نشریه دانش آب و خاک/ جلد 22 شماره 2/ سال 1391

تحمل تنش کمبود آب در گوجه‌فرنگی در همزیستی با قارچ‌های میکوریز آربوسکولار

حسن منافی [1*]، ناصر علی اصغرزاد[2]، محمدرضا نیشابوری[2] و فرهاد رجالی[3]

تاریخ دریافت: 89/7/7 تاریخ پذیرش: 89/1/1

1- دانشجوی سابق کارشناسی ارشد، گروه خاکشناسی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز

2- استاد، گروه خاکشناسی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز

3- استادیار پژوهشی، مؤسسه تحقیقات خاک و آب، کرج

*مسئول مکاتبه E-Mail: manafi_29@yahoo.com

چکیده

خشک‌سالی و کمبود بارندگی در سال‌های اخیر یکی از مشکلات در حال افزایش در بسیاری از کشورهای جهان بوده که تولید محصولات کشاورزی را محدود ساخته است. یکی از راه کارهای مناسب در کشاورزی پایدار برای مقابله با تنش خشکی، برقراری رابطه همزیستی گیاهان با قارچ‌های میکوریزی می‌باشد. بدین منظور آزمایش گلخانه‌ای با گیاه گوجه‌فرنگی (رقم بهتا) و با دو گونه قارچ میکوریز شامل: *Glomus intraradices*(Gi) و *Glomus etunicatum*(Ge) در یک خاک استریل و به صورت فاکتوریل بر پایه طرح کاملاً تصادفی و با سه تکرار انجام شد. پس از استقرار گیاهان، سه محدودهٔ رطوبت خاک شامل: 0/9FC-FC، 0/7FC-0/8FC و 0/55FC-0/65FC به گلدان‌ها اعمال گردید. نتایج نشان داد که با کاهش رطوبت خاک، درصد کلنیزاسیون میکوریزی هر دو گونهٔ قارچ کاهش یافت. تلقیح گیاه با Gi و Ge وزن خشک بخش هوایی را به ترتیب 14/5 و 16/2 درصد نسبت به شاهد افزایش داد و با کاهش رطوبت خاک وزن خشک بخش هوایی کاهش یافت. صرفنظر از سطح رطوبت خاک، قارچ‌های میکوریزی محتوای نسبی آب برگ(RWC)، پتانسیل آب برگ (LWP) و هدایت روزنه‌ای (g_s) را به طور معنی‌داری (P <0/01) افزایش دادند و با کاهش رطوبت خاک میزان هر سه متغیر کاهش یافت. گیاهان میکوریزی در هر سه سطح رطوبتی دارای غلظت فسفر بیشتری در بخش هوایی نسبت به گیاهان شاهد بودند. تنها قارچ Ge به طور معنی‌داری پتاسیم بخش هوایی را افزایش داد. صرفنظر از گونه‌های قارچی، با کاهش رطوبت خاک، غلظت فسفر و پتاسیم در بخش هوایی کاهش یافت. با توجه به نتایج حاصل از این تحقیق چنین استنباط می شود که قارچ‌های میکوریز آربوسکولار در افزایش رشد گوجه‌فرنگی و جذب عناصر غذایی در شرایط تنش کمبود آب نقش مؤثری دارند.

واژه‌های کلیدی: پتانسیل آب برگ، تنش کمبود آب، قارچ‌های میکوریز آربوسکولار، گوجه‌فرنگی، مقدار نسبی آب برگ، هدایت روزنه‌ای

Archive of SID

www.SID.ir

Tolerance to Water Deficit Stress in Tomato Inoculated with Arbuscular Mycorrhizal Fungi

H Manafi[1*], N Aliasgharzad[2], MR Neyshabouri[2] and F Rejali[3]

Received: 29 September 2010 Accepted: 22, December 2010
[1]Former MSc Student, Dept. of Soil Sci., Faculty of Agric., Univ. of Tabriz, Iran
[2]Prof., Dept. of Soil Sci., Faculty of Agric., Univ. of Tabriz, Iran
[3]Research Assist. Prof., Soil and Water Research Institute, Karaj, Iran
Corresponding author: E-Mail: manafi_29@yahoo.com

Archive of SID

Abstract

Drought and low rainfall are arising problems in recent years in many countries that limit agricultural production. An appropriate solution to overcome water deficit stress in sustainable agriculture is establishment of mycorrhizal symbiosis in plants. Mycorrhizal fungi affect plant growth by widespread activity in roots and soil. A greenhouse experiment was carried out using tomato (*Lycopersicon esculentum* L. cv. Behta) plants inoculated with two species of mycorrhizal fungi *Glomus intraradices* (Gi) and *Glomus etunicatum* (Ge) in a sterile soil. The experiment was factorial based on a completely randomized design with three replications. After plants establishment, three ranges of soil moisture: (0.9FC–FC) [D0] and (0.7FC-0.8FC) [D1] and (0.55FC-0.65FC) [D2] were applied to the pots. In both fungal species root mycorrhizal colonization decreased by decreasing soil moisture. Inoculation of plants with Gi and Ge increased shoot dry weight by 14.5% and 16.2%, respectively, compared to non-mycorrhizal plants but shoot dry weight declined by decreasing soil moisture. Mycorrhizal fungi significantly (P<0.01) increased leaf relative water content (RWC), leaf water potential (LWP) and stomatal conductance (gs) but these parameters were decreased by decreasing soil moisture. Mycorrhizal plants at all levels of soil moisture had more shoot P concentration than the control plants, but Ge significantly increased shoot K concentration. Thus, both P and K contents decreased by decreasing soil moisture. Based on the results, it can be concluded that the arbuscular mycorrhizal fungi can increase tomato growth and nutrient uptake under water deficit stress.

Key words: Arbuscular mycorrhizal fungi, Leaf water potential, Relative water content, Stomatal conductance, Tomato, Water deficit stress.

www.SID.ir

مقدمه

متوسط بارندگی سالیانه کشور ایران، 250 میلی‌متر است و تقریباً 90 درصد از مساحت کشور را مناطق خشک و نیمه خشک تشکیل می‌دهد و محدودیت اصلی توسعه کشاورزی، قابلیت دسترسی آب است (ایشروود و همکاران 2005) هم چنین مناطق خشک و نیمه خشک حدود 40 درصد از اراضی جهان و 60 درصد اراضی کشورهای در حال توسعه را به خود اختصاص داده است (هاشمی‌نیا 1378). تنش آب بر هر یک از جنبه‌های رشد مؤثر بوده و موجب تغییرات آناتومی، مورفولوژی، فیزیولوژی و بیوشیمیایی می‌گردد (علیزاده 1383). در نواحی خشک و نیمه خشک تنش خشکی تولید محصولات را کاهش می‌دهد بنابراین فعال کردن عواملی که گیاهان بتوانند در برابر تنش مقاومت کنند، می‌تواند در بهبود تولید محصولات مفید باشد (الکراکی و همکاران 2004).

