Archive of SID

اثر قارچ‌های اندوفیت بر کارایی فسفر و تحمل گندم به تنش کمبود فسفر

داود رحمانی ایرانشاهی[۱]، مژگان سپهری[۲*]، مهدی زارعی[۲] و وحیداله جهاندیده مهجن آبادی[۲]

[۱] گروه علوم خاک، دانشکده کشاورزی، دانشگاه صنعتی اصفهان، اصفهان، ایران.

[۲] گروه علوم خاک، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شیراز. شیراز. ایران.

(تاریخ دریافت: ۱۳۹٤/۰۳/۱۷، تاریخ پذیرش نهایی: ۱۳۹٤/۱۲/۱۲)

Downloaded from jispp.iut.ac.ir at 17:45 IRST on Thursday November 9th 2017

چکیده:

قارچ‌های اندوفیت از طریق برقراری رابطه همزیستی، نقش مهمی در بهبود رشد و تغذیه معدنی گیاهان میزبان خود ایفا می‌نمایند. در این پژوهش به بررسی اثر تیمارهای قارچ‌های *Piriformospora indica* و میکوریزا بر شاخص‌های کارایی فسفر و افزایش تحمل گیاه گندم به تنش کمبود فسفر پرداخته شد. بدین منظورآزمایشی گلخانه‌ای در قالب طرح کاملاً تصادفی به صورت فاکتوریل با دو تیمار قارچی شامل قارچ *P. indica* (عدم تلقیح و تلقیح با قارچ) و قارچ‌های آربوسکولارمیکوریزا (عدم تلقیح، *Glomus intraradices* ,*Glomus mossea* + *G. intraradices*) در شرایط کمبود فسفر در سه تکرار انجام پذیرفت. ٦۰ روز پس از کشت، با اندازه‌گیری پارامترهای وزن خشک ریشه و شاخساره، میزان فسفر شاخساره و فعالیت آنزیم آنتی اکسیدان گایاکول پراکسیداز شاخساره، شاخص‌های کارایی فسفر محاسبه شد. نتایج نشان داد که اثر ریزجانداران مورد مطالعه بر شاخص‌های مذکور در سطح احتمال ۵ درصد معنی‌دار بود، به طوری که در شرایط تنش کمبود فسفر، تیمار تلقیح توأم قارچ‌های *G. intraradices* و *P. indica* با بهبود رشد، کارایی جذب فسفر، کارایی فسفر ریشه و شاخساره و شاخص تحمل تنش، مؤثرترین تیمار میکروبی بود. تیمار تلقیح انفرادی قارچ *P. indica* نسبت به سایر تیمارها به دلیل دارا بودن توان بیشتر در انتقال فسفر از ریشه به اندام هوایی، نقش مؤثری در افزایش غلظت این عنصر در بخش هوایی گیاه داشت. نتایج نشان داد که قارچ‌های مورد مطالعه از طریق افزایش جذب فسفر، بهبود رشد ریشه و شاخساره گیاه و اثر افزایشی بر فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز، موجب افزایش تحمل گندم به تنش کمبود فسفر می‌شوند.

کلمات کلیدی: ***Glomus intraradices*، *Glomus mossea*، GPX و *Piriformospora indica*.**

مقدمه:

فسفر یکی از مهم‌ترین عناصر ضروری در تغذیه گیاهی است و پس از نیتروژن بیشترین مصرف کودی را در دنیا دارد. به طوری که سالانه بیش از ١٦ میلیون تن فسفر در دنیا (Batten, 1992) و ۸۰۰ هزار تن کود فسفره در ایران مصرف می‌شود (ملکوتی، ١٣٨٤). اما به دلیل شیمی پیچیده فسفر در خاک، جذب این عنصر توسط گیاه دشوار است و کمبود آن سبب افت شدید رشد و عملکرد می‌شود (Ozturk, 2005). بنابراین، دستیابی به عملکرد بهینه در گیاهان، مستلزم مصرف زیاد کودهای فسفاته است. طبق برآوردهای صورت گرفته، منابع سهل الوصول این کودها رو به اتمام می‌باشند. همچنین، مصرف بی‌رویه کودهای فسفاته علاوه بر ایجاد مشکلات زیست محیطی مختلف مانند پدیده یوتریفیکاسیون (Eutrophication)، به افزایش قیمت این کودها و در نتیجه

