد که در دمای ۴۰ درجه سلسیوس گیاهان مایه‌کوبی‌شده با قارچ‌ریشه آربسکولار مقاومت بیشتری نسبت به کاهش سبزیگی نشان دادند (جدول ۴).

جدول ۴. تأثیر قارچ و دما بر شاخص سبزیگی برگ انگور

Table 4. The effect of fungus and temperature on chlorophyll index of grapevine leaves

Temperature	Inoculated with fungus	Control	Mean
25	37.6 ^a	36.2 ^{ab}	36.9 ^A
40	35.9 ^b	34.1 ^c	35 ^B
45	35.6 ^{bc}	34.2 ^c	34.9 ^B
Mean	36.4 ^A	34.8 ^B	-

* میانگین‌های با حرف‌های ناهمسان (حرف‌های کوچک مربوط به برهمکنش، حرف‌های بزرگ مربوط به اثرگذاری اصلی) در سطح ۵ درصد آزمون LSD تفاوت معنی‌دار دارند.

* Means with different letters (small letters refer to interaction effects and capital letters refer to main effects) are significant according to the Least Significant Difference (LSD) test ($P \leq 0.05$).

مایه‌کوبی با قارچ سبب افزایش جذب عناصر غذایی به‌ویژه فسفر (جدول ۵) در گیاهان می‌شود، که این می‌تواند یکی از دلایل افزایش تحمل گیاه و مقاومت در برابر کاهش شاخص سبزیگی در شرایط تنش باشد. یکی از اثرگذاری‌های سودمند همزیستی قارچ‌ریشه آربسکولار با گیاهان افزایش جذب عناصر غذایی و در نتیجه رشد بیشتر گیاه میزبان است. شبکه گسترده ریشه‌های خارجی این قارچ‌ها توانایی نفوذ به درون خاک را دارند و عناصر غذایی مانند فسفر و روی را با سرعت بیشتری مستقل از حرکت کند آن‌ها در خاک به گیاه میزبان انتقال می‌دهند. همان‌طور که

جدول ۷. تأثیر قارچ و دما بر درصد کلنیزاسیون ریشه انگور
Table 7. The effect of fungus and temperature on root colonization percent of grapevine

Temperature	Inoculated with fungus	Control	Mean
25	41.5 ^{b*}	25.6 ^c	33.5 ^A
40	50.9 ^a	22 ^c	36.5 ^A
45	24.4 ^c	20.3 ^c	22.4 ^B
Mean	28.9 ^A	22.6 ^B	-

* میانگین‌های با حرف‌های ناهمسان (حرف‌های کوچک مربوط به برهمکنش، حرف‌های بزرگ مربوط به اثرگذاری اصلی) در سطح ۵ درصد آزمون LSD تفاوت معنی‌دار دارند.

* Means with different letters (small letters refer to interaction effects and capital letters refer to main effects) are significant according to the Least Significant Difference (LSD) test ($P \leq 0.05$).

نتیجه‌گیری کلی

به‌طورکلی افزایش دما سبب کاهش کارایی فتوشیمیایی نظام نوری ۲ و شاخص سبزینگی در هر دو حالت مایه‌کوبی با قارچ و شاهد شد اما وجود قارچ باعث تعدیل اثرگذاری‌های زیانبار تنش دمایی روی گیاهان شد. همچنین نشان داده شد که با اعمال تنش دمایی تا ۴۰ درجه سلسیوس میزان پرولین افزایش یافت که این افزایش در گیاهان مایه‌کوبی شده بیشتر بود و باعث افزایش تحمل شرایط تنش در گیاهان شد، اما در تنش دمایی شدید این افزایش در میزان پرولین دیده نشد. در دمای ۴۵ درجه سلسیوس درصد کلنیزاسیون به‌طور معنی‌داری کاهش یافت. استفاده از قارچ ریشه آریسکولار تا حدی سبب افزایش تحمل به تنش دمایی ۴۰ درجه سلسیوس در انگور رقم پرلت شد اما دماهای بالاتر برای خود قارچ نیز عامل زیانبار به‌شمار آمد.

با افزایش دما به ۴۵ درجه سلسیوس میزان پرولین در برگ‌ها کاهش یافت این کاهش در گیاهان شاهد بیشتر بود (جدول ۶). نقش پرولین به‌عنوان یک زداينده گروهای اکسیژن فعال در شرایط تنش گزارش شده است. تجمع پرولین در اثر غیرفعال شدن سازوکارهای طبیعی مانند کاهش در مصرف و ساخت (سنتز) پروتئین‌ها و همچنین در اثر غیرفعال شدن تجزیه آن و فعالیت زیست‌ساختی (بیوسنتزی) آن طی تنش است (Reddy *et al.*, 2004).

افزایش دما به بالاتر از ۴۰ درجه سلسیوس سبب آسیب زدن و از بین رفتن قارچ‌ها می‌شود. در این پژوهش با افزایش دما به ۴۵ درجه سلسیوس درصد کلنیزاسیون ریشه در رقم پرلت به‌طور معنی‌داری کاهش یافت (جدول ۷) که ناشی از نداشتن توانایی رشد قارچ در دمای بالا است. بررسی‌ها نشان داده است که قارچ‌ریشه‌های آریسکولار به دمای پایین نسبت به دماهای بالا حساسیت بیشتری دارند و افزایش دما تا ۴۰ درجه سلسیوس تفاوت معنی‌داری بر درصد کلنیزاسیون قارچ ایجاد نکرد. اما دماهای بالاتر از ۴۰ درجه باعث کاهش معنی‌داری در درصد کلنیزاسیون شد (Zhu *et al.*, 2010).

همان‌طور که در جدول ۷ مشاهده می‌شود درصد کلنیزاسیون ریشه در دمای ۴۰ درجه سلسیوس افزایش یافت اما با قرار گرفتن در شرایط دمای ۴۵ درجه سلسیوس درصد کلنیزاسیون ریشه به‌طور معنی‌داری کاهش یافت.

REFERENCES

- Augé, R. M. (2001). Water relations, drought and vesicular arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*, 11, 3-42.
- Bates, L., Waldren, R. & Teare, I. (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, 39, 205-207.
- Charest, C., Dalpé, Y. & Brown, A. (1993). The effect of vesicular-arbuscular mycorrhizae and chilling on two hybrids of *Zea mays* L.. *Mycorrhiza*, 4, 89-92.
- Ebadi, E., & Hadadinezhad, M. (2014). Physiology, breeding and grape production. *Tehran University Press*, 383p. (in Farsi)
- FAO, FAOSTATE. (2012). Agriculture statistic Database. Retrieved october 23, 2014 from <http://faostat.Fao.org>.
- Havaux, I. (1993). Rapid photosynthetic adaptation to heat stress triggered in potato leaves by moderately elevated temperatures. *Plant, Cell & Environment*, 16, 461-467.
- Kadir, S., Von Weihe, M. & Al-Khatib, K. (2007). Photochemical efficiency and recovery of photosystemII in grapes after exposure to sudden and gradual heat stress. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 132, 764-769.

8. Kormanik, P. & McGraw, A. (1982). Quantification of vesicular-arbuscular mycorrhizae in plant roots. *New Phytologist*, 87, 63-67
9. Liu, G. T., Wang, J. F., Cramer, G., Dai, Z. W., Duan, W., Xu, H. G., Wu, B. H., Fan, P. G. Wang, L. J. & Li, S. H. (2012). Transcriptomic analysis of grape (*Vitis vinifera* L.) leaves during and after recovery from heat stress. *Plant Biology*, 12, 174.
10. Nadian, H. (2011). Effect of drought stress and mycorrhizal symbiosis on growth and phosphorus uptake by two sorghum cultivars different in root morphology. *Journal of Science and Technology of Agriculture and Natural Resources, Water and Soil Science*, 15, 127-139. (in Farsi)
11. Reddy, A. R., Chaitanya, K.V. & Vivekanandan, M. (2004). Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of Plant Physiology*, 161, 1189-1202.
12. Singh, N. V., Singh, S. K. Singh, Meshram, A. K. Suroshe, D. S. & Mishra, D. C. (2012). Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) induced hardening of micropropagated pomegranate (*Punica granatum* L.) plantlets. *Scientia Horticulturae*, 136, 122-127.
13. Šircelj, H., Tausz, M. Grill, D. & Batič, F. (2007). Detecting different levels of drought stress in apple trees (*Malus domestica* Borkh.) with selected biochemical and physiological parameters. *Scientia Horticulturae*, 113, 362-369.
14. Song, H. (2005). Effects of VAM on host plant in the condition of drought stress and its mechanisms. *Electronic Journal of Biology*, 1, 44-48.
15. Tausz, M., Wonisch, A., Peters, J., Jiménez, M.S. Morales, D. & Grill, D. (2001). Short-term changes in free radical scavengers and chloroplast pigments in *Pinus canariensis* needles as affected by mild drought stress. *Journal of Plant Physiology*, 158, 213-219.
16. Verslues, P. E., Agarwal, M., Katiyar-Agarwal, S., Zhu, J. & Zhu, J. K. (2006). Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *The Plant Journal*, 45, 523-539.
17. Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M. & Foolad, M. R. (2007). Heat tolerance in plants: an overview. *Environmental and Experimental Botany*, 61, 199-223.
18. Watanabe, F. & Olsen, S. (1965). Test of an ascorbic acid method for determining phosphorus in water and NaHCO₃ extracts from soil. *Soil Science Society of America Journal*, 29, 677-678.
19. Xu, Z. Z. & Zhou, G. S. (2006). Combined effects of water stress and high temperature on photosynthesis, nitrogen metabolism and lipid peroxidation of a perennial grass *Leymus chinensis*. *Planta*, 224, 1080-1090.
20. Zhu, X., Song, F. & Xu, H. (2010). Influence of arbuscular mycorrhiza on lipid peroxidation and antioxidant enzyme activity of maize plants under temperature stress. *Mycorrhiza*, 20, 325-332.