محیط خاک در برگیرندهٔ خواص فیزیکی و شیمیایی بسیاری است که از طریق فرایندهای پویای زیستی تغییر می‌یابند. خاک در مجاورت ریشه‌های گیاه، به‌طور قابل ملاحظه‌ای تحت تأثیر فعالیت‌های میکروبی و ترشحات حاصل از ریشهٔ گیاه قرار می‌گیرد. از بین موجودات غالب در این ناحیه، می‌توان به قارچ‌های میکوریز وزیکولار آربوسکولار (VAM[1]) اشاره کرد (غلامی و کوچکی 1380). میکوریز از رایج‌ترین و سابقه دارترین ارتباط‌های همزیستی در سلسله گیاهی است به طوری که اکثر گیاهان (حدود 95 درصد گونه‌های گیاهان آوندی) حداقل یکی از تیپ‌های میکوریزی را دارا هستند (صالح راستین 1377)، بنابراین سیستم های ریشه و سطوح جذب کنندهٔ آب در اکثر گیاهان تحت تأثیر قارچ‌های میکوریز قرار می‌گیرند (علیزاده 1378). این قارچ‌ها نقش کلیدی در چرخه عناصر غذایی در اکوسیستم و هم چنین مقاومت گیاهان در برابر تنش-های محیطی دارند (علی‌اصغرزاد 1376). قارچ‌های AM می‌توانند بر تعادل آبی گیاه میزبان در هر دو شرایط تنش و بدون تنش اثر بگذارند (اوج 2001). در تحقیقات اولیه در این مورد که توسط سفیر و همکاران (1971 و 1972) صورت گرفت تأثیر قارچ‌های میکوریز در روابط آبی گیاه به اثرات مستقیم این قارچ‌ها در وضعیت تغذیه‌ای فسفر گیاه نسبت داده شد ولی گزارش‌های متعدد دیگر نشان می‌دهد اثرات قارچ‌های AM بر روابط آبی گیاه میزبان میتواند مستقل از وضعیت تغذیه‌ای فسفر باشد (بتلن فالوی و همکاران 1988). هم چنین نتایج تحقیقات نشان می‌دهد که اصلاح روابط آبی گیاه توسط قارچ‌های AM، می‌تواند بواسطهٔ افزایش هدایت روزنه‌ای و تعرق (دوان و همکاران 1996)، اثرات هورمونی و تعادل هورمونی (گویکوچه‌آ و همکاران 1995، 1996 و 2008)، افزایش جذب آب و رساندن سریع پتانسیل گیاه به حد تعادل (سابرامانیان و همکاران 1997)، جذب بیشتر آب به واسطه هیف‌ها (هاردی و لیتون 1981، آلن 1982) و خاکدانه سازی (منافی 1389، تیسدال 1991) قابل توجیه باشد.

به طور کلی مکانیسم‌هایی که قارچ‌های AM به واسطهٔ آن می‌توانند تحمل به خشکی را افزایش دهند عبارتند از: 1) بهبود خواص فیزیکی خاک در اطراف ریشه مثل خاکدانه سازی و بهبود ساختمان خاک، 2)افزایش سطح جذب ریشه‌ها و در نتیجه افزایش کارایی جذب آب، 3) افزایش جذب فسفر و سایر عناصر غذایی، 4) فعال کردن سیستم دفاعی گیاه میزبان، 5) حفاظت بیوشیمیایی گیاه از خطر اکسیداتیو تولید شده به وسیله تنش خشکی و 6) تحریک بیان ژن‌های مرتبط درگیاه میزبان (سانگ 2005).

گرچه تاکنون آزمایش‌های زیادی در مورد روابط آبی گیاهان میکوریزی در سرتاسر جهان انجام گرفته است ولی برای عمومیت بخشیدن و کاربردی کردن آن نیاز به آزمایش با گونه‌های مختلف قارچی و انواع گیاهان می‌باشد. در این تحقیق با بکارگیری دو گونه قارچ میکوریز و رقم محلی گوجه‌فرنگی، تنش‌های رطوبتی اعمال گردیدند ضمناً برای شبیه‌سازی شرایط رطوبتی خاک در مزرعه، به جای ایجاد یک سطح معین رطوبتی، از محدوده‌های مختلف رطوبتی استفاده گردید.

[1] Vesicular arbuscular mycorrhizal

Archive of SID
www.SID.ir

مواد و روش‌ها

آزمایش به صورت گلخانه‌ای در یک خاک استریل با گیاه گوجه‌فرنگی رقم بهتا و با دو گونه قارچ میکوریزی شامل: *Glomus intraradices* (Gi) و *Glomus etunicatum* (Ge) که به صورت درون شیشه‌ای تکثیر یافته و از مؤسسه تحقیقات خاک و آب تهران دریافت شده بودند، در شرایط استریل انجام شد. با استفاده از دستگاه صفحه فشار و با اعمال مکش‌های 10 و 1500 کیلو پاسکال، رطوبت ظرفیت مزرعه‌ای (FC) و نقطه پژمردگی (PWP) به ترتیب، 19 و 7 درصد وزنی تعیین گردیدند. تیمارهای رطوبتی بر اساس نسبتی از رطوبت FC در محدودهٔ FC -0/9FC، به عنوان رطوبت مطلوب (بدون تنش یا D0)، 0/7FC- 0/8FC (D1) و 0/55FC- 0/65FC (D1)، به ترتیب به عنوان محدوده‌های رطوبتی ایجاد کنندهٔ تنش کم و زیاد در گیاه منظور شدند. بذرهای گوجه‌فرنگی رقم بهتا پس از ضد عفونی با هیپوکلریت سدیم یک درصد، مابین کاغذهای صافی استریل جوانه زدند و از یک ظرف پلاستیکی ضدعفونی شده و پرلیت استریل، به عنوان خزانه برای تهیه نشا استفاده شد و برای رفع نیاز غذایی آنها از محلول غذایی راریسون استفاده شد (راریسون 1987). 3/048 کیلوگرم خاک هوا خشک استریل با رطوبت 1/6 درصد (معادل 3 کیلوگرم خاک آون خشک)، در هر گلدان ریخته شد. از ژل مایه تلقیح قارچی به مقدار اندک (حدود یک گرم به ازای هر گلدان) با نوک اسپاتول برداشته و در عمق مورد نظر از خاک در سه نقطهٔ مختلف برای هر گلدان قرار داده و نشاهای هم اندازه و یک دست، در همان نقاط در تماس با مایه تلقیح قرار داده شدند. بر اساس آزمون خاک و توصیه کودی مربوط به گوجه‌فرنگی (خوگر و همکاران 1379) و بر اساس درصد کربن آلی خاک (0/58 درصد)، مقدار 512/82 میلی‌گرم اوره در سه کیلوگرم خاک (معادل 400 کیلوگرم اوره در هکتار) و بر اساس مقدار پتاسیم قابل جذب ($225/4\ mg\ kg^{-1}$)، مقدار 384/61 میلی‌گرم سولفات پتاسیم در سه کیلوگرم خاک (معادل 300 کیلوگرم سولفات پتاسیم در هکتار) به تمامی گلدان‌ها همراه آب مقطر اضافه شد، سپس رطوبت همه گلدان‌ها با توزین به رطوبت FC رسانده شد. البته لازم به ذکر است که سه گلدان اضافه هم با کشت گیاه در کنار گلدان‌های آزمایش قرار گرفت. این کار برای لحاظ کردن اضافه وزن ناشی از رشد گیاه در طول آزمایش و اعمال دقت کافی در کنترل رطوبت گلدانها بود. هر 10 روز، یکی از گیاهان کشت شده در این گلدان‌ها با سیستم ریشه‌ای از خاک بیرون آورده می‌شد و پس از شستشوی ریشه و گرفتن آب اضافی، وزن می‌شد و در اضافه کردن آب به گلدان‌ها مد نظر قرار می‌گرفت. گلدان‌ها در شرایط کنترل شدهٔ اتاقک رشد با مدت زمان روشنایی 14 ساعت با دمای روز و شب به ترتیب 2 ± 26 و 2±14 درجه سانتیگراد قرار گرفتند. بعد از دو هفته که بوته‌ها استقرار یافتند، تعداد بوته در هر گلدان به یک عدد تقلیل یافت و بعد از آن سطوح رطوبتی مورد نظر اعمال گردیدند. برای تنظیم رطوبت از روش توزین گلدان‌ها استفاده شد و برای تنظیم دقیق میزان رطوبت و حفظ سطوح رطوبتی، آبیاری هر روز در دو نوبت صبح و عصر صورت می‌گرفت همچنین برای کاهش دادن میزان تبخیر از سطح خاک گلدان‌ها، مقدار 100 گرم ماسه (که قبلاً شسته شده و بعد از خشک شدن، اتوکلاو شده بود) در سطح تمام گلدان‌ها پخش گردید و سعی شد رطوبت تمام تیمارها در محدوده مورد نظر حفظ شود.

در مرحله شروع گلدهی متغیرهای RWC[1]، LWP[2]، هدایت روزنه‌ای و فلورسانس کلروفیل در برگهای کاملاً رشد یافته، اندازه‌گیری شدند. به جز RWC این اندازه‌گیری‌ها در دو روز و از ساعت 12 الی 14 ظهر صورت گرفت. برای تعیین RWC، چهار دیسک برگی از هر برگ جدا شد و RWC محاسبه گردید (جنسن و همکاران 1996). از دستگاه محفظه فشار برای تعیین پتانسیل آب برگ، استفاده شد که مقدار منفی فشار قرائت شده برآوردی از LWP می‌باشد (بنت و همکاران 1987).

[1] Relative water content
[2] Leaf water potential

Archive of SID

www.SID.ir

برای اندازه‌گیری هدایت روزنه‌ای از دستگاه پورومتر (مدلAP4) استفاده شد و از فلورومتر (مدل OS -30) برای اندازه‌گیری فلورسانس کلروفیل استفاده گردید و برگ‌ها قبل از استفاده از فلورومتر به مدت 20 دقیقه توسط گیره‌های مخصوص در تاریکی قرار گرفتند (جنتی و همکاران 1989) و نسبت F_v/F_m یادداشت گردید. در این نسبت F_v و F_m بترتیب بیانگر فلورسانس متغیر[1] و فلورسانس بیشینه[2] می‌باشند.

پس از اندازه‌گیری‌های مذکور، بخش هوایی گیاهان از سطح خاک قطع شده و وزن شدند (وزن تر)، بعد از شستشو به مدت 72 ساعت در دمای 65 درجهٔ سانتیگراد در آون قرار داده شده و وزن خشک آنها تعیین گردید. بخش هوایی پس از تعیین وزن خشک، جهت تجزیه شیمیایی و اندازه‌گیری فسفر و پتاسیم با آسیاب برقی و هاون چینی، آسیاب شد و از الک یک میلی‌متری عبور داده شد.

هضم نمونه های گیاهی به روش خشک سوزانی صورت گرفت و پس از تعیین درصد مادهٔ خشک، فسفر به روش رنگ سنجی وانادات – مولیبدات (کاتینه 1980) و پتاسیم به روش فلیم فتومتری (هورنک و هانسون 1998) اندازه گیری شد.

پس از قطع کردن بخش هوایی، ریشه‌های گیاه را از خاک جدا کرده و با آب شسته و حدود یک گرم از ریشه‌های ظریف و ریز برای تعیین درصد کلنیزاسیون در اتانول 50% تثبیت شدند و بعداً با محلول رنگی تریپان بلو رنگ آمیزی شدند (کورمانیک و مک‌گراو 1982).

آزمایش به صورت فاکتوریل و در قالب طرح کاملاً تصادفی با دو فاکتور: 1) قارچ، در سه سطح و 2) رطوبت خاک در سه سطح و با سه تکرار صورت گرفت. تجزیه آماری بوسیله نرم افزار MSTATC و مقایسه میانگین‌ها با آزمون چند دامنه‌ای دانکن و رسم نمودارها به‌وسیلهٔ Excel انجام شد.

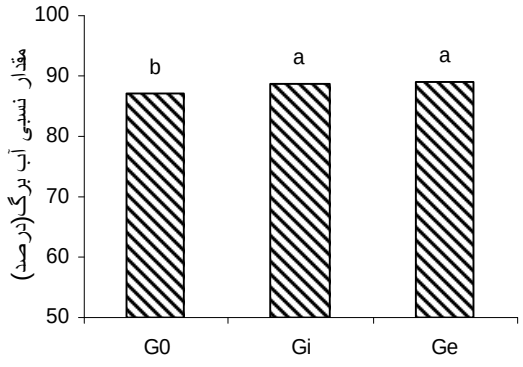
نتایج و بحث

مقدار نسبی آب برگ (RWC)

تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که اثر فاکتورهای قارچ و رطوبت خاک بر RWC برگ، معنی‌دار است (P <0/01) ولی اثرات متقابل آن‌ها معنی‌دار نبود. هر دو گونهٔ قارچ، میزان RWC را به طور معنی‌داری افزایش دادند و این افزایش در Gi، 1/7 و در Ge، 2/2 درصد بود ولی تفاوتی از این نظر بین دو گونهٔ قارچی وجود نداشت (شکل1- الف). با کاهش رطوبت خاک، میزان RWC به طور معنی‌دار کاهش یافت و از 90/12 درصد در سطح رطوبی D0 به 88/44 و 86/38 درصد به ترتیب در سطوح رطوبتی D1 و D2 رسید (شکل1- ب). دلیل افزایش RWC برگ را درگیاهان میکوریزی می‌توان به نقش هیف‌ها در جذب و هدایت آب به ریشه نسبت داد بنابراین گیاهان میکوریزی با جذب بیشتر آب، می توانند RWC بالاتری داشته باشند همچنین تصور می‌رود افزایش جذب آب در گیاهان میکوریزی به هدایت هیدرولیکی ریشه در شرایط همزیستی نیز مرتبط باشد. هاردی و لیتون (1981) در آزمایشی نشان دادند که به ازای واحد طول ریشه، هدایت هیدرولیکی ریشه‌های میکوریزی گیاه شبدر چمنی، دو الی سه برابر بیشتر از ریشه‌های غیرمیکوریزی است. علی اصغرزاد و همکاران (2006) اثرات قارچ‌های میکوریز و باکتری *Bradyrhizobium japonicum* بر تنش خشکی سویا را بررسی کردند. نتایج نشان داد که RWC برگ در هر دو مرحله رشد گیاه (گلدهی و بلوغ دانه) با کم شدن رطوبت خاک کاهش می یابد. صرفنظر از رطوبت خاک، گیاهان میکوریزی RWC بالاتری نسبت به گیاهان غیرمیکوریزی داشتند. سابرامانیان و چارست (1999) در ذرت میکوریزی، کاهش معنی‌دار RWC با تنش آب را گزارش کردند اما در این شرایط نیز RWC گیاهان میکوریزی، 18 درصد بیشتر از گیاهان غیرمیکوریزی بود.

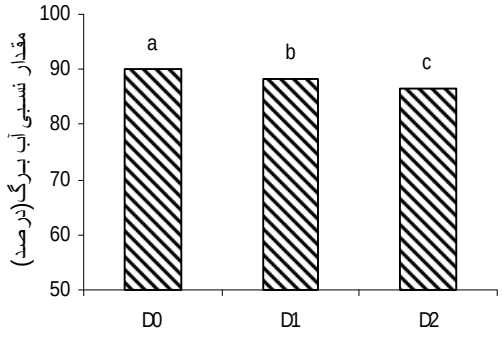
[1]Variable fluorescence
[2]Maximal fluorescence

Archive of SID
www.SID.ir



(الف)

شکل1- الف- اثر قارچ‌های میکوریز بر RWC برگ (آزمون دانکن $P< 0/05$). G0، Gi و Ge به ترتیب بدون قارچ، *G. intraradices* و *G. etunicatum* است.



(ب)

شکل1- ب- اثر رطوبت خاک بر RWC برگ (آزمون دانکن $P< 0/05$). D0، D1 و D2 به ترتیب سطوح رطوبتی 0/9FC - FC، 0/8FC -0/7FC و 0/65FC -0/55FC می‌باشد.

پتانسیل آب برگ (LWP)

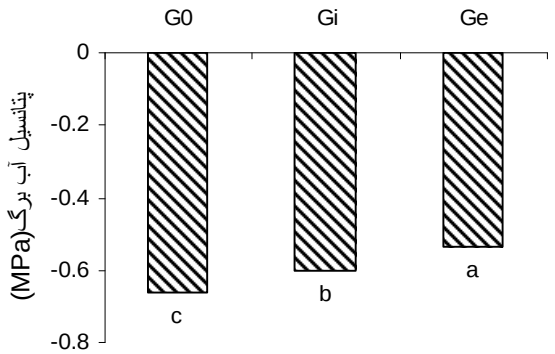
اثر هر دو فاکتور قارچ و رطوبت خاک بر پتانسیل آب برگ معنی‌دار شد ($P<0/01$) ولی اثرات متقابل آن‌ها معنی‌دار نبود. قارچ‌های میکوریزی پتانسیل آب برگ را به طور معنی‌داری نسبت به شاهد افزایش دادند و این افزایش در Gi، 8/8 درصد و در Ge، 19/3 درصد بود و بین گونه‌های قارچی تفاوت معنی‌داری از این نظر وجود داشت (شکل2- الف). با کاهش رطوبت خاک، میزان پتانسیل آب برگ به طور معنی‌داری کاهش یافت و در سطوح رطوبتی D1 و D2 به ترتیب 21 و 39 درصد نسبت به سطح رطوبتی بدون تنش (D0) کاهش پیدا کرد و بین سطوح رطوبتی از این نظر تفاوت معنی‌داری وجود داشت (شکل2- ب). گیاهان میکوریزی در هر دو شرایط تنش و بدون تنش پتانسیل آب برگ بیشتری نسبت به گیاهان شاهد داشتند. تصور می‌رود در شرایط تنش و همچنین بدون تنش، ریشه‌های میکوریزی به خاطر توانایی بیشترشان در جذب آب و انتقال سریع‌تر آن به بخش هوایی، بتوانند پتانسیل آب برگ خود را نسبت به گیاهان غیرمیکوریزی حفظ کنند. سفیر و همکاران (1972) نشان دادند که مقاومت کل سویای میکوریزی به انتقال آب 40 درصد کمتر از گیاهان غیرمیکوریزی است و اثر اصلی قارچ میکوریز کاهش مقاومت انتقال آب در ریشه‌هاست که ناشی از وجود هیف‌ها در کورتکس ریشه و افزایش سطح جذب کنندهٔ آب به واسطهٔ رشد هیف می‌باشد. هیف‌های برون ریشه‌ای نقش اساسی در اثرات قارچ بر روابط آبی گیاهان میزبان بر عهده دارند (اوج و همکاران 2003). سابرامانیان و همکاران (1995) روابط آبی ذرت میکوریزی را در شرایط تنش آب بررسی کردند. آن‌ها گیاهان را به مدت سه هفته تحت تنش قرار دادند و در این مدت، LWP گیاهان را اندازه‌گیری کردند. نتایج آن‌ها اثر مثبت قارچ میکوریز در بالا نگه‌داشتن LWP را نشان داد. نتایج مشابهی توسط سابرامانیان و همکاران (1997) در سویای میکوریزی که تحت تنش آب و بازیابی تنش (آبیاری دوباره) قرار گرفته بود، گزارش شده است. آن‌ها اظهار کردند که با برطرف شدن تنش، گیاهان میکوریزی سریعتر از گیاهان غیرمیکوریزی آب جذب کرده و LWP خود را به حد تعادل می‌رسانند.

هدایت روزنه‌ای

اثر هردو فاکتور قارچ و رطوبت خاک بر هدایت روزنه‌ای (g_s) معنی‌دار شد ($P<0/01$) ولی اثرات متقابل آن‌ها معنی‌دار نبود. هر دو گونه قارچ میکوریز، هدایت روزنه‌ای را به طور معنی‌داری نسبت به شاهد

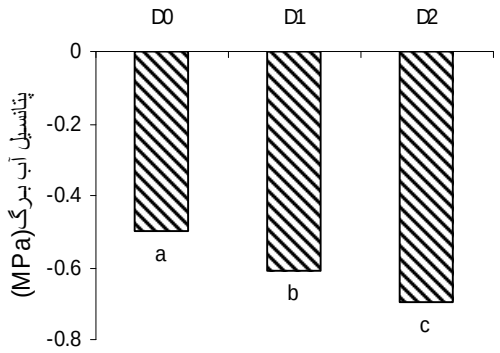
Archive of SID

www.SID.ir



(الف)

شکل2- الف- اثر قارچ‌های میکوریز بر LWP (آزمون دانکن $P<0/05$). G0، Gi و Ge به ترتیب بدون قارچ، *G. intraradices* و *G. etunicatum* است.



(ب)

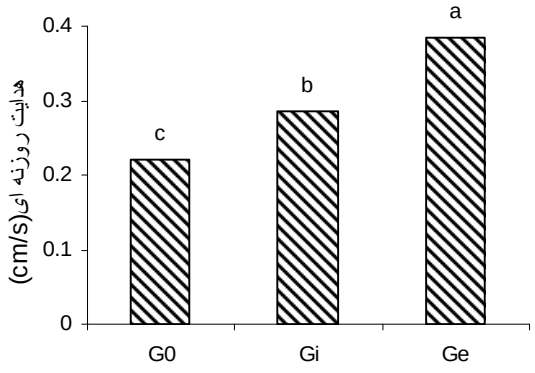
شکل2- ب- اثر رطوبت خاک بر LWP (آزمون دانکن $P<0/05$). D0، D1 و D2 به ترتیب سطوح رطوبتی 0/9FC - FC، 0/7FC -0/8FC و 0/55FC -0/65FC می‌باشد.

افزایش دادند و این افزایش در Gi، 30 درصد و در Ge، 74 درصد بود و بین دو گونهٔ قارچ از این نظر تفاوت معنی‌داری وجود داشت (شکل3 الف). با افزایش تنش رطوبتی، هدایت روزنه‌ای کاهش یافت و میزان این کاهش در D2، 33 درصد نسبت به D0 بود ولی بین D0 و D1 تفاوت معنی‌داری وجود نداشت (شکل 3 ب). در این مورد می‌توان گفت گیاهان میکوریزی می‌توانند آب خاک را بهتر تخلیه کرده و در نتیجه روزنه‌های خود را بیشتر باز نگه داشته و کمتر در معرض تنش کمبود آب قرار گیرند. در آزمایشی نشان داده شده است که در گیاهان میکوریزی، پتانسیل آب خاک در زمان بسته شدن روزنه‌ها، 0/3 تا 0/6 مگاپاسکال کمتر از گیاهان غیرمیکوریزی با اندازهٔ مشابه است (اوج و همکاران 1986). در آزمایشی دیگر که توسط دوان و همکاران (1996) و به صورت گلخانه‌ای انجام گرفت، لوبیا چشم بلبلی با قارچ *G. intraradices* تلقیح شده و تحت تنش‌های متفاوت خشکی قرار گرفت. نتایج نشان داد که در سطوح بالای رطوبت خاک، هدایت روزنه‌ای گیاهان میکوریزی و غیرمیکوریزی، باهم تفاوتی ندارند اما در شرایط کمبود آب، هدایت روزنه‌ای گیاهان تلقیح شده نسبت به شاهد بیشتر بود. بسته شدن کامل روزنه‌ها برای گیاهان میکوریزی در رطوبت 7 درصد (وزنی) و برای گیاهان غیرمیکوریزی در رطوبت 11 درصد (وزنی) اتفاق افتاد. در رطوبت کم خاک، غلظت اسید آبسیزیک شیرهٔ آوندی و میزان تحویل آن به برگ‌ها در گیاهان میکوریزی کمتر از شاهد بود. آن‌ها هدایت روزنه‌ای بیشتر در گیاهان میکوریزی را ناشی از این پدیده دانستند. البته افزایش هدایت روزنه‌ای گیاهان، توسط قارچ‌های میکوریزی در هر دو شرایط تنش و بدون تنش نیز گزارش شده است (آلن و بوسالیس 1983، مورت و همکاران 2000).

فلورسانس برگ (F_v/F_m)

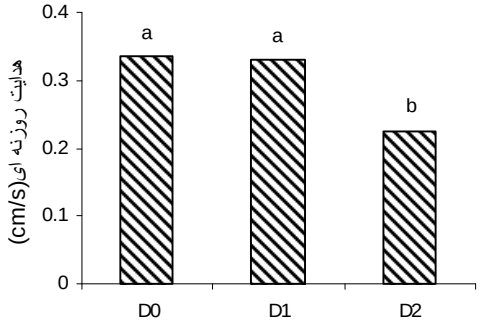
اثر متقابل قارچ میکوریز و رطوبت خاک بر F_v/F_m معنی‌دار شد ($P<0/05$). با افزایش تنش رطوبتی از D0 به D2، F_v/F_m در تیمارهای G0 و Gi بطور معنی داری کاهش یافت اما این کاهش در Ge معنی‌دار نبود. همچنین در سطح رطوبتی D2، تیمار قارچی Ge بطور معنی‌داری F_v/F_m بالاتری نسبت به تیمارهای G0 و Gi داشت در حالی که در این سطح رطوبتی (D2) بین G0 و Gi تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد (شکل 4). علت بالا بودن این نسبت در گیاهان میکوریزی را می‌توان به افزایش فتوسنتز نسبت داد. زیرا همبستگی بسیار خوبی بین توقف فتوسنتز و کاهش نسبت وجود دارد F_v/F_m (رحیمیان و همکاران 1379). در آزمایشی

Archive of SID
www.SID.ir



(الف)

شکل3-الف- اثر قارچ‌های میکوریز بر هدایت روزنه‌ای (آزمون دانکن $P<0/05$). G0، Gi و Ge به ترتیب بدون قارچ، *G. intraradices* و *G. etunicatum* است.



(ب)

شکل3-ب- اثر رطوبت خاک بر هدایت روزنه‌ای (آزمون دانکن $P<0/05$). D0، D1 و D2 به ترتیب سطوح رطوبتی 0/9FC - FC، 0/7FC -0/8FC و 0/55FC -0/65FC می‌باشد.

گیاهان توت فرنگی میکوریزی و غیرمیکوریزی پس از سه ماه رشد در گلخانه، به دو گروه تقسیم شدند: گروه اول به طور مرتب آبیاری شده اما گروه دوم به مدت هفت روز آبیاری نشدند. نتایج نشان داد که در گروه اول، بین گیاهان میکوریزی و شاهد از نظر نسبت F_v/F_m، تفاوتی وجود ندارد. شدیدترین کاهش این نسبت، در انتهای دورهٔ تنش و در گیاهان غیرمیکوریزی پدیدار شد در حالی که مقدار این نسبت برای گیاهان میکوریزی حدود 0/83 بود که نشان دهندهٔ توسعه و کارائی بهتر دستگاه فتوسنتزی در این گیاهان می‌باشد (بورکوسکا 2002).

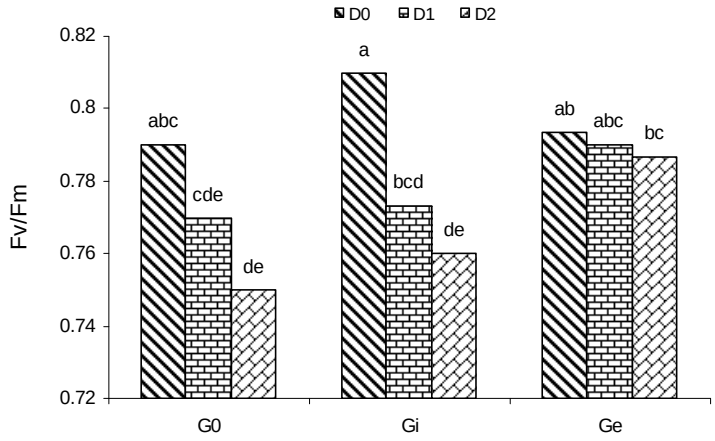
وزن تر و خشک بخش هوایی

اثرات هردو فاکتور قارچ($P<0/05$) و رطوبت خاک ($P<0/01$) بر وزن تر و خشک بخش هوایی معنی-دار شد ولی اثرات متقابل آن‌ها معنی‌دار نبود. تیمارهای قارچی Gi و Ge به ترتیب 15/4و 17/5 درصد، وزن تر بخش هوایی را نسبت به تیمار شاهد افزایش دادند (شکل5- الف). این افزایش، در مورد وزن خشک به ترتیب 14/5و16/2درصد بود (شکل5- ب). در سطوح رطوبتی، با افزایش تنش، میزان هر دو متغیر کاهش یافت ولی بین سطوح اول و دوم رطوبتی، تفاوت معنی-داری از این نظر وجود نداشت (شکل‌های 6- الف و ب). می‌توان گفت که گیاهان میکوریزی با افزایش جذب و کارائی مصرف آب و هم چنین افزایش جذب عناصرغذایی رشد بیشتر و در نتیجه وزن خشک بیشتری داشته‌اند. ابوقالیا و خلف ا.. (2008) پاسخ گندم میکوریزی به تنش آب را در سه مرحلهٔ رشد گیاه (پنجه‌زنی، گلدهی و پرشدن دانه) بررسی کردند. در شرایط بدون تنش، تلقیح گیاهان کل مادهٔ خشک را 18 درصد افزایش داد و در شرایط تنش و در مراحل پنجه-زنی، گلدهی و پرشدن دانه میزان این افزایش به ترتیب 34، 33 و 24 درصد بود. البته در گیاهان میکوریزی و غیرمیکوریزی، تنش آب در هر سه مرحلهٔ رشد، پارامترهای رشد گیاه را کاهش داد. آنها اظهار کردند که کلنیزاسیون میکوریزی به علت بهبود وضعیت تغذیه‌ای و آب گیاهان باعث افزایش مقاومت به خشکی می‌شود. نتایج آزمایش الکراکی (1998) نشان داد که در گیاهان میکوریزی کارائی مصرف آب (WUE[6])، بیشتر از گیاهان غیرمیکوریزی است و صرفنظر از رطوبت خاک،

[6] Water use efficiency

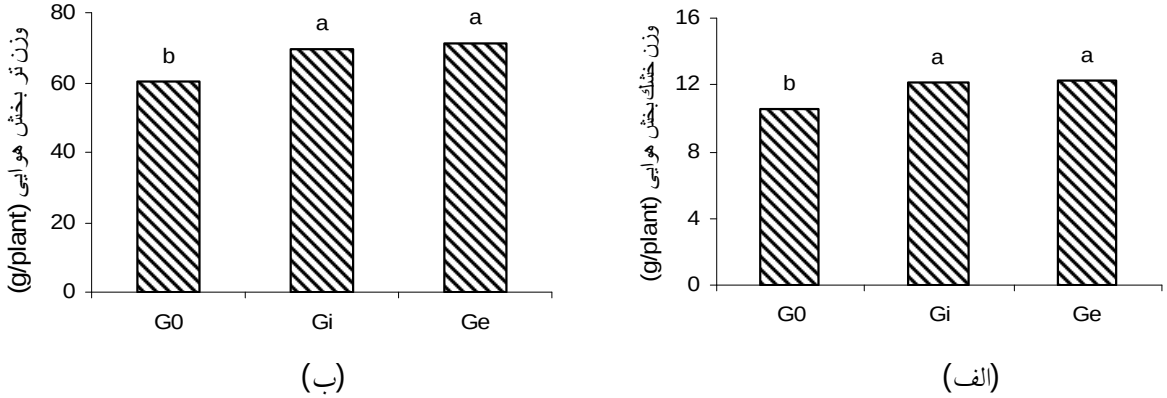
Archive of SID

www.SID.ir



شکل4- اثر متقابل قارچ میکوریز و رطوبت خاک بر نسبت F_v/F_m (آزمون دانکن $P< 0/05$). G0، Gi و Ge به ترتیب بدون قارچ، *G. intraradices* و *G. etunicatum* و D0، D1 و D2 به ترتیب سطوح رطوبتی FC -0/9FC ، FC -0/7FC و 0/8FC -0/55FC و FC 0/65 می‌باشد.

گیاهان میکوریزی وزن خشک ریشه و بخش هوایی بیشتری نسبت به گیاهان شاهد داشتند. با کاهش رطوبت خاک میزان هر دو متغیر کاهش یافت ولی در گیاهان میکوریزی میزان این کاهش، کمتر بود. نتایج مشابهی در افزایش WUE بوسیله کلنیزاسیون میکوریزی توسط بلندنظر و همکاران (2007) گزارش شده است، به طوری که این افزایش در هر دو وضعیت استریل و غیر استریل خاک وجود داشت. بالا بودن WUE در گیاهان میکوریزی می‌تواند نشانگر این باشد که قارچ‌های AM، توانایی جذب آب توسط ریشه را افزایش داده و در نتیجه روزنه‌ها را باز نگه‌داشته و وزن خشک تولیدی را افزایش می‌دهند.

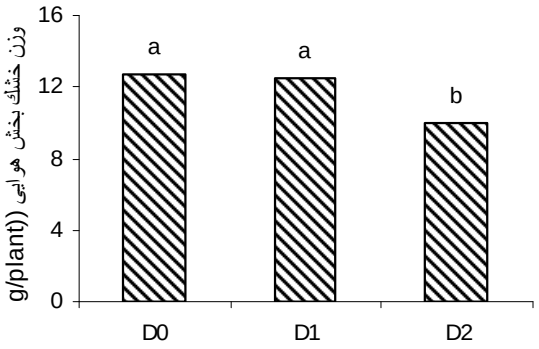


شکل 5- الف- اثر قارچ‌های میکوریز بر وزن تر بخش هوایی (آزمون دانکن $P< 0/05$).

شکل 5- ب- اثر قارچ‌های میکوریز بر وزن خشک بخش هوایی (آزمون دانکن $P< 0/05$). G0، Gi و Ge به ترتیب بدون قارچ، *G. intraradices* و *G. etunicatum* می‌باشد.

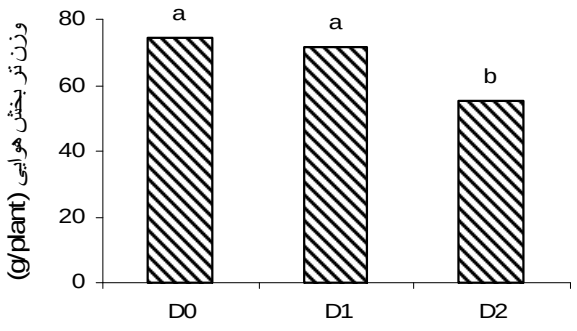
Archive of SID

www.SID.ir



(الف)

شکل 6- الف- اثر رطوبت خاک بر وزن تر بخش هوایی (آزمون دانکن $P<0/05$).



(ب)

شکل 6- ب- اثر رطوبت خاک بر وزن خشک بخش هوایی (آزمون دانکن $P<0/05$). D0، D1 و D2 به ترتیب سطوح رطوبتی FC -0/9FC ، FC -0/7FC و 0/8FC -FC و 0/55FC -FC 0/65 می‌باشد.

غلظت فسفر بخش هوایی

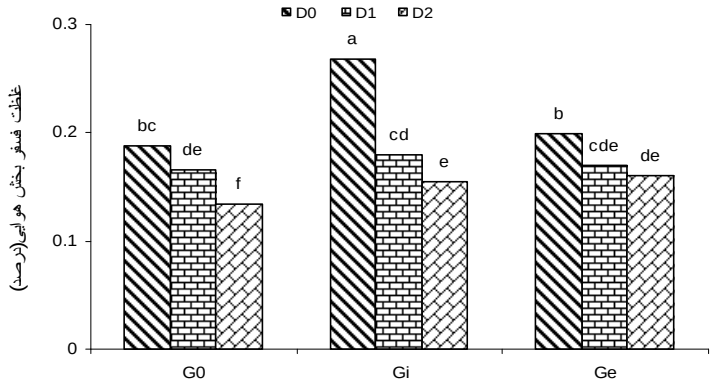
اثر متقابل قارچ میکوریز و رطوبت خاک بر غلظت فسفر بخش هوایی معنی‌دار شد ($P<0/01$). تیمارهای قارچی نسبت به تیمار شاهد (شکل7) در هر سه سطح رطوبتی دارای غلظت فسفر بخش هوایی بالاتری بودند و در سطح رطوبتی D0 و D1، تیمار قارچی Gi، غلظت فسفر بالاتری نسبت به تیمار قارچی Ge داشت در حالی که در سطح رطوبتی D2، تیمار قارچی Ge غلظت فسفر بالاتری نسبت به Gi داشت. مطابق شکل7، با افزایش تنش رطوبتی غلظت فسفر بخش هوایی کاهش یافت. بیشترین غلظت فسفر بخش هوایی در تیمار قارچی Gi و سطح رطوبتی D0 بدست آمد، که 42/6 درصد بیشتر از تیمار بدون قارچ در همان رطوبت بود. احتمالاً قارچ‌های میکوریزی با افزایش سطح تماس با خاک، فسفر بیشتری جذب و یا با تولید آنزیم فسفاتاز، منابع نامحلول فسفر آلی را به فسفر محلول تبدیل کرده‌اند. علاوه بر اینها، پایین بودن ثابت سینتیکی میکائلیس-منتن (K_m) ریشه‌های میکوریزی نسبت به غیرمیکوریزی می‌تواند باعث جذب بیشتر فسفر توسط این گیاهان باشد. سابرامانیان و چارست (1999) ذرت را با قارچ *G. intraradices*، میکوریزی کرده و در معرض تنش آب قرار دادند. صرف نظراز سطح رطوبت خاک، قارچ میکوریز، فسفر گیاه را بطور معنی‌داری افزایش داد. با ایجاد تنش، غلظت فسفر به‌طور معنی-داری کاهش پیدا کرد. در شرایط بدون تنش، غلظت فسفر گیاهان میکوریزی و غیرمیکوریزی به ترتیب 2 و 2/3 برابر بیشتر از گیاهان در شرایط تنش بود. افزایش غلظت فسفر در گندم میکوریزی (الکراکی و الرداد 1997) و گوجه‌فرنگی میکوریزی (سابرامانیان و همکاران 2006) در شرایط تنش خشکی گزارش شده است.

غلظت پتاسیم بخش هوایی

اثرات هردو فاکتور قارچ ($P<0/05$) و رطوبت خاک ($P<0/01$) بر غلظت پتاسیم بخش هوایی معنی‌دار ولی اثرات متقابل آن‌ها معنی‌دار نشد. مقایسه میانگین‌ها (شکل8) نشان می‌دهد که گیاهان تلقیح شده با قارچ‌های Gi و Ge به ترتیب 4/5 و 7 درصد پتاسیم بیشتری نسبت به گیاهان شاهد داشتند، ولی بین دو گونهٔ قارچ و همچنین Gi با شاهد تفاوت معنی‌داری وجود نداشت و فقط تفاوت Ge با شاهد معنی‌دار شده است (شکل 8-الف). با افزایش تنش، غلظت پتاسیم کاهش یافت و در سطوح رطوبتیD1 و D2 به ترتیب 7/52 و9/94 درصد

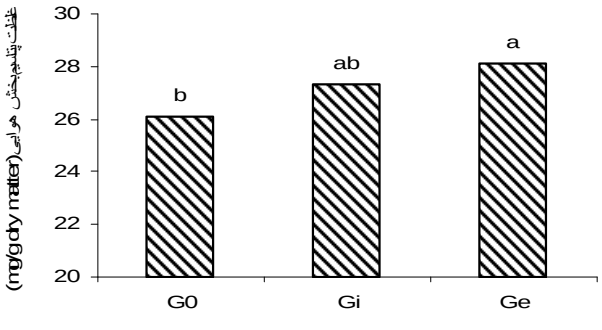
Archive of SID

www.SID.ir



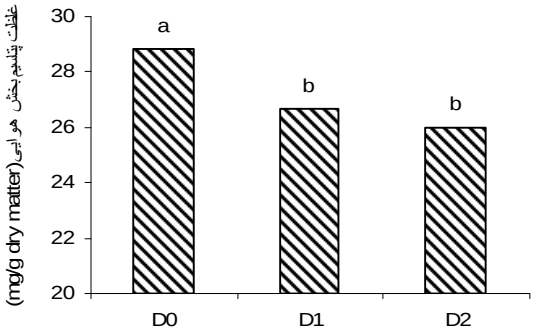
شکل7- اثر متقابل قارچ میکوریز و رطوبت خاک بر غلظت فسفر بخش هوایی (آزمون دانکن $P< 0/05$). G0، Gi و Ge به ترتیب بدون قارچ، *G. intraradices* و *G. etunicatum* و D0، D1 و D2 به ترتیب سطوح رطوبتی FC -0/9FC ، FC -0/7FC و 0/8FC -0/55FC و 0/65FC می‌باشد.

نسبت به شاهد (D0)، کمتر بود، البته بین سطوح D1 و D2 از این نظر تفاوت معنی‌داری وجود نداشت اما بین این سطوح رطوبتی با شاهد (D0)، تفاوت معنی‌داری دیده شد (شکل 8- ب). دلیل کاهش جذب پتاسیم با کاهش رطوبت خاک، احتمالاً پایین بودن سرعت انتشار یون‌های پتاسیم در خاک و در نتیجه کاهش جذب آن توسط گیاه می‌باشد. سابرامانیان و چارست (1997) اثرات قارچ‌های میکوریز بر پاسخ‌های تغذیه‌ای، رشدی و زایشی ذرت را در شرایط تنش کم آبی بررسی کردند. آن‌ها گیاهان را به مدت سه هفته تحت تنش قرار دادند. در شرایط تنش، گیاهان تلقیحی به طور معنی-داری غلظت N، P، K، Mg، Mn و Zn بیشتری در درون دانه نسبت به گیاهان شاهد داشتند و تنش کم آبی باعث کاهش معنی‌دار N، P، K، Ca و Cu در بخش هوایی شد. در آزمایش دیگری با ایجاد تنش، غلظت عناصر N، P، K، Mg و Ca در بخش هوایی و دانهٔ گندم در گیاهان میکوریزی و شاهد کاهش یافت اما میزان کاهش در گیاهان میکوریزی کمتر بود (ابوقالیا و خلف ا.. 2008).



(الف)

شکل8- الف- اثر قارچ‌های میکوریز بر غلظت پتاسیم بخش هوایی (آزمون دانکن $P< 0/05$). G0، Gi و Ge به ترتیب بدون قارچ، *G. intraradices* و *G. etunicatum* است.



(ب)

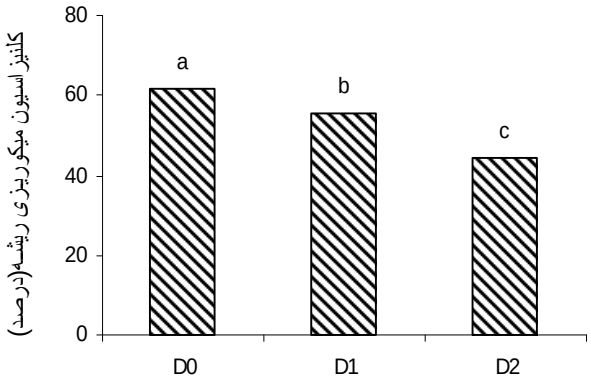
شکل8- ب- اثر رطوبت خاک بر غلظت پتاسیم بخش هوایی (آزمون دانکن $P< 0/05$). D0، D1 و D2 به ترتیب سطوح رطوبتی FC -0/9FC ، FC -0/7FC ، 0/8FC و FC -0/55FC 0/65 می‌باشد.

Archive of SID

www.SID.ir

درصد کلنیزاسیون ریشه

اثر رطوبت خاک بر درصد کلنیزاسیون ریشه معنی-دار شد ($P<0/01$) اما اثر گونه‌های قارچ و اثر متقابل قارچ و رطوبت خاک معنی‌دار نشد. درتیمارهای بدون قارچ به علت استریل بودن بستر کشت، کلنیزاسیون ریشه مشاهده نگردید. با افزایش تنش، میکوریزی شدن ریشه به طور معنی‌داری کاهش یافت (شکل9) و از حدود 62 درصد در D0 به 44/5 درصد در D2 رسید. صرف-نظر از سطح رطوبت خاک، درصد کلنیزاسیون ریشه توسط دو گونهٔ قارچ Gi و Ge به ترتیب 53/2 و 54/4 درصد بود. تصور می‌رود به علت اینکه قارچ‌های میکوریز همزیست اجباری ریشه هستند بنابراین با کاهش رطوبت خاک، فتوسنتز گیاه کم شده و منابع کربن کمتری در اختیار قارچ قرار می‌گیرد و در نتیجه رشد و گسترش قارچ‌های میکوریز هم کمتر می‌گردد. کاهش کلنیزاسیون ریشه با افزایش تنش آبی در پیاز میکوریزی با *G. fasciculatum* (آزکون و توبار 1998)، گندم میکوریزی با *G. monosporum* (الکراکی 1998) و کاهوی میکوریزی با *G. intraradices* و *G. mosseae* (کوهلر و همکاران 2009) گزارش شده است. البته در مواردی هم کلنیزاسیون ریشه تحت تأثیر تنش کم آبی قرار نگرفته است. به طور مثال در گیاه سویای میکوریزی با *G. mosseae* (بتلن فالوی و همکاران 1988) و گیاهان سویا، کاهو، ذرت و توتون میکوریزی با *G. intraradices* (پورسل و همکاران 2007).



شکل9- اثر رطوبت خاک بر کلنیزاسیون ریشه (آزمون دانکن $P<0/05$). D0، D1 و D2 به ترتیب سطوح رطوبتی FC -0/9FC ، FC -0/7FC و 0/8FC -0/55FC و 0/65FC می‌باشد.

نتیجه‌گیری

وضعیت آبی گیاهان میکوریزی توسط قارچ-های میکوریز بهبود یافت و RWC، LWP این گیاهان بالاتر از گیاهان غیر میکوریزی بود. گیاهان میکوریزی نسبت به گیاهان غیرمیکوریزی کمتر تحت تأثیر تنش کمبود آب قرار گرفتند و هدایت روزنه‌ای خود را حفظ کرده و وزن خشک بیشتری تولید نمودند. قارچ‌های میکوریزی غلظت فسفر و پتاسیم بخش هوایی گیاه را افزایش دادند. در اکثر متغیرهای اندازه‌گیری شده گونهٔ قارچی Ge مؤثرتر از Gi بود و گیاهان از گونهٔ قارچی Ge بیشتر بهره‌مند شدند.

Archive of SID

www.SID.ir

منابع مورد استفاده

خوگر ز، ارشد ک و ملکوتی م ج، 1379. اثرات مصرف بهینه کود در افزایش عملکرد گوجه‌فرنگی. نشریه فنی شماره 65. مؤسسه تحقیقات خاک و آب.

رحیمیان ح، کوچکی ع ر و زند ا، 1379. فتوسنتز و تولید در شرایط متغیر محیط(ترجمه)، چاپ اول، سازمان پارکها و فضای سبز شهر تهران.

صالح راستین ن، 1377. کودهای بیولوژیک، خاک و آب، شماره 3، جلد12. صفحه‌های 36-1.

علی اصغرزاد ن، 1376. میکروبیولوژی و بیوشیمی خاک(ترجمه)، چاپ اول، انتشارات دانشگاه تبریز.

علیزاده ا، 1378. رابطه آب و خاک و گیاه، چاپ اول، انتشارات آستان قدس رضوی.

علیزاده ا، 1383. رابطه آب و خاک و گیاه، چاپ چهارم، انتشارات دانشگاه امام رضا(ع) مشهد.

غلامی ا و کوچکی ع ر، 1380. میکوریزا در کشاورزی پایدار(ترجمه)، انتشارات دانشگاه شاهرود.

منافی ح، 1389. اثر میکوریزوسفر بر خواص هیدرولیکی خاک و تحمل تنش کمبود آب در گوجه‌فرنگی، پایاننامه کارشناسی ارشد خاکشناسی، دانشکده کشاورزی دانشگاه تبریز.

هاشمی‌نیا س م، 1378. زراعت دیم، چاپ اول، انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد.

Abo-Ghalia HH and Khalafallah AA, 2008. Responses of wheat plants associated with arbuscular mycorrhizal fungi to short-term water stress followed by recovery at three growth stages. J Appl Sci Res 4(5): 570-580.

Aliasgharzad N, Neyshabouri MR and Salimi G, 2006. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and *Bradyrhizobium japonicum* on drought stress of soybean. Biologia, Bratislava, 61Suppl 19: 324-328.

Al-Karaki GN and Al-Raddad A, 1997. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and drought stress on growth and nutrient uptake of two wheat genotypes differing in drought resistance. Mycorrhiza 7: 83–88.

Al-Karaki GN, 1998. Benefit cost and water- use efficiency of arbuscular mycorrhizal durum wheat grown under drought stress. Mycorrhiza 8: 41-45.

Al-Karaki GN, McMichael B and Zak J. 2004. Field response of wheat to arbuscular mycorrhizal fungi and drought stress. Mycorrhiza 14:263–269.

Allen MF, 1982. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhiza on water movement through *Bouteloua gracilis* (H.B.K.) Lag ex Steud. New Phytol 91:191–196.

Archive of SID

www.SID.ir

Allen MF and Boosalis MG, 1983. Effects of two species of VA mycorrhizal fungi on drought tolerance of winter wheat. New Phytol 93:67–76.

Auge RM, Schekel KA and Wample RL, 1986. Osmotic adjustment in leaves of VA mycorrhizal nonmycorrhizal rose plants in response to drought stress. Plant Physiol 82:765–770.

Auge RM, 2001. Water relations, drought and VA mycorrhizal symbiosis. Mycorrhiza 11: 3–42.

Auge RM, Moore JL, Cho K, Stutz JC, Sylvia DM, Al-Agely,AK and Saxton AM, 2003. Relating foliar dehydration tolerance of mycorrhizal *Phaseolus vulgaris* to soil and root colonization by hyphae. J Plant Physiol 160: 1147-1156.

Azcon R and Tobar RM, 1998. Activity of nitrate reductase and glutamine synthetase in shoot and root of mycorrhizal *Allium cepa* effect of drought stress. Plant Sci 133:1–8.

Bennet JM, Sinclair TR, Muchow RC and Custell SR, 1987. Dependence of stomatal conductance on leaf water potential, turgor potential and relative water content in field-grown soybean and maize. Crop Sci 27:984-990.

Bethlenfalvay GJ, Brown MS, Ames RN and Thomas RS, 1988. Effects of drought on host and endophyte development in mycorrhizal soybeans in relation to water use and phosphate uptake. Physiol Plant 72:565-571.

Bolandnazar S, Aliasgharzad N, Neyshabouri MR and Chaparzadeh N, 2007. Mycorrhizal colonization improves onion (*Allium cepa* L.) yield and water use efficiency under water deficit condition. Sci Hortic 11: 411-15.

Borkowska B, 2002. Growth and photosynthetic activity of micropropagated strawberry plant inoculated with endomycorrhizal fungi (AMF) and growing under drought stress. Acta Physiol. Planta 24: 365-370

Cottenie A, 1980. Soil and Plant Testing. FAO Soils Bulletin. No. 38/2, 94-100.

Duan X, Neuman DS, Reiber JM, Green CD, Saxton AM and Auge RM, 1996. Mycorrhizal influence on hydraulic and hormonal factors implicated in the control of stomatal conductance during drought. J Exp Bot 47:1541-1550.

Genty B, Briantais JM and Baker NR, 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. Biochim. Biophys Acta 990: 87-92.

Goicoechea N, Dolezal K, Antolin MC, Strnad M and Sanchez-Diaz M, 1995. Influence of mycorrhiza and *Rhizobium* on cytokinin content in drought-stressed alfalfa. J Exp Bot 46:1543–1549.

Goicoechea N, Dolezal K, Antolin MC, Strnad M and Sanchez-Diaz M, 1996. Root cytokinins, acid phosphatase and nodule activity in drought-stressed mycorrhizal or nitrogen-fixing alfalfa plants. J Exp Bot 47:683-686.

Archive of SID

www.SID.ir

Goicoechea N, Antolin MC and Sanchez-Diaz M, 2008. Gas exchange is related to the hormone balance in mycorrhizal or nitrogen-fixing alfalfa subjected to drought. Physiol Planta 100: 989 – 999.

Hardie K and Leyton L, 1981. The influence of vesicular-arbuscular mycorrhiza on growth and water relations of red clover. In phosphate deficient soil. New Phytol 89:599–608.

Horneck DA and Hanson D, 1998. Determination of potassium and sodium by flame emission spectrophotometry. Pp. 153-155. In: Kalra YP(ed). Handbook of Reference Methods for Plant Analysis, CRC Press, Boca Raton, FL.

Isherwood K, Poulisse J and Van den Bergen T, 2005. Fertilizer use by crop in the Islamic Republic of Iran. First version, published by FAO Rome.

Jensen CL, Mogensen VO, Mortensen G, Fieldsend JK, Milford GGJ, Andersen MN and Thage JH, 1996. Seed glucosinolate, oil and protein contents of field-grown rape (*Brassica napus* L.) affected by soil brying and evaporative demand. Field Crop Res 47:93-105.

Kohler J, Caravaca F and Roldan A, 2009. Effect of drought on the stability of rhizosphere soil aggregates of *Lactuca sativa* grown in a degraded soil inoculated with PGPR and AM fungi. Appl Soil Ecol 42: 160–165.

Kormanik PP and Mc Graw AC, 1982. Quantification of VA mycorrhizae in plant roots. Pp. 37-45. In: Schenck NC (ed). Methods and Principles of Mycorrhizal Research. Am Phytopathol Soc St Paul, WSA.

Morte A, Lovisolo C and Schubert A, 2000. Effect of drought stress on growth and water relations of the mycorrhizal association *Helianthemum almeriense-Terfezia claveryi*. Mycorrhiza 10: 115-119.

Porcel R, Aroca R, Cano C, Bago A and Ruiz-Lozano JM, 2007. A gene from the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* encoding a binding protein is up-regulated by drought stress in some mycorrhizal plants. Environ Exp Bot 60: 251–256.

Rorisons A, 1987. Method Sheet 3 Nutrient Solution, recipe obtained from Sheffield University.

Safir GR, Boyer JS and Gerdemann JW, 1971. Mycorrhizal enhancement of water transport in soybean. Science, 172: 581-583.

Safir GR, Boyer JS and Gerdemann JW, 1972. Nutrient status and mycorrhizal enhancement of water transport in soybean. Plant Physiol 49:700-703.

Song H, 2005. Effects of VAM on host plant in the condition of drought stress and its mechanisms. Electronic J Biol 1: 44-48.

Subramanian KS, Charest C, Dwyer LM and Hamilton RI, 1995. Arbuscular mycorrhiza and water relations in maize under drought stress at tasselling. New Phytol 129:643–650.

Subramanian KS, Charest C, Dwyer LM and Hamilton RI, 1997. Effects of mycorrhiza on leaf water potential, sugar and P contents during and after recovery of maize. Can J Bot 75:1582–1591.

Archive of SID

www.SID.ir

Subramanian KS and Charest C, 1997. Nutritional, growth, and reproductive responses of maize (*Zea mays* L.) to arbuscular mycorrhizal inoculation during and after drought stress at tasselling. Mycorrhiza 7 :25–32.

Subramanian KS and Charest C, 1999. Acquisition of N by external hyphae of an arbuscular mycorrhizal fungus and its impact on physiological responses in maize under drought-stressed and well-watered conditions. Mycorrhiza 9:69-75.

Subramanian KS, Santhanakrishnan P and Balasubramanian P, 2006. Responses of field grown tomato plants to arbuscular mycorrhizal fungal colonization under varying intensities of drought stress .Sci Hortic 107 : 245–253.

Tisdall JM, 1991. Fungal hyphae and structural stability of soil. Aust J Soil Res 29:729–743.

Archive of SID

www.SID.ir