*نویسنده مسؤل، نشانی پست الکترونیکی: m.sepehri@shirazu.ac.ir

www.SID.ir

Archive of SID

Downloaded from jispp.iut.ac.ir at 17:45 IRST on Thursday November 9th 2017

افزایش هزینه‌های تولید نیز منجر شده است (Akhtar, 2008). گیاهان در طول دوره رشد همواره با تنش‌های محیطی متعددی از جمله کمبود عناصر غذایی روبرو هستند. که این تنش‌ها با تشکیل گونه‌های فعال اکسیژن سبب ایجاد اختلالات متابولیسمی و در نهایت ایجاد تنش اکسیداتیو در سلول گیاهی می‌شوند (Dat *et al*., 2000). سلول‌های گیاهی جهت مقابله با اثرهای منفی تنش‌های محیطی از مکانیسم‌های دفاعی ویژه‌ای برخوردارند که از همکاری آنزیم‌های آنتی اکسیدان از جمله گایاکول پراکسیداز بوجود می‌آیند (Mittler, 2002). تحقیقات نشان داده که برخی ریزجانداران مفید خاکزی مانند قارچ‌های میکوریزایی در تقویت مکانیسم‌های دفاعی گیاهان در شرایط تنش‌های محیطی نقش دارند (Yin *et al*., 2010). در شرایط کمبود فسفر، گیاهان سازوکارهای متفاوتی از خود بروز می‌دهند و عواملی از قبیل خصوصیات ریشه، فرآیندهای ریزوسفری و روابط ریشه و برخی ریزجانداران مفید خاکزی مانند همزیستی میکورایزایی، به بروز اختلاف گونه‌های گیاهی در جذب فسفر منجر می‌شوند (Ozturk, 2005).

همزیستی میکوریزایی از رایج‌ترین و سابقه‌دارترین ارتباط‌های همزیستی در سلسله گیاهی است، به‌طوریکه حدود ۹۵ درصد گونه‌های گیاهان آوندی حداقل یکی از تیپ‌های میکوریزا را دارند (Yin *et al*., 2010). قارچ‌های میکوریزا از طریق مکانیسم‌های متعدد شامل افزایش سطح جذب ریشه و سرعت انتقال فسفر، توان جذب یونی بیشتر هیف‌های قارچی نسبت به سیستم ریشه‌ای گیاه و امکان استفاده از منابع فسفاتی نامحلول و کم محلول از اهمیت بیشتری نسبت به سایر ریزجانداران مفید خاکزی در جذب فسفر برخوردارند (Pandey, 2005). نتایج مطالعات Gahoonia و همکاران (۱۹۹٤) مشخص کرد که قارچ‌های میکوریز آربوسکول موجب افزایش استخراج فسفر از خاک ریزوسفری گیاه گندم شدند. نتایج تحقیقات Mikhaeel و همکاران (۱۹۹۷) نشان داد که مایه‌زنی گیاه گندم با قارچ‌های میکوریز آربوسکول جذب فسفر را تا ۱۵٤ درصد نسبت به گیاهان شاهد (عدم مایه‌زنی) افزایش داد. تحقیقات نشان می‌دهد قارچ‌های میکوریزایی با افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان سبب کاهش اثرات تنش‌های محیطی در گیاهان تلقیح شده می‌شوند (Ruíz-Sánchez *et al*., 2011. Sgherri *et al*., 2000 and Yin *et al*., 2010).

قارچ اندوفایت *Piriformospora indica* یکی دیگر از قارچ‌های همزیست با ریشه گیاهان می‌باشد که به دلیل دارا بودن ویژگی‌های بسیار مشابه با قارچ‌های میکوریزا، قارچ شبه میکوریزی نیز نامیده می‌شود (Waller *et al*., 2005 and Oelmüller *et al*., 2009). اهمیت قارچ *P. indica* در بهبود تغذیه و افزایش تحمل گیاهان در برابر برخی بیماری‌ها و کاهش اثرهای منفی تنش خشکی و شوری توسط محققان مختلف گزارش شده است (Waller *et al*., 2005 and Kumar *et al*., 2009). طبق گزارش‌های موجود به نظر می‌رسد که قارچ‌های مفید همزیست از جمله قارچ‌های میکوریزی جنس گلوموس و قارچ شبه میکوریزی *P. indica* با تاثیر بر بیان ژن‌ها و القای مقاومت با افزایش ظرفیت آنتی اکسیدانی گیاه میزبان، در سازگار کردن میزبان با شرایط تنش و در نتیجه افزایش تحمل گیاه نقش دارند (Varma *et al*., 2012. Waller *et al*., 2005 and Yin *et al*., 2010).

از آنجا که مایه‌زنی گیاهان با ریزجانداران مفید خاک (قارچ‌ها، باکتری‌ها)، با افزایش جذب فسفر توسط گیاهان و در نتیجه کاهش مصرف کودهای شیمیایی فسفره، می‌تواند در نیل به کشاورزی پایدار موثر باشد. پژوهش حاضر با هدف بررسی اثر قارچ‌های میکوریز آربوسکولار گلوموس موسه (*Glomus mossea*)، گلوموس اینترارادیسز (*Glomus intraradices*) و قارچ اندوفایت *Piriformospora indica* بر شاخص‌های کارایی فسفر و افزایش تحمل تنش رقم آزادی گندم در شرایط تنش کمبود فسفر صورت پذیرفت.

مواد و روش‌ها:

تهیه مایه تلقیح قارچ *Piriformospora indica*: جدایه قارچ *P. indica* در تعداد کافی پتری دیش محتوی محیط کشت ترکیبی (Complex Medium) کشت و به مدت دو هفته در دمای ۲٤ درجه سلسیوس درون انکوباتور نگهداری شد. سپس

www.SID.ir

Archive of SID

Downloaded from jispp.iut.ac.ir at 17:45 IRST on Thursday November 9th 2017

اسپورهای قارچی با استفاده از محلول آب- توئین (µL/L ۲۰) و با کمک پاروی پلاستیکی جمع‌آوری شدند و پس از انجام مراحل سانتریفیوژ و انحلال طی سه مرتبه، تعداد آن‌ها با استفاده از لام نئوبار در حدود ۵×۱۰^{۶} تنظیم شد. سپس به منظور اطمینان از حصول تعداد کافی اسپور دارای قابلیت جوانه‌زنی یکنواخت جهت تهیه مایه تلقیح قارچ، مقدار لازم محیط کشت پیچیده با تعداد ۵×۱۰^{۵} اسپور تلقیح و به مدت ۱۰ روز در دمای ۲۵ درجه سلسیوس روی بهم‌زن دورانی با سرعت چرخش ۱۰۰ دور در دقیقه هوادهی و نگه‌داری شد. سپس مانند مرحله قبل مراحل جمع‌آوری، شستشو و سانتریفیوژ بر روی اسپورهای رشد یافته در محیط کشت مایع انجام و تعداد نهایی اسپورها ۵×۱۰^{۶} عدد در هر میلی‌لیتر مایه تلقیح تنظیم گردید.

تهیه مایه تلقیح قارچ‌های میکوریزی: جهت کسب مقدار کافی اسپورهای سالم قارچ‌های میکوریزی *G. mossea* و *G. intraradices*اقدام به کشت تله گلدانی با استفاده از گیاه سورگوم شد. زادمایه میکوریزا به صورت مخلوطی از اسپور، هیف، ریشه‌های کلنیزه شده گیاه سورگوم و ماسه رودخانه‌ای با مقدار کلنیزاسیون ۷۵ درصد و میانگین اسپور ۱۰ عدد در هر گرم بستره بود که قبل از کاشت گیاه حدود ۵۰ گرم از زادمایه میکوریزا در عمق سه تا چهار سانتی‌متری گلدان‌ها ریخته و با بستر مخلوط گردید. لازم به ذکر است که در گلدان‌های فاقد آلودگی قارچی (شاهد) نیز ۵۰ گرم مایه تلقیح استریل شده برای حفظ غلظت عناصر غذایی بستر نیز افزوده شد.

آزمون گلخانه‌ای: تیمارهای مورد مطالعه در آزمایش گلخانه‌ای شامل دو سطح قارچ اندوفایت *P. indica* (عدم تلقیح و P. i: تلقیح قارچ) و چهار سطح قارچ میکوریز (عدم تلقیح، G. m: تلقیح قارچ *G. mossea*، G. i: تلقیح قارچ *G. intraradices*، G. i+ G. m: تلقیح توأم قارچ‌های میکوریزا) در شرایط کمبود فسفر بودند.

جهت کشت گندم (*Triticum aestivum* L.) از ماسه رودخانه‌ای استفاده شد. جهت برطرف کردن ذرات خاک و ضد عفونی کردن ماسه، ابتدا چندین مرتبه ماسه با آب شهری شسته و به مدت یک شبانه روز در جوهر نمک نگه‌داشته شد، سپس محلول جوهر نمک توسط آب شهری برطرف گردید و ماسه‌ها چند بار با آب مقطر شسته شدند، به طوری که میزان pH آن خنثی و مقدار عناصر آن بسیار ناچیز شد (جدول ۱). در مرحله بعد، ماسه و پرلیت به صورت جداگانه و طی سه مرتبه در آون استریل و جهت تهیه بستر کشت گیاه به نسبت حجمی ۲ (شن) به ۱ (پرلیت) با هم مخلوط شدند.

بذور گندم نان رقم آزادی از مرکز پژوهشی کشت بدون خاک دانشگاه صنعتی اصفهان تهیه گردید. پس از ضد عفونی سطحی بذور با الکل ۹۶ درصد (۷ ثانیه) و محلول هیپوکلریت سدیم ۵٪ (۵ دقیقه)، درون ظرف پتری محتوی محلول آب- آگار ۲ درصد و درون انکوباتور با دمای ۲۸-۲۶ درجه سلسیوس جوانه‌دار شدند. بذور جوانه‌دار شده گندم با تعداد ۵×۱۰^{۶} اسپور قارچ *P. indica* تلقیح و تعداد ٤ عدد گیاهچه تلقیح شده درون گلدان‌های سه کیلوگرمی حاوی مایه تلقیح قارچ‌های میکوریزی کشت شدند. بذور گیاهان شاهد در گلدان‌های فاقد مایه تلقیح قارچ‌های ذکر شده کاشته شدند. گلدان‌ها در قالب طرح کاملاً تصادفی با آرایش فاکتوریل در سه تکرار در گلخانه مرکز پژوهشی کشت بدون خاک دانشکده کشاورزی دانشگاه صنعتی اصفهان (طول دوره روشنایی ۱۲-۱۱ ساعت، دمای روزانه گلخانه ۲۵°C -۱۸، دمای شبانه حداقل ۱۵°C، رطوبت نسبی ٤۰٪ و شدت روشنایی ۱۰۰۰۰ لوکس) در زمستان سال ۱۳۹۲ قرار داده شدند. گیاهان تا مرحله ۳ -۲ برگی با محلول غذایی جانسون (جدول ۲) ۲۵٪ و پس از آن با محلول غذایی جانسون ۵۰٪ تغذیه و به صورت روزانه با آب مقطر آبیاری می‌شدند به طوری که رطوبت بستر کاشت در حدود ۸۵ درصد ظرفیت زراعی (Field Capacity) نگه‌داری گردید.

جهت اعمال تیمار کمبود فسفر از محلول غذایی حاوی فسفر تقلیل یافته به میزان ۵۰٪ استفاده شد و گلدان‌های شاهد، محلول غذایی کامل از نظر مقدار فسفر را دریافت می‌کردند. پس از ٦۰ روز از کشت گیاهان، مرحله برداشت انجام شد و شاخص‌های وزن خشک ریشه و شاخساره، غلظت و مقدار

www.SID.ir

Archive of SID

Downloaded from jispp.iut.ac.ir at 17:45 IRST on Thursday November 9th 2017

جدول ۱- ویژگی‌های شیمیایی بستر کشت گیاه

pH	EC	P_{ava}	Fe	Zn
	dS/m		mg/kg	
۷/۲	۰/۲۴	۲/۶	۰/۸۴	۰/۲۵

جدول ۲- ترکیب محلول غذایی جانسون (Johnson, 1957)

عناصرکم مصرف			عناصر پر مصرف		
غلظت عنصر (µmol/L)	عنصر	نمک	غلظت عنصر (µmol/L)	عنصر	نمک
۵۰	کلر	کلرید پتاسیم	۱۶۰۰۰	نیتروژن	نیترات پتاسیم
۲۵	بور	اسید بوریک	۶۰۰۰	پتاسیم	نیترات کلسیم
۲	منگنز	سولفات منگنز	۴۰۰۰	کلسیم	آمونیوم فسفات
۲	روی	سولفات روی	۲۰۰۰	فسفر	سولفات منیزیم
۰/۵	مس	سولفات مس	۱۰۰۰	گوگرد	
۰/۵	مولیبدن	مولیبدات	۱۰۰۰	منیزیم	
۵۰	آهن	آهن سکوسترین			

فسفر در شاخساره و کارایی جذب (Acquisition)، انتقال (Transmission) و مصرف (Utilization) فسفر، کارایی فسفر (Phosphorus Efficiency) و شاخص تحمل تنش (Stress Tolerance Index) اندازه‌گیری شد (Fernandez, 1992. Osborne and Rengel, 2002. Sepehr, 2009). شاخص‌های مورد نظر با استفاده از روابط زیر تعیین گردید:

$$TP = PC \times DW \quad [۱]$$

TP: فسفر کل جذب شده در اندام گیاه (میلی گرم در گلدان)، PC: غلظت فسفر محاسبه شده گیاه در واحد گلدان، DW: وزن خشک گیاه (کیلو گرم در گلدان).

$$PACE = [TP_{-ph} / TP_{+ph}] \times 100 \quad [۲]$$

PACE: کارایی جذب فسفر، TP_{-ph}: فسفر کل جذب شده در شرایط کمبود فسفر، TP_{+ph}: فسفر کل جذب شده در شرایط کفایت فسفر.

$$PTE = (TP_{shoot} \times TP_{plant}) \quad [۳]$$

PTE: کارایی انتقال فسفر در گیاه، TP_{shoot} : فسفر کل شاخساره (میلی‌گرم)، TP_{plant}: فسفر کل گیاه (میلی‌گرم).

$$PUTE = [DW / TP] \times 100 \quad [۴]$$

PUTE: کارایی مصرف فسفر، TP: مقدار فسفر کل.

$$PE = [DW_{-ph} / DW_{+ph}] \times 100 \quad [۵]$$

PE: کارایی فسفر ، DW: وزن خشک گیاه (گرم در گلدان)، ph-: کمبود فسفر، ph+: کفایت فسفر.

$$STI = (SDW_{-ph}) \times (SDW_{+ph}) / (MSDW_{-ph} \times MSDW_{+ph}) \quad [۶]$$

STI: شاخص تحمل تنش، $MSDW_{-ph}$: متوسط عملکرد شاخساره در شرایط کمبود فسفر، $MSDW_{+ph}$: متوسط عملکرد شاخساره در شرایط کفایت فسفر، SDW_{-ph}: وزن خشک شاخساره در شرایط کمبود فسفر، SDW_{+ph}: وزن خشک شاخساره در شرایط کفایت فسفر.

اندازه‌گیری وزن خشک با استفاده از ترازوی دیجیتال با دقت یک میلی‌گرم، تهیه عصاره گیاهی نمونه‌های ریشه و شاخساره از روش خاکستر خشک (Chapman and Pratt, 1961)، میزان فسفر از طریق رنگ‌سنجی با دستگاه اسپکتروفتومتر (مدل PD-303) و فعالیت آنزیم گایاگول پراکسیداز (Guaiacol peroxidase) به روش Rao و همکاران (۱۹۹۶) انجام شد. نتایج حاصل از آزمایش با استفاده از نرم افزار آماری SAS مورد تجزیه و تحلیل قرار گرفت. همچنین، مقایسه میانگین‌ها با استفاده از آزمون حداقل تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال ۵ درصد انجام گرفت.

www.SID.ir

Archive of SID

Downloaded from jispp.iut.ac.ir at 17:45 IRST on Thursday November 9th 2017

نتایج و بحث:

نتایج نشان داد که برهمکنش اثر تلقیح ریزجانداران بر وزن خشک شاخساره، غلظت فسفر شاخساره، فسفر کل شاخساره، کارایی جذب فسفر، کارایی مصرف فسفر شاخساره، کارایی فسفر شاخساره و شاخص تحمل تنش گیاه در سطح احتمال یک درصد، و وزن خشک ریشه، شاخص انتقال فسفر و کارایی فسفر ریشه در سطح احتمال پنج درصد معنی‌دار شد (جدول ۳ و ٤).

تأثیر ریزجانداران بر رشد و غلظت فسفر اندام‌های هوایی گیاهچه گندم: نتایج به دست آمده از این تحقیق نشان می‌دهد که تیمارهای تلقیح انفرادی قارچ *G. mossea* و تلقیح توأم قارچ‌های *G. mossea* و *G. intraradices* فاقد اختلاف معنی‌دار نسبت به تیمار شاهد فاقد آلودگی قارچی بر وزن خشک ریشه گیاه بود و تنها تیمار تلقیح انفرادی قارچ *G. intraradices* موجب شد تا وزن خشک ریشه به میزان ١٤/٦ درصد بیشتر از گیاهان شاهد گردد (جدول ۵).

تیمار تلقیح توأم قارچ‌های *G. intraradices* و *P. indica* بیشترین تأثیر را بر وزن خشک ریشه داشت. به طوری که وزن خشک ریشه گیاهان تلقیح یافته با قارچ‌های ذکر شده نسبت به تیمار شاهد (عدم تلقیح قارچ) به میزان ٢٦ درصد افزایش نشان داد (جدول ۵). همچنین، تیمار تلقیح توأم قارچ‌های *G. mossea* و *P. indica* دارای کمترین تأثیر بر وزن خشک ریشه بود. تلقیح همزمان ریزجانداران، موجب افزایش وزن خشک ریشه‌ی گندم بوته‌ها به میزان ۸/۵ درصد بیشتر از تیمار شاهد شد. با این حال، اثر تلقیح همزمان ریزجانداران بر صفت مذکور نسبت به تلقیح توأم گلوموس *G. intraradices* و *P. indica* به طور معنی‌داری کمتر بود (جدول ۵).

نتایج نشان داد که وزن خشک شاخساره گیاه در اثر تلقیح ریزجانداران تحت تأثیر قرار گرفت، به نحوی که تیمار شاهد دارای کمترین تولید ماده خشک شاخساره بود (جدول ۵). از بین تیمارهای تلقیح جداگانه قارچ‌های میکوریزا، تلقیح انفرادی قارچ *G. intraradices* دارای بیشترین اختلاف در صفت مذکور نسبت به تیمار عدم تلقیح قارچ (شاهد) بود. به نحوی که سبب افزایش ۲۳ درصدی وزن خشک شاخساره در مقایسه با تیمار شاهد گردید. نتایج مربوط به برهمکنش اثر تلقیح قارچ‌های میکوریزی و *P. indica* به ریشه گیاه نشان داد که تیمار تلقیح توأم قارچ‌های *G. intraradices* و *P. indica* بیشترین تأثیر مثبت را بر مقدار وزن خشک شاخساره داشت، به نحوی که وزن خشک شاخساره گیاهان تلقیح یافته با قارچ‌های ذکر شده نسبت به تیمار شاهد (عدم تلقیح قارچ) به میزان ۲۹ درصد افزایش نشان داد (جدول ۵). اثر تلقیح همزمان ریزجانداران مورد مطالعه بر وزن خشک شاخساره فاقد اختلاف معنی‌دار با تیمار شاهد و نیز تیمار تلقیح توأم *G. mossea* و *P. indica* بود (جدول ۵).

مایه کوبی گیاه گندم رقم آزادی با قارچ‌های میکوریزا و قارچ *P. indica* تأثیر مثبتی برغلظت فسفر شاخساره داشت (جدول ۵). نتایج نشان داد که از بین تیمارهای آزمایش، تیمار عدم تلقیح قارچ (شاهد) کمترین مقدار غلظت فسفر شاخساره را به خود اختصاص داد. تیمار تلقیح توأم قارچ‌های میکوریزا در مقایسه با تلقیح جداگانه آن‌ها اثر بیشتری بر غلظت فسفر شاخساره نسبت به تیمار شاهد (عدم تلقیح قارچ) داشت (جدول ۵). نتایج نشان داد که بیشترین غلظت فسفر شاخساره متعلق به تیمار تلقیح انفرادی قارچ اندوفایت *P. indica* بود. به طوری که این قارچ مقدار فسفر شاخساره را به میزان ٢١/٦ درصد نسبت به تیمار شاهد افزایش داد. همچنین، تیمار تلقیح توأم قارچ‌های میکوریزا و نیز تلقیح توأم *P. indica* و *G. intraradices* دارای اثر مشابهی با قارچ *P. indica* بودند. تیمارهای تلقیح همزمان *P. indica* و *G. mossea* و تلقیح سه‌گانه قارچ‌های مورد بررسی اثر مشابهی بر غلظت فسفر شاخساره داشتند و سبب افزایش به ترتیب ۱۱ و ۱۲/۸ درصد در شاخص مذکور نسبت به گیاهان شاهد شدند (جدول ۵).

تلقیح جداگانه قارچ‌های میکوریزا به ریشه گیاه هرچند سبب افزایش فسفر کل شاخساره شد، اما تلقیح مشترک آن‌ها اثر افزایشی بیشتری بر غلظت فسفر شاخساره نسبت به تیمار عدم تلقیح قارچ (شاهد) داشت (جدول ۵). مطالعه برهمکنش قارچ‌های میکوریزا و قارچ *P. indica* بر مقدار فسفر شاخساره

www.SID.ir

Archive of SID

Downloaded from jispp.iut.ac.ir at 17:45 IRST on Thursday November 9th 2017

جدول ۳- تجزیه واریانس اثرهای اصلی و متقابل قارچ‌های میکوریزا و *P. indica* بر رشد و غلظت فسفر اندام‌های هوایی گیاهچه گندم

منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات			
		وزن خشک ریشه	وزن خشک شاخساره	غلظت فسفر شاخساره	مقدار فسفر شاخساره
میکوریزا	۳	۰/۰۱۹**	۰/٤٦٤**	۱۷۵*	۰/۳۸۷**
P. indica	۱	۰/۰۰۰۱ ^{ns}	۰/۰۰۰٤ ^{ns}	٦۷۰**	۰/۱۱٦ ^{ns}
میکوریزا× *P. indica*	۳	۰/۰۱۵*	۰/۵٦۵**	۹۸۵**	۰/۹۳۸**
خطای آزمایش	۱٤	۰/۰۰۲	۰/۰۳٦	۳۵٦	۰/۰۳۱
ضریب تغییرات (درصد)		٦/۸۲	٤/۵۹	۲/٤۳	۵/٤٦

* و ** به ترتیب معنی‌دار درسطح احتمال ۵ و ۱ درصد و ns معنی‌دار نیست

جدول ٤- تجزیه واریانس اثرهای اصلی و متقابل قارچ‌های میکوریزا و *P. indica* بر شاخص‌های کارایی فسفر در گیاهچه گندم

منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات					
		کارایی جذب	کارایی انتقال	کارایی مصرف شاخساره	کارایی فسفر ریشه	کارایی فسفر شاخساره	شاخص تحمل تنش
میکوریزا	۳	۰/۱۷۵**	۰/۰۰۱ ^{ns}	۰/٦۳۹*	۰/۵۳۳*	۰/۲۰٦**	۰/۹۷۱**
P. indica	۱	۰/۰٤۱ ^{ns}	۰/۰۲۱ ^{ns}	۲/۱٤۲**	۰/٤۱۷ ^{ns}	۰/۰۰۰۳ ^{ns}	۰/۰۰۰۷ ^{ns}
میکوریزا× *P. indica*	۳	۰/۳٦۵**	۰/۰۵۳*	۲/۹٦۱**	۱/۱۹۱*	۰/۱۹۹**	۱/۱۳۵**
خطای آزمایش	۱٤	۰/۰۱۱	۰/۰۱۵	۰/۱۱٦	۰/۱۱۹	۰/۰۰۱	۰/۰۸۱
ضریب تغییرات (درصد)		٤/۸۷	۱/۳۹	۲/٦۳	۷/۷۵	٤/۱۵	٤/۸۷

* و ** به ترتیب معنی‌دار درسطح احتمال ۵ و ۱ درصد و ns معنی‌دار نیست.

جدول۵- اثر تلقیح با قارچ بر رشد و غلظت فسفر اندام‌های هوایی گندم

تیمار	وزن خشک ریشه	وزن خشک شاخساره	غلظت فسفر شاخساره	مقدار فسفر شاخساره
	گرم در گلدان		میلی گرم در کیلو گرم	میلی گرم در گلدان
Control	۰/۷۲٦	۳/٦۱	٦۸۵/۸	۲/٤۷
G. i	۰/۸۳۲	٤/٤۵	۷۷۵/۳	۳/٤۵
G. m	۰/۸۱۳	٤/۱۷	۷٦٤/٦	۳/۱۹
G. i + G. m	۰/۸۰٤	٤/۳٤	۸۱۳/٦	۳/۵۲
P. i	۰/۸۰۰	٤/۳۷	۸۳٤	۳/٦۵
P. i + G. i	۰/۹۱٤	٤/٦۷	۸۰۱/٦	۳/۷٤
P. i + G. m	۰/٦۷۹	۳/۸٤	۷٦۳/٤	۲/۹۳
P. i + G. i + G. m	۰/۷۸۷	۳/۷۲	۷۷٤/۱	۲/۸۷
LