اثر تنش خشکی و هم‌زیستی میکوریزا بر رشد و جذب فسفر توسط دو رقم سورگوم متفاوت در ریخت شناسی ریشه

حبیب‌اله نادیان[1*]

(تاریخ دریافت: ۱۳۸۹/۳/۱ ؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۰/۲/۲۴)

چکیده

اثر سطوح مختلف تنش خشکی بر رشد و جذب فسفر توسط دو رقم سورگوم متفاوت در ریخت‌شناسی ریشه با حضور و بدون حضور میکوریزا در یک آزمایش گلدانی به صورت فاکتوریل در قالب بلوک‌های کامل تصادفی مورد مطالعه قرار گرفت. در این مطالعه سورگوم اسپیدفید با ریشه‌های انبوه و سورگوم KFS2 با ریشه‌های کم انشعاب توسط قارچ میکوریزا- آربسکولار *گلوموس اینترارادیسز* مایه‌کوبی شدند. کلیه گیاهان تا سه هفته پس از استقرار گیاه به طور یکسان آبیاری شدند. در شروع هفته چهارم تنش خشکی اعمال و افزایش آب به گلدان‌ها پس از مصرف ۴۰ درصد (T_1) ، ۶۰ درصد (T_2) و ۸۰ درصد (T_3) آب قابل استفاده گیاه صورت گرفت. نتایج نشان داد که در هر دو رقم سورگوم، با افزایش تنش خشکی از وزن ماده خشک آنها کاسته شد. با وجود این، در تمام سطوح تنش خشکی وزن ماده خشک سورگم میکوریزایی به طور معنی‌داری از وزن ماده خشک سورگوم شاهد بیشتر بود. این افزایش برای سورگوم میکوریزایی KFS2 بیشتر از سورگم میکوریزایی اسپیدفید بود. در تمام سطوح تنش خشکی، غلظت و مقدار کل فسفر در اندام‌های هوایی هر دو رقم سورگوم میکوریزایی از سورگوم غیر میکوریزایی بیشتر بود. با افزایش تنش خشکی مقدار کل فسفر به دلیل کاهش زیست توده هر دو رقم سورگوم کاهش یافت. با وجود این، مقدار کل فسفر در واحد طول ریشه کلنی شده هر دو رقم سورگوم میکوریزایی با افزایش تنش خشکی افزایش یافت. درصد کلینیزاسیون بیشتر ریشه سورگوم KFS2 و افزایش مجموع طول هیف‌های خارجی در واحد طول ریشه کلنی شده این رقم منجر به افزایش پاسخ رشد میکوریزایی و بهبود تغذیه فسفری سورگوم KFS2 نسبت به سورگوم اسپیدفید میکوریزایی شد.

واژه‌های کلیدی: تنش خشکی، سورگوم، میکوریزا، فسفر

۱. دانشیار خاک‌شناسی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه کشاورزی و منابع طبیعی رامین، خوزستان

* : مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: nadianhabib@yahoo.com

Archive of SID

www.SID.ir

مقدمه

تنش خشکی یکی از مهم‌ترین تنش‌های محیطی بر تولیدات کشاورزی در بسیاری از مناطق است. بسیاری از خصوصیات آناتومیکی (۲۵) ، فیزیولوژیکی (۱۹)، آنزیمی گیاه (۱۵ و ۳۵) تحت تأثیر تنش خشکی قرار می‌گیرد. از این گذشته تغذیه معدنی گیاه به ویژه تغذیه عناصر کم تحرک مانند فسفر توسط خشکی متأثر می‌شود (۴۷). جهت کاهش اثرهای نامطلوب تنش خشکی بر گیاه راه‌کارهای گوناگونی از جمله مدیریت مصرف کود به ویژه کودهای نیتروژنی (۲۳) مدیریت مصرف آب (۲۰) و افزایش توانایی گیاه به کم آبی (۴۶) پیشنهاد شده است. این راه‌کارها بسته به ویژگی‌های خاک، نوع گیاه و مراحل رشد آن متفاوت است. استفاده از برقراری هم‌زیستی گیاه با قارچ‌های آربسکولار- میکوریزا و بهبود روابط آبی آن با گیاه میزبان از جمله راه‌کارهای است که طی دهه‌های اخیر به کار گرفته شده است (۴۳).

تنش خشکی همراه با سایر تنش‌ها مانند دمای خاک (۲۴) و مقاومت مکانیکی خاک (۴۸) گیاه را متأثر می‌سازد. قارچ‌های آربسکولار- میکوریزا از مهم‌ترین قارچ‌های اندومیکوریزا هستند که با بیش از ۹۰ در صد گیاهان زراعی ارتباط هم‌زیستی برقرار می‌نمایند (۴۳). بیشترین اثر مفید این هم‌زیستی افزایش جذب عناصر غذایی و در نتیجه رشد بیشتر گیاه میزبان است. شبکه گسترده هیف‌های خارجی این قارچ‌ها به درون خاک منتشر می‌شوند و قادرند عناصر غذایی مانند فسفر (۲۹) و روی (۱۴) را با سرعت بیشتری، مستقل از پخشیدن کند آنها در خاک، به گیاه میزبان انتقال دهند. در واقع میکوریزا با افزایش سرعت جذب عناصر کم تحرک (مقدار عنصر جذب شده در واحد طول ریشه و در واحد زمان) قادر است تغذیه گیاه میزبان را در شرایط کمبود عناصر غذایی خاک بهبود بخشد (۴۲). افزایش سرعت جذب فسفر توسط گیاه میزبان به دلیل حضور انشعابات فراوان هیف‌های داخلی میکوریزا در داخل سلول‌های پوست ریشه گیاه است که سطح وسیعی را برای انتقال عناصر غذایی به خصوص فسفر به گیاه میزبان فراهم می‌نماید (۴).

هم‌زیستی میکوریزایی علاوه بر بهبود تغذیه گیاه قادر است بسیاری از اثرهای نا مطلوب تنش‌های محیطی در گیاه میزبان را کاهش دهد. کاهش اثرهای شوری در گیاه (۱۶)، کاهش غلظت عناصر سنگین در گیاه (۳۸)، بهبود تغذیه گیاه در خاک‌های متراکم (۳۳) و خاک‌های با خاکدانه‌های درشت (۳۴)، کاهش اثرهای نامطلوب بیماری در گیاه (۲۱) و نیز کاهش آثار تنش خشکی در گیاه میزبان از جمله اثرهای مفید این قارچ‌ها هستند. تأثیر تنش خشکی بر گیاه میزبان تاکنون در مطالعات زیادی بررسی شده است. از سال ۱۹۷۱ که موس و هیمن (۳۲) و پس از آن سفیر و همکاران (۳۹) برای اولین بار نشان دادند که هم‌زیستی میکوریزایی اثرهای تنش خشکی را در گیاه پیاز *Allium cepa* کاهش داد، تاکنون نتایج فراوانی در این خصوص ارائه شده است. اگر چه تمام این نتایج تأثیر مثبت قارچ‌های میکوریزا بر کاهش تنش خشکی در گیاه را تأیید نمی‌کنند (۱۷ و ۳۰) ولی در بسیاری از کارهای انجام شده اثرهای مثبت این هم‌زیستی نشان داده شده است (۵، ۸، ۱۱، ۲۷ و ۳۶). نتایج مطالعات انجام شده نشان می‌دهد که قارچ‌های میکویزا در طی دوره تنش خشکی با افزایش پتانسیل آب برگ (۲۷) ، افزایش سرعت مصرف دی اکسید کربن (۵)، افزایش میزان تعرق (۱۱) و نیز افزایش میزان جذب آب در واحد زمان و در واحد طول ریشه گیاه میزبان (۲۶) قادر است اثرهای تنش خشکی در گیاه را کاهش دهند.

میزان وابستگی گیاه میزبان به قارچ‌های میکوریزا و یا به عبارتی پاسخ رشد گیاه میکوریزایی به عوامل مختلف محیطی (مانند شدت نور، درجه حرارت، شرایط خاک) و نیز به مشخصات ریخت شناسی و فیزیولوژیکی گیاه بستگی دارد (۴۳). در بین این عوامل مشخصات ریخت شناسی ریشه گیاه میزبان از جمله عوامل مهم در بر قراری هم‌بستگی گیاه با قارچ میکوریزاست. اولین بار بیلیس (۱۲) پیشنهاد نمود که گیاهان با سیستم ریشه‌ای ضعیف و کم انشعاب وابستگی میکوریزایی بیشتری در مقایسه با گیاهان با سیستم ریشه‌ای انبوه و پر

www.SID.ir

انشعاب دارند. نتایج ارائه شده توسط سنت جون (۴۴) و بایون (۱۰) نتایج بیلیس را تأیید نمودند. در مطالعه بر روی فلور گیاهان در انگلیس ملاحظه گردید که گیاهان با ریشه‌های موئی کم و ریشه‌های ضعیف و کم انشعاب وابستگی میکوریزایی بیشتری در مقایسه با گیاهان با سیستم ریشه‌ای پر انشعاب و ریشه‌های موئی متراکم (۱۸) دارند. در یک مطالعه دیگر (۲) گزارش شده که شبدر برسیم (*Trifolium alexandrinum* L.) با ریشه‌های کم انشعاب وابستگی میکوریزایی بیشتری از شبدر *Trifolium subterraneum* L. دارد. در واقع وجود شبکه گسترده‌ای از هیف‌های خارجی قارچ میکوریزا در خاک به عنوان ادامه سیستم ریشه‌ای ضعیف گیاه میزبان عمل نموده و قادر است آب و مواد غذایی را از مناطق دور از دسترس ریشه به گیاه انتقال دهد. بر این اساس، در یک مطالعه اولیه چند رقم موجود از گیاه سورگوم (*Sorghum bicolor* L.) کشت و ریشه‌های آنها مورد مطالعه قرار گرفت. در این مطالعه، دو رقم سورگوم (اسپیدفید با ریشه‌های انبوه‌تر) و KFS2 (با ریشه‌های کم انشعاب تر) انتخاب شدند. مطالعات انجام شده نشان داد که سورگوم به خوبی با قارچ‌های میکوریزا رابطه هم‌زیستی بر قرار می‌کند (۷) و نیز تحت تنش خشکی رشد آن کاهش پیدا می‌کند (۱ و ۷). بنابراین بر اساس فرضیه بیلیس (۱۲) و با توجه به مطالب فوق چنین فرض شد که سورگوم KFS2 میکوریزایی بهتر می‌تواند تنش خشکی را تحمل کند تا سورگوم اسپیدفید میکوریزایی. در واقع این مطالعه برای اولین بار فرضیه بیلیس را تحت تنش خشکی مورد آزمون قرار می‌دهد. با توجه به مطالب فوق یک آزمایش با هدف مطالعه اثر سطوح مختلف تنش خشکی بر مؤلفه‌های رشد و جذب فسفر توسط دو رقم سورگوم با حضور و بدون حضور میکوریزا به مرحله اجرا در آمد.

مواد و روش‌ها

برای اهداف این مطالعه یک خاک با غلظت فسفر قابل جذب کم (روش اولسن) و بافت لوم انتخاب شد. نمونه‌برداری از خاک و انجام این مطالعه در دانشگاه کشاورزی و منابع طبیعی رامین خوزستان صورت گرفت. بعضی از مهم‌ترین ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی خاک مورد آزمایش در جدول ۱ نشان داده شده است. به منظور حذف قارچ‌های بومی خاک و به طور کلی ایجاد یک محیط عاری از قارچ و حذف عوامل بیماری‌زا، خاک توسط اتو کلاو در ۱۲۱ درجه سانتی‌گراد و فشار لازم به مدت ۱ ساعت برای دو روز پی در پی استریل شد. پس از استریل نمودن، خاک در کیسه‌های پلاستیکی کاملاً در بسته تا زمان استفاده نگه‌داری شدند. سایر مراحل انجام کار به ترتیب زیر صورت گرفت:

کشت گیاه و تلقیح آن با قارچ آربسکولار- میکوریزا

بذرهای دو رقم سورگوم (*Sorghum bicolor* L.) اسپیدفید (با ریشه‌های انبوه‌تر) و KFS2 (با ریشه‌های کم انشعاب‌تر) پس از ضد عفونی توسط هیپو کلریت سدیم ۵ درصد و شستشو با آب مقطر استریل روی کاغذ صافی خیس شده با آب مقطر در درون پتری دیش استریل شده جوانه زدند. به هر گلدان ۲/۵ کیلوگرم خاک هوا خشک اضافه شد. گیاهچه‌های دو رقم سورگوم با طول ریشه حدود ۱ سانتی‌متر از دستگاه جوانه‌زنی بذر خارج گردیدند. به هر گلدان۲ گیاهچه ۳ روزه منتقل شد.

برای تهیه مایه تلقیح از کشت گلدانی استفاده شد (۳۳). برای این کار شبدر برسیم در گلدان‌هایی که محتوی مخلوط ماسه و شن (به نسبت ۹ قسمت ماسه و ۱ قسمت خاک) بود کشت شد و ریشه‌های آن توسط گونه قارچ میکوریزا *Glomus intraradices* مایه‌کوبی شدند. دو ماه پس از کشت گیاه شبدر، قسمت هوایی گیاه قطع و دور انداخته شد. از خاک این گلدان‌ها که محتوی اسپور، هیف‌های خارجی قارچ و ریشه شبدر کلنی شده با میکوریزا بود به عنوان مایه تلقیح استفاده شد. در تیمار میکوریزایی، قبل از انتقال گیاهچه‌ها به گلدان مایه تلقیح قارچ میکوریزا *Glomus intraradices* در زیر ریشه گیاهچه‌ها قرار داده شد. گلدان‌ها تا سه هفته پس از استقرار گیاه

Archive of SID

www.SID.ir

جدول ۱. بعضی از مهم‌ترین خصوصیات فیزیکی و شیمیایی خاک مورد آزمایش

pH	هدایت الکتریکی[A] ($dS\ m^{-1}$)	فسفر قابل جذب[B] ($mg\ kg^{-1}\ soil$)	بافت خاک	(در صد) رطوبت خاک	
				FC[C]	PWP[D]
۷/۶	۲/۱	۳/۲	لوم	۱۹	۱۰

[A]: هدایت الکتریکی در عصاره اشباع [B] : فسفر قابل جذب به روش اولسن [D C] : ظرفیت مزرعه و نقطه پژمردگی

به طور یکسان آبیاری شدند. در شروع هفته چهارم تنش خشکی اعمال و افزایش آب مقطر به گلدان‌ها زمانی بود که ۴۰ درصد (T_1)،۶۰ درصد (T_2) و ۸۰ درصد (T_3) آب قابل استفاده گیاه مصرف شده بود. رطوبت خاک در ظرفیت مزرعه (۰/۳۳ اتمسفر) و در نقطه پژمردگی (۱۵ اتمسفر) به ترتیب برابر با ۱۹ و ۱۰ درصد بود. درصد رطوبت خاک در ظرفیت مزرعه و نقطه پژمردگی توسط دستگاه صفحه فشار اندازه‌گیری شد. افزایش آب مقطر به گلدان‌ها از طریق توزین گلدان‌ها و جبران آب کاهش یافته در هر یک از سطوح رطوبتی فوق انجام شد. به تمام گلدان‌ها هر هفته ۱۰ میلی‌لیتر محلول غذایی رقیق شده و بدون فسفر (۴۲) اضافه شد.

این آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با ۳ سطح رطوبتی خاک × ۲ رقم سورگوم × ۲ سطح میکوریزا (با حضور و بدون حضور میکوریزا) و در ۳ تکرار بود. تجزیه داده‌ها توسط نرم افزار SAS و مقایسه میانگین‌ها توسط روش چند دامنه دانکن صورت گرفت.

برداشت گیاه

گیاهان پس از پایان هفته نهم برداشت گردیدند. برای این کار ابتدا اندام‌های هوایی گیاه شامل ساقه و برگ از سطح خاک قطع و وزن تر آنها اندازه‌گیری شد. سپس این اندام‌ها به قطعات کوچک‌تر خردشده و در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد درون خشک کن نگه‌داری شدند. پس از خشک شدن، وزن خشک اندام های هوایی مربوط به هر گلدان تعیین و در نهایت به منظور تجزیه شیمیایی، آسیاب و نگه‌داری شدند.

مرحله شستشو، آماده‌سازی ریشه‌ها و تعیین مجموع طول ریشه‌ها

تمام ریشه‌های گیاه در هر گلدان با دقت از خاک جدا شدند و در یک الک بسیار ریز شسته شدند تا کاملاً عاری از خاک شوند. پس از آن آب اضافی ریشه‌ها توسط حوله کاغذی گرفته شد و جهت به دست آوردن وزن تازه آنها توزین شدند. ریشه‌ها به قطعات حدود ۱ سانتی‌متری تقسیم و به خوبی مخلوط شدند. در هر تیمار یک زیر نمونه از ریشه‌ها پس از توزین جهت تعیین مجموع طول ریشه و درصد طول ریشه کلنی شده برداشت شد. مجموع طول ریشه‌ها (مجموع طول کلیه انشعابات ریشه) با استفاده از فرمول $RL= 11:14\ (n\times d)$ بر اساس روش خطوط متقاطع (۴۵) به دست آمد. RL مجموع طول ریشه برای زیر نمونه ریشه، n تعداد برخورد ریشه‌ها با خطوط متقاطع و d طول ضلع هر مربع در کف پتری دیش مدرج می‌باشد. بقیه ریشه‌ها در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد به مدت حداقل ۷۲ ساعت خشک و وزن ماده خشک آنها تعیین شد.

مرحله تمیزکردن ریشه‌ها

به منظور رنگ آمیزی ریشه‌ها ابتدا ریشه‌های برداشته شده از هر گلدان (زیر نمونه ریشه‌ها) در محلول ۱۰ در صد هیدرو اکسید پتاسیم به مدت یک هفته در درجه حرارت ۴۵ درجه سانتی‌گراد قرار گرفتند. پس از حصول اطمینان از تمیز (سفید) شدن ریشه‌ها، آنها را از محلول هیدرو اکسید پتاسیم خارج و هر نمونه ریشه با استفاده از یک چای صاف کن توسط آب مقطر

www.SID.ir

به خوبی شسته شد و سپس توسط محلول اسید کلریدریک ۰/۱ نرمال خنثی‌سازی شد.

رنگ‌آمیزی ریشه‌ها و تعیین میزان کلینیزاسیون آنها

در این مرحله ریشه‌ها به مدت ۴۰ دقیقه در دمای آزمایشگاه (۲۷ درجه سانتی‌گراد) در محلول تریپن بلو قرار گرفتند. پس از این مدت ریشه‌ها از محلول تریپن بلو خارج و با استفاده از چای صاف کن ریشه به دقت و به آرامی با آب مقطر شسته شدند و در مخلوط گلسیرین و آب نگه‌داری شدند. درصد کلینیزاسیون ریشه به همراه مجموع طول ریشه به طور هم‌زمان با استفاده از یک بینوکولار و با استفاده از روش تقاطع شبکه خطوط متقاطع (۴۵) تعیین شد.

تعیین مجموع طول هیف‌های خارجی قارچ

برای تعیین مجموع طول ریسه‌های خارجی، ابتدا هیف‌های خارجی در تیمارهای مختلف بر اساس روش ابوت و همکاران (۳) از خاک استخراج شدند. برای اندازه‌گیری طول هیف‌ها از متد شوبرت و همکاران (۴۰) استفاده گردید.

فسفر گیاه به روش هضم تر عصاره‌گیری و غلظت فسفر عصاره‌ها با استفاده از روش رنگ‌سنجی تعیین شد (۴۲).

در صد پاسخ رشد میکوریزایی هر دو رقم سورگوم که بیانی است از درصد وابستگی میکوریزایی آنها از رابطه زیر به دست آمد (۱۰):

$$\text{پاسخ رشد میکوریزایی (٪)} = \frac{\text{وزن ماده خشک گیاه غیر میکوریزایی (شاهد)} - \text{وزن ماده‌ی خشک گیاه میکوریزایی شده}}{\text{وزن ماده خشک گیاه غیر میکوریزایی (شاهد)}} \times ۱۰۰$$

در بسیاری از مطالعات میکوریزی به منظور اطلاع از میزان تأثیر قارچ میکوریزا بر رشد گیاه و مقایسه رشد آن با گیاه شاهد (غیر میکوریزایی) بر حسب در صد از پاسخ رشد میکوریزایی بر طبق فرمول فوق استفاده می‌شود.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه داده‌های این مطالعه نشان داد که تنش خشکی بر مؤلفه‌های رشد گیاه شامل مجموع طول ریشه، وزن ماده اندام هوایی (جدول ۲) و وزن ماده خشک ریشه هر دو رقم سورگوم تأثیر معنی‌دار داشت.

در تیمار شاهد (آبیاری پس از آنکه ۴۰ درصد آب قابل استفاده گیاه تخلیه شد) مجموع طول ریشه گیاه سورگوم رقم اسپیدفید غیرمیکوریزایی (۲۴/۷متر در گلدان) از مجموع طول ریشه سورگوم رقم KFS2 غیر میکوریزایی (۲۱/۱ متر در گلدان) بیشتر بود (جدول ۳). این افزایش به دلیل سیستم ریشه‌ای انبوه‌تر رقم اسپیدفید است. با افزایش تنش خشکی مجموع طول ریشه هر دو رقم سورگوم کاهش معنی‌دار پیدا نمود (جدول ۳). یک روند مشابه در کاهش وزن ماده خشک ریشه با افزایش تنش خشکی در هر دو رقم سورگوم نیز ملاحظه گردید (جدول ۳). کاهش رشد ریشه (مجموع طول ریشه و یا وزن ماده خشک ریشه) تحت تأثیر تنش خشکی می‌تواند به دلیل کاهش هدایت هیدرولیکی گیاه (۲۷) و یا افزایش مقاومت مکانیکی خاک باشد (۴۸). بین درصد رطوبت خاک و مقاومت مکانیکی خاک یک رابطه معکوس وجود دارد (۱۳). نتایج مطالعات انجام شده نشان می‌دهد که فشار ریشه‌ای گیاهان زراعی بین ۰/۲۴ تا ۱/۴۵ مگاپاسکال است (۳۱). چنانچه فشار ریشه‌ای گیاه کمتر از مقاومت مکانیکی خاک باشد، رشد ریشه کاهش می‌یابد (۴۸). بنابراین بخشی از کاهش رشد ریشه سورگوم تحت تأثیر تنش خشکی در این مطالعه می‌تواند به دلیل افزایش مقاومت مکانیکی خاک باشد. در تمام سطوح تنش خشکی، مجموع طول ریشه سورگوم میکوریزایی از مجموع طول ریشه سورگوم غیر میکوریزایی در هر دو رقم بیشتر بود (جدول ۳). چنین افزایشی برای وزن ماده خشک ریشه سورگوم میکوریزایی نسبت وزن ماده خشک سورگم شاهد (غیر میکوریزایی) نیز ملاحظه شد (جدول ۳). با وجود این، با افزایش تنش خشکی از رشد ریشه‌های میکوریزایی (مجموع طول ریشه و یا وزن ماده

Archive of SID

www.SID.ir

جدول ۲. میانگین مربعات تعدادی از صفات مورد اندازه‌گیری در تجزیه واریانس داده‌های این مطالعه

منابع تغییرات	درجه آزادی	ماده خشک اندام هوایی (گرم در گلدان)	مجموع طول ریشه (متر در گلدان)	غلظت فسفر در اندام هوایی (میلی گرم در گرم)	تجمع فسفر در اندام هوایی (میلی گرم در گرم)	تجمع فسفر در اندام هوایی به ازای هر متر طول ریشه (میکرو گرم در متر)	مجموع طول هیف‌های خارجی به بازاء هر متر طول ریشه کلنی شده (متر درمتر)	پاسخ رشد میکوریزایی (٪)
تکرار	۲	۰/۰۲ ns	۲/۹ ns	۰/۰۱ ns	۸۴۰۶۶/۷ ns	۵۹/۹۲ ns	۰/۰۰۴ ns	۱۰۸/۲ ns
(T) تنش‌خشکی	۲	۳/۶**	۴۳۶/۵***	۰/۰۱ ns	۳۵۵۵۴۰۷۸/۷***	۷۷/۱۶ ns	۰/۱۱***	۱۱۳/۲ ns
(M) میکوریزا	۱	۲۷/۶***	۹۲۰/۱***	۰/۹۵***	۴۳۰۴۶۷۲۱/۰***	۳۳۶۹۰/۶***	۱/۶۳***	۱۳۶۷۸۹/۰***
(S) رقم	۱	۴/۷**	۲۶۵/۷***	۰/۰۰۱ ns	۲۸۶۹۶۳/۰***	۴۳۴/۷*	۰/۰۲**	۸۶۳۹/۷***
T×M	۲	۰/۴**	۱/۴ ns	۰/۰۰۱ ns	۷۳۹۱۶۱/۳***	۲۵/۹ ns	۰/۱۱***	۱۱۳/۲ ns
T×S	۲	۰/۱*	۱/۸ ns	۰/۰۱ ns	۶۴۴۸۲۰/۳ ns	۹۳/۳ ns	۰/۰۰۷*	۶۰/۴ ns
M×S	۱	۰/۰۰۱ ns	۶۵/۶***	۰/۰۱ ns	۶۳۶۴/۸ ns	۳۱۸۶/۶***	۰/۰۱**	۸۶۳۹/۷***
T×M×S	۲	۰/۰۵*	۷/۹*	۰/۰۱ ns	۲۸۶۴۰/۴ ns	۳۴/۵ ns	۰/۰۱*	۶۰/۴ ns
خطا		۰/۴	۲/۲	۰/۰۰۱	۵۲۷۹۹/۱	۱۰۰/۷	۰/۰۰۱	۱۳۰/۰

جدول ۳. وزن ماده خشک ریشه، اندام هوایی و مجموع طول ریشه دو رقم سورگوم میکوریزایی (M) و غیر میکوریزایی (NM) تحت تنش خشکی

تنش خشکی	رقم سورگوم	وزن ماده خشک اندام هوایی (گرم در گلدان)		وزن ماده خشک ریشه (گرم در گلدان)		مجموع طول ریشه (متر در گلدان)	
		M	NM	M	NM	M	NM
T_1	اسپیدفید	۴/۱^{a*}	۲/۰^{d}	۰/۸^{cd}	۱/۲^{a}	۲۴/۷^{cd}	۳۹/۸^{a}
	SKF2	۳/۷^{b}	۱/۴^{e}	۰/۷^{e}	۱/۱^{ab}	۲۱/۱^{f}	۲۷/۳^{c}
T_2	اسپیدفید	۳/۹^{a}	۲/۰^{d}	۰/ ۵^{f}	۱/۱ ^{ab}	۲۱/۹^{ef}	۳۲/۷ ^{b}
	SKF2	۲/۹^{c}	۱/۲^{f}	۰/۴^{f}	۰/۹^{b}	۱۴/۱^{g}	۲۳/۲ ^{def}
T_3	اسپیدفید	۲/۸ ^{c}	۱/۴^{e}	۰/۳^{g}	۱/۰ ^{ab}	۱۴/۲^{g}	۲۵/۹^{cd}
	SKF2	۲/۱^{d}	۰/۸^{g}	۰/ ۲^{g}	۰/۸ ^{cd}	۹/۱^{h}	۱۵/۹^{g}

*: اعداد با حروف متفاوت در هر ستون برای تیمارهای میکوریزایی (M) و غیر میکوریزایی (NM) دارای اختلاف معنی‌دار هستند (در سطح احتمال ۵ درصد).

خشک ریشه) به طور معنی‌دار کاسته شد (جدول ۳). کاهش رشد ریشه تحت تأثیر تنش خشکی منجر به کاهش وزن ماده خشک اندام‌های هوایی هر دو رقم سورگوم گردید (جدول ۳). نتایج قبلی گزارش شده از تأثیر تنش خشکی بر سورگوم نشان می‌دهد که کاهش وزن ماده خشک اندام‌های هوایی سورگوم تحت تأثیر کاهش رشد ریشه ناشی از کاهش سطح برگ

Archive of SID
www.SID.ir

است (۷). کاهش معنی‌دار در زیست توده سورگوم اسپیدفید با افزایش تنش خشکی نیز گزارش شده است (۱). حضور قارچ میکوریزا اثرهای تنش خشکی را در هر دو رقم سورگوم تعدیل نمود، هر چند وزن ماده خشک اندام‌های هوایی هر دو رقم سورگوم میکوریزایی با افزایش تنش خشکی کاهش پیدا کرد.

افزایش وزن ماده خشک سورگوم میکوریزایی در مقایسه با افزایش وزن ماده خشک سورگوم غیر میکوریزایی تحت تنش خشکی می‌تواند به دلیل افزایش پتانسیل آب برگ و یا افزایش میزان مصرف دی اکسید کربن باشد (۵). در واقع، وجود شبکه گسترده هیف‌های خارجی قارچ میکوریزا به عنوان ادامه سیستم ریشه ای گیاه میزبان قادر است آب را از منافذ بسیار ریز و دور از دسترس گیاه جذب و به گیاه منتقل نماید. در بالاترین سطح تنش خشکی، درصد پاسخ رشد میکوریزایی رقم KFS2 ۱۶۲ درصد و برای رقم اسپیدفید ۹۶ درصد بود. این نشان می‌دهد که تأثیر مثبت قارچ میکوریزا در رقم KFS2 با ریشه‌های ضعیف‌تر بیشتر بود تا در رقم اسپیدفید با ریشه‌های انبوه‌تر. چنین تأثیری در تمام سطوح رطوبتی خاک ملاحظه می‌شود (شکل ۱). نتایج این مطالعه با فرضیه بیلیس (۱۲) و سایر نتایج قبلی همخوانی دارد (۲، ۱۰، ۱۸، ۴۴). در شکل ۱ ملاحظه میشود که تنش خشکی تأثیر معنی‌داری بر درصد پاسخ رشد میکوریزایی هر دو رقم سورگوم نداشت.

میزان کلینیزاسیون ریشه توسط قارچ میکوریزا می‌تواند بر حسب درصد طول ریشه و یا کل طول ریشه کلنی شده گیاه میزبان تعیین شود (۴۳). در این مطالعه میزان گسترش اندام‌های قارچ در درون ریشه گیاه میزبان بر حسب در صد طول ریشه کلنی شده و نیز بر حسب مجموع طول ریشه گیاه کلنی شده تعیین شد. نتایج این مطالعه نشان داد که در تیمار شاهد (بدون تنش خشکی) درصد کلینیزاسیون ریشه رقم KFS2 و اسپیدفید به ترتیب ۶۵ درصد و ۵۱ درصد بود (شکل ۲). چنین افزایشی در تمام سطوح تنش خشکی برای رقم KFS2 ملاحظه گردید (شکل ۱). این نتایج با نتایج قبلی که نشان می‌دهد بین وابستگی میکوریزایی دو گیاه و درصد طول ریشه میکوریزایی آنها هم‌بستگی معنی‌داری وجود دارد کاملاً مطابقت دارد (۳۴ و ۴۱).

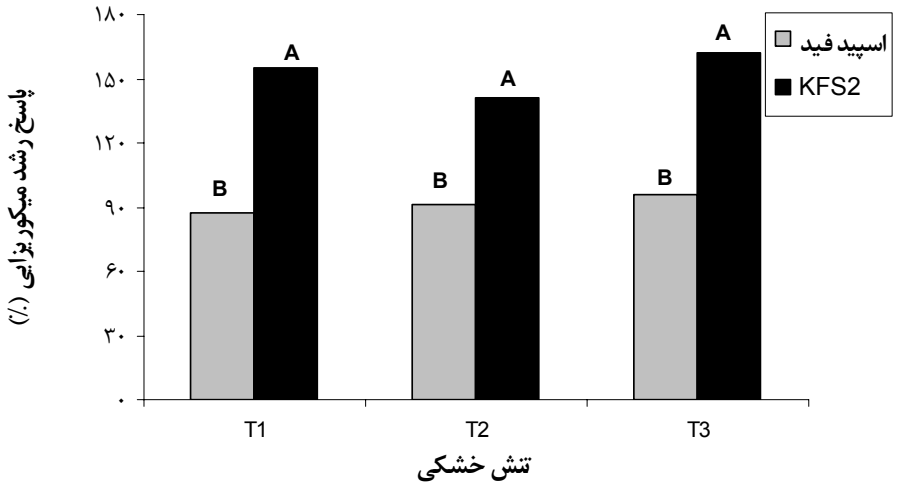
در واقع افزایش درصد طول ریشه کلنی شده سطح بیشتری را برای جذب و انتقال عناصر غذایی (فسفر) به گیاه میزبان فراهم می‌کند. درصد کلینیزاسیون ریشه با افزایش تنش خشکی در هر دو رقم کاهش یافت. اثر تنش خشکی بر درصد کلینیزاسیون ریشه متفاوت گزارش شده است. در بعضی از گزارش‌ها نشان داده شده است که تنش خشکی باعث کاهش درصد کلینیزاسیون ریشه (یونجه) شده است (۲۲)، حال آن‌که چنین کاهشی بر درصد کلینیزاسیون ریشه سویا ملاحظه نگردید (۳۶). بر خلاف نتایج این پژوهش، در یک مطالعه دیگر یک افزایش ۲۰ درصدی در کلینیزاسیون ریشه با افزایش تنش خشکی گزارش شده است. (۶). چنین پاسخ‌های متفاوت گیاه میکوریزایی نسبت به تنش خشکی می‌تواند علاوه بر شرایط خاک و شدت تنش خشکی به مؤلفه‌های فیزیولوژیکی گیاه مانند پتانسیل آب برگ (۳۷) و نیز میزان انباشت تنظیم کننده‌های اسمزی نظیر پرولین (۳۶) مربوط باشد.

در هر دو رقم سورگوم، مجموع طول ریشه کلنی شده با افزایش تنش خشکی به دلیل کاهش زیست توده آنها و درصد کلینیزاسیون ریشه کاهش پیدا نمود (شکل ۳). با وجود درصد کلینیزاسیون بیشتر ریشه KFS2 نسبت به سورگوم رقم اسپید فید، مجموع طول ریشه کلنی شده رقم KFS2، به علت پایین بودن زیست توده آن، کمتر از مجموع طول ریشه کلنی شده رقم اسپیدفید بود (شکل ۳).

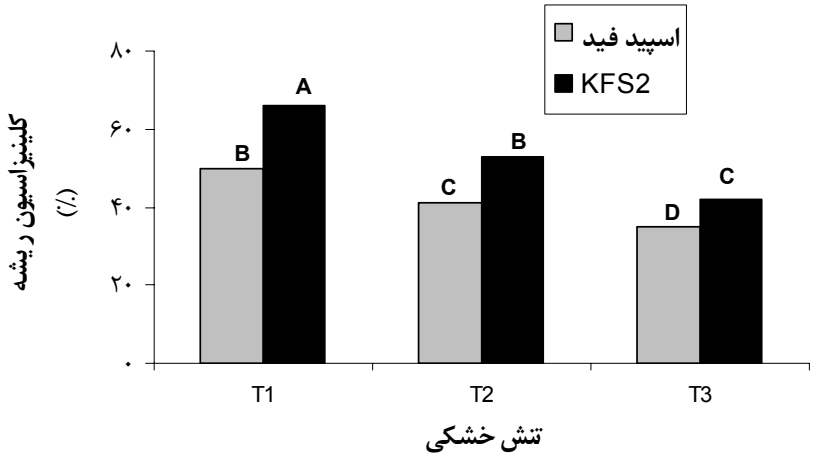
در تمام سطوح تنش خشکی، غلظت فسفر در هر دو رقم سورگوم میکوریزایی از غلظت آن در سورگوم غیر میکوریزایی به طور معنی‌داری بیشتر بود (شکل۴، A) و این تأییدی است بر نتایج قبلی که قارچ‌های آربسکولار- میکوریزا باعث بهبود تغذیه فسفری گیاه میزبان می‌شوند (۱۱). تنش خشکی تأثیر معنی‌داری بر غلظت فسفر در سورگوم میکوریزایی و سورگوم غیر میکوریزایی نداشت (شکل۴، A).

مقدار کل جذب فسفر (حاصل ضرب غلظت فسفر و وزن

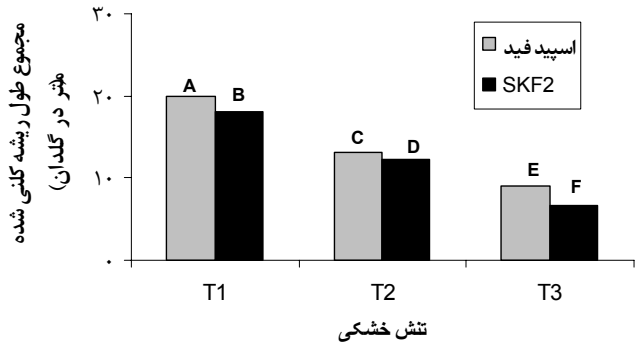
www.SID.ir



شکل۱. در صد پاسخ رشد میکوریزایی دو رقم سورگوم اسپیدفید و KFS2 در سطوح مختلف تنش خشکی (T1، T2 و T3 به ترتیب مصرف ۴۰، ۶۰ و ۸۰ درصد آب قابل استفاده گیاه از خاک)

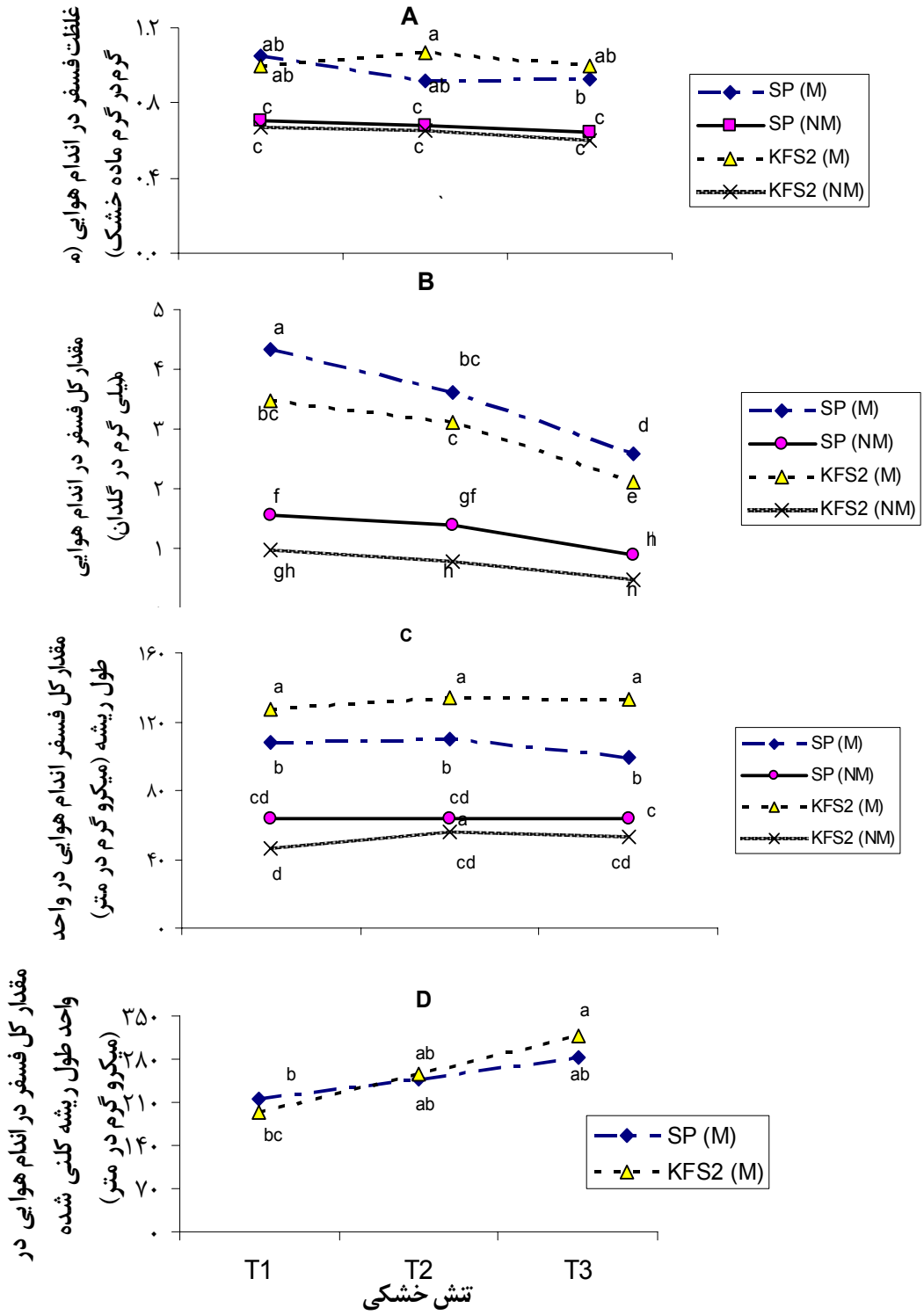


شکل۲. در صد کلنیزاسیون ریشه دو رقم سورگوم اسپیدفید و KFS2 در سطوح مختلف تنش خشکی (T1، T2 و T3 به ترتیب مصرف ۴۰، ۶۰ و ۸۰ درصد آب قابل استفاده گیاه از خاک)



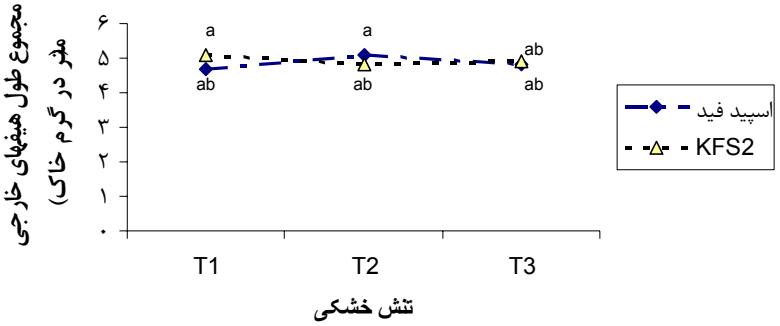
www.SID.ir

شکل۳. مجموع طول ریشه کلنی شده دو رقم سورگوم اسپید فید و KFS2 تحت سطوح تنش خشکی (T1، T2 و T3 به ترتیب مصرف ۴۰، ۶۰ و ۸۰ درصد آب قابل استفاده گیاه از خاک)

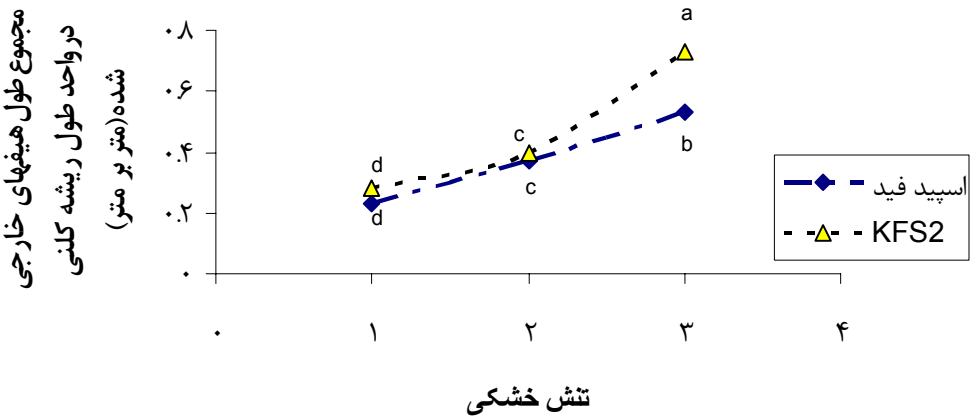


www.SID.ir

شکل ۴. غلظت فسفر در اندام هوایی (A)، مقدار کل فسفر در اندام هوایی (B) و مقدار کل فسفر در واحد طول ریشه (C) سورگوم اسپیدفید (SP) میکوریزایی (M) و غیر میکوریزایی (NM) و سورگوم KFS2 میکوریزایی (M) و غیر میکوریزایی (NM). نمودار D مقدار کل فسفر در واحد طول ریشه کلنی شده ارقام سورگوم اسپید فید و KFS2 را نشان می‌دهد.



شکل۵ . مجموع طول هیف‌های خارجی قارچ گلوموس اینترارادیسز همزیست با گیاه سورگوم اسپیدفید و سورگوم KFS2 تحت سطوح مختلف خشکی (T1، T2 و T3 به ترتیب مصرف ۴۰، ۶۰ و ۸۰ درصد آب قابل استفاده گیاه از خاک)



شکل ۶. مجموع طول هیف‌های خارجی در واحد طول ریشه کلنی شده دو رقم سورگوم اسپیدفید و سورگوم KFS2 تحت سطوح مختلف تنش خشکی

ماده خشک) در اندام‌های هوایی هر دو رقم سورگوم میکوریزایی به طور معنی‌داری از ارقام غیر میکوریزایی آنها بیشتر بود (شکل۴، B). این افزایش برای سورگوم اسپیدفید به دلیل بالاتر بودن زیست توده آن بیشتر بود (شکل۴، B). با وجود این، مقدار کل جذب فسفر با افزایش تنش خشکی به طور معنی‌داری کاهش یافت (شکل۴، B).

در تمام سطوح تنش خشکی، مقدار کل جذب فسفر در اندام‌های هوایی به ازای واحد طول ریشه در دو رقم سورگوم در حضور میکوریزا بیشتر از تیمار بدون میکوریزا بود (شکل۴، C). در تمام سطوح تنش خشکی و به ویژه با افزایش این تنش مقدار کل جذب فسفر برای سورگوم میکوریزایی KFS2 بیشتر از سورگوم میکوریزایی اسپیدفید بود (شکل۴، C). این نشان

www.SID.ir

می‌دهد که سورگوم KFS2 با سیستم ریشه‌ای ضعیف‌تر در حضور قارچ میکوریزا توانایی بیشتری در مقایسه با سورگوم میکوریزایی اسپیدفید در جذب فسفر در واحد طول ریشه دارد (شکل۴، C). در موافقت با این نتایج گزارش شده است که کارایی جذب فسفر توسط چاودار میکوریزایی با ریشه‌های ضعیف تر بیشتر از کارایی جذب فسفر توسط چاودار میکوریزایی با ریشه‌های انبوه‌تر است (۱۰). نتایج مشابهی برای دو گونه شبدر متفاوت در ریخت شناسی ریشه نیز گزارش شده است (۲). بر طبق شکل۴، C ملاحظه می‌شود که مقدار کل جذب فسفر در اندام هوایی در واحد طول ریشه در سورگوم غیر میکوریزایی اسپیدفید نسبت به سورگوم غیر میکوریزایی KFS2 به دلیل بالا بودن زیست توده آن بیشتر است. با مقایسه مقدار کل جذب فسفر در اندام هوایی در واحد طول ریشه در دو رقم سورگوم میکوریزایی و غیر میکوریزایی به نقش حضور قارچ آربسکولار- میکوریزا در توانایی جذب بیشتر فسفر در شرایط تنش خشکی برای گیاه سورگوم پی برده می‌شود.

در مطالعه میزان توانایی جذب فسفر توسط گیاهان میکوریزایی هم چنین می توان مقدار کل جذب فسفر در اندام هوایی گیاه را در واحد طول ریشه کلنی شده بیان نمود (۴۳). بر این اساس و بر طبق شکل۴، D ملاحظه می‌شود در تمام سطوح تنش خشکی، مقدار کل جذب فسفر در اندام هوایی سورگوم KFS2 در واحد طول ریشه کلنی شده آن در مقایسه با سورگوم اسپیدفید بیشتر است که باز توانایی بیشتر سورگوم KFS2 را نسبت به سورگوم اسپیدفید در جذب فسفر در واحد طول ریشه کلنی شده نشان می‌دهد (شکل۴، D). اختلاف جذب فسفر توسط ارقام مختلف جو با حضور میکوریزا نیز گزارش شده است (۹). نتایج مطالعات انجام شده نشان می‌دهد وقتی گیاه میکوریزایی تحت تنش‌های محیطی نظیر افزایش مقاومت مکانیکی خاک ناشی از تراکم خاک (۳۳) و یا افزایش اندازه خاکدانه قرار می‌گیرد (۳۴) جذب فسفر در واحد طول ریشه کلنی شده افزایش می‌یابد.

در مطالعات روابط هم‌زیستی قارچ میکوریزا و گیاه میزبان، یکی از مؤلفه‌های مورد اندازه‌گیری تعیین مجموع طول هیف‌های خارجی قارچ و ارتباط دادن آن به سایر مؤلفه‌های رشد و جذب عناصر غذایی است. این موضوع به ویژه تحت تنش خشکی که رشد ریشه گیاه به طور جدی آسیب می‌بیند از اهمیت خاصی بر خوردار است. در این مطالعه مجموع طول هیف‌های خارجی تحت تأثیر معنی‌دار تنش خشکی قرار نگرفت (شکل ۵).

مجموع طول هیف‌های خارجی در واحد طول ریشه کلنی شده با افزایش تنش خشکی افزایش یافت. این افزایش برای سورگوم KFS2 بیشتر از سورگوم اسپیدفید بود (شکل ۶). با توجه به این‌که هیف‌های خارجی میکوریزا به عنوان ادامه سیستم ریشه ای گیاه میزبان عمل می‌کنند (۴) و انتقال آب را به گیاه میزبان تسهیل می‌کند (۲۸) ، بیشتر بودن مجموع طول هیف‌های خارجی به ازای هر واحد طول ریشه کلنی شده در سورگوم KFS2 نسبت به سورگوم اسپیدفید، افزایش پاسخ رشد میکوریزایی (شکل ۱) و جذب بیشتر فسفر در واحد طول ریشه سورگوم KFS2 نسبت به سورگوم اسپیدفید (شکل۴ C و D) را تحت تنش خشکی کاملاً توجیه می‌نماید.

نتیجه‌گیری

نتایج این مطالعه نشان داد که حضور قارچ *گلوموس اینترارادیسز* توانست اثرهای تنش خشکی را در هر دو رقم گیاه سورگوم با بهبود تغذیه فسفری و افزایش وزن ماده خشک گیاه میزبان، تا حدودی، تعدیل نماید. پاسخ دو رقم گیاه سورگوم به هم‌زیستی میکوریزایی تحت تنش خشکی به ریخت شناسی ریشه بستگی داشت. سورگوم رقم KFS2 با داشتن سیستم ریشه‌ای ضعیف‌تر، در مقایسه با سورگوم اسپیدفید، درصد بیشتری از طول آن، در تمام سطوح تنش خشکی، توسط قارچ میکوریزا کلنی شد. این منجر به درصد بیشتر پاسخ رشد میکوریزایی رقم KFS2 نسبت به رقم اسپیدفید گردید. در واقع می‌توان گفت که سورگوم رقم KFS2 درصد وابستگی

Archive of SID

www.SID.ir

میکوریزایی بیشتری در مقایسه با رقم اسپیدفید، در تمام سطوح تنش خشکی داشت. از این گذشته، هر واحد (متر) از ریشه کلنی شده سورگوم رقم KFS2 با در اختیار داشتن طول بیشتری از هیف‌های خارجی، به ویژه تحت بالاترین سطح تنش خشکی، پاسخ بیشتر این رقم میکوریزایی را بر حسب رشد و جذب فسفر نسبت به رقم اسپید فید میکوریزایی در پی داشت که تأییدی است بر فرضیه بیلیس تحت شرایط تنش خشکی.

منابع مورد استفاده

۱. . کاظمی اربط، ح.، ف. رحیم زاده خویی، م. مقدم، و ا. بنالی خسرقی. ۱۳۷۹. اثر مقادیر مختلف کودهای نیتروژن و فسفر و دورهای آبیاری بر روی بیوماس تولیدی سورگوم علوفه ای واریته اسپیدفید. فصلنامه علوم کشاورزی ایران ۳۱(۴): ۷۱۳-۷۲۴.

۲. هانی، ع. ، ح. نادیان و ع. ر. برزگر ۱۳۸۶. بررسی وابستگی میکوریزی و عملکرد دو نوع شبدر (*Trifolium alexandrinum* و *Trifolium subterraneum*) در سطوح مختلف فسفر. علوم خاک و آب ۲۱(۲): ۲۶۹-۲۷۶.

3. Abbott, L. K., A. D. Robson and G. De Boer. 1984. The effect of phosphorus on the formation of hyphae in soil by the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus fasiculatum*. New Phytol. 97: 437-446.
4. Abbott, L. K. and A. D. Robson. 1985. Formation of external hyphae in soil by four species of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. New Phytol. 99: 245-255.
5. Amerian, M. R., W. S. Stewart and H. Griffiths. 2001. Effect of two species of arbuscular mycorrhizal fungi on growth, assimilation and leaf water relations in maize (*Zea mays*). Asp. Appl. Biol. 63: 71-76.
6. Aroca, R., P. Vernieri and J. M. Ruiz-Lozano. 2008. Mycorrhizal and non-mycorrhizal Lactuca sativa plants exhibit contrasting responses to exogenous ABA during drought stress and recovery. J. Exp. Bot. 59: 2029-2041.
7. Auge, R. M., A. J. W. Stodola, R. C. Ebel and X. Duan. 1995. Leaf elongation and water relations of mycorrhizal sorghum in response to partial soil drying: two Glomus species at varying phosphorus fertilization. J. Exp. Bot. 46: 297-307.
8. Auge, R. M. 2001. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. Mycorrhiza 11: 3–42.
9. Baon, J. B., S. E. Smith and A. M. Alston. 1993. Mycorrhizal responses of barley cultivars differing in P efficiency. Plant Soil 157: 97-105.
10. Baon, J. B., S. E. Smith and A. M. Alston. 1994. Growth and phosphorus uptake of rye with long and short root hairs: interaction with mycorrhizal infection. Plant Soil 167: 247-254.
11. Bathlenfalvay, G. J., M. S. Brown, R. N. Ames and R. S. Thomas. 1988. Effect of drought on host and endophyte development in mycorrhizal soybean in relation to water use and phosphate uptake. Physiol. Plant 72: 565-571.
12. Baylis, G. T. S. 1975. The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it. PP.373-389. *In*: F. E. Sanders, B. Mosse and P. B. Tinker(Eds.), Endomycorrhizas. Springer-Verlag Pub., London.
13. Bengough, A. G., M. F. Bransby, J. Hans, S. J. McKenna, T. J. Roberts and T. A. Valentine. 2006. Root responses to soil physical conditions; growth dynamics from field to cell. J. Exp. Bot. 57: 437-447.
14. Burkert, B. and A. Robson. 1994. ^{65}Zn uptake in subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) by three vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in a root-free sandy soil. Soil Biol. Biochem. 26: 1117-1124.
15. Contour-Ansel, D., M. L. Torres-Franklin, M. H. C. Carvalho and Y. Zully-Fodil. 2006. Glutathione reductase in leaves of cowpea: cloning of two cDNAs, expression and enzymatic under progressive drought stress, desiccation andabscisic acid treatment. Ann. Bot. 98: 1279–1287.
16. Evelin, H., R. Kapoor and B. Giri. 2009. Arbuscular mycorrhizal fungi in alleviation of salt stress: a review. Annu. Bot. 104: 1263–1280.
17. Fitter, A. H. 1988. Water relations of red clover *Trifolium pratense* L. as affected by VA mycorrhizal infection and phosphorus supply before and during drought. J. Exp. Bot. 39: 595-603.
18. Fitter, A. H. 1989. An ecological flora. Bul. Brit. Ecol. Soc. 20: 199-200.
19. Flexas, J., M. Barón, J. Bota, J. M. Ducruet, A. Gallé, J. Galmés, M. Jiménez, A. Pou, M. Ribas-Carbó, C. Sajnani, M. Tomàs and H. Medrano. 2009. Photosynthesis limitations during water stress acclimation and recovery in the drought-adapted Vitis hybrid Richter-110 (V. *berlandierixV. rupestris*). J. Exp. Bot. 60:2361-2377.
20. Galle, A., I. Florez-Sarasal, A. Thameur, R. D. Paepe, J. Flexas and M. Ribas-Carb. 2010. Effects of drought stress and subsequent rewatering on photosynthetic and respiratory pathways in Nicotiana sylvestris wild type and the mitochondrial complex I-deficient CMSII mutant. J. Exp. Bot. 61: 765-775.
21. Gianinazzi-Pearson, V. and S. Gianinazzi. 1983. The physiology of vesicular-arbuscular mycorrhizal roots. Plant Soil 71: 197-209.
22. Goicoechea, N., M. C. Antolín, M. Strnad and M. Sánchez-Diaz. 1996. Root cytokinins, acid phosphatase and

www.SID.ir

nodule activity in drought-stressed mycorrhizal or nitrogen-fixing alfalfa plants. J. Exp. Bot. 47: 683-686.
23. Hirel1, B., J. L. Gouis, B. Ney and A. Gallais. 2007. The challenge of improving nitrogen use efficiency in crop plants: towards a more central role for genetic variability and quantitative genetics within integrated approaches. J. Exp. Bot. 58 (9): 2369-2387.
24. Huang, X., A. N. Lakso and D. M. Eissenstat. 2007. Interactive effects of soil temperature and moisture on concord grape root respiration. Ann. Bot. 100: 1297-1305.
25. Kivimaenpae, M., S. Sutinin, P. E. Karlsson and G. Sellde. 2003. Cell structural changes in the needles of norway spruce exposed to long-term ozone and drought. Ann. Bot. 92: 779-793.
26. Kothari, S. K., H. Marschner and E. George. 1990. Effect of VA mycorrhizal fungi and rhizosphere microorganisms on root and shoot morphology, growth, and water relations of maize. New Phytol. 116: 303-311.
27. Ladjal, M., R. Huc and M. Ducrey. 2005. Drought effects on hydraulic conductivity and xylem vulnerability to embolism in diverse species and provenances of Mediterranean cedars. Tree Physiol. 25: 1109 –1117.
28. Louise, M., E. Warburton, J. I. Querejeta and M. F. Allen. 2007. Common mycorrhizal networks provide a potential pathway for the transfer of hydraulically lifted water between plants**.** J. Exp. Bot. 58: 1473 – 1483.
29. Maiquetía, M., A. Cáceres and A. Herrera. 2009. Mycorrhization and phosphorus nutrition affect water relations and CAM induction by drought in seedlings of *Clusia minor*. Ann. Bot. 103: 525–532.
30. Mathur, N. and A.V. Yas. 1995. Influence of VA mycorrhizae on net photosynthesis and transpiration of *Ziziphus mauritiana*. J. Plant Physiol. 147: 328-330.
31. Misra, R. K., A. R. Dexter and A. M. Alston. 1986. Maximum axial and radial growth pressures of plant roots. Plant Soil 95: 315-326.
32. Mosse, B. and D. S. Hyman. 1971. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhizae in unsteilized field soils. New Phytol. 70: 29-34.
33. Nadian, H., S. E. Smith, A. M. Alston, R. S. Murray and B. D. Siebert. 1998. Effects of soil compaction on phosphorus uptake and growth of P R. S. *Trifolium subterraneum* colonized by four species of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. New Phytol. 139: 155-165.
34. Nadian, H., M. Hashemi and S. J. Herbert. 2009. Soil aggregate size and mycorrhizal colonization effect on root growth and phosphorus accumulation by berseem clover. Commu. Soil Sci. Plant Ann. 40: 2413–2425.
35. Parry, M. A. J., P. J. Andralojc, S. Khan, P. J. Lea and A. J. Keyes. 2002. Rubisco activity: drought stress. Ann. Bot. 89: 833-839.
36. Porcel, R. and J. M. Ruiz-Lozano. 2004. Arbuscular mycorrhizal influence on leaf water potential, solute accumulation, and oxidative stress in soybean plants subjected to drought stress. J. Exp. Bot. 55: 1743–1750.
37. Premachandra, G. S., D. T. Hahn, D. Rhodes and R. J. Joly. 1995. Leaf water relations and solute accumulation in two grain sorghum lines exhibiting contrasting drought tolerance. J. Exp. Bot. 46: 1833-1844.
38. Rivera-Becerril, F., C. Calantzis, K. Turnau, J. P. Caussanel, A. A. Belimov, S. Gianinazzi, R. J. Strasser and V. Gianinazzi-Pearson**.** 2002. Cadmium accumulation and buffering of cadmium-induced stress by arbuscular mycorrhiza in three *Pisum sativum* L. genotypes. Ann. Bot. 104: 1263–1280.
39. Safir, G. R., J. S. Boyer and J. W. Gerdemann. 1971. Mycorrhizal enhancement of water transport in soybean. Science 172: 581-583.
40. Schubert, A. M., C. Marzachi, M. Mazzitelli, M. C. Cravero and P. Bonfante-Fasolo. 1987. Development of total and viable extraradical mycelium in the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus clarum* Nicol & Scenck. New Phytol. 107: 183-190.
41. Siquerira, J. O. and J. Orivaldo 2006. Dependency on arbuscular mycorrhizal fungi and responsive of some Brazilian native woody species. Mycorrhiza 11: 245-255.
42. Smith, S. E. 1982. Inflow of phosphate into mycorrhizal and non-mycorrhizal plants of *Trifolium subterraneum* at different levels of soil phosphate. New Phytol. 90: 293-303.
43. Smith, S. E. and D. J. Read. 2008. Mycorrhizal Symbiosis. 3rd ed., Academic Press, London.
44. St Jhon, T.V. 1980. Root size, root hairs and mycorrhizal infection: a re-examination of Baylis's hypothesis with tropical trees. New Phytol. 84: 483-487.
45. Tennant, D. 1975. A test of a modified line intersect method of estimating root length. J. Ecol. 63: 995-1001.
46. Valente, M. A. S, J. A. Faria, J. R. L. Soares-Ramos, P. A. B. Reis, G. L. Pinheiro1, N. D. Piovesan, A. L. T. Morais, C. C. Menezes, M. A. O. Cano, L. G. Fietto, M. E. Loureiro, F. J. L. Araga and E. P. B. Fontes. 2009. The ER luminal binding protein (BiP) mediates an increase in drought tolerance in soybean and delays drought-induced leaf senescence in soybean and tobacco. J. Exp. Bot. 60: 533–546.
47. Volaire, V. and H. Thomas. 1995. Effect of drought on water relations, mineral uptake, water soluble carbohydrate accumulation and survival of two contrasting populations of cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.). Ann. Bot. 75: 513-524.
48. Whitmore, A. P. and W. R. Whalley. 2009. Physical effects of soil drying on roots and crop growth. J. Exp. Bot. 60:

Archive of SID
www.SID.ir

2845-2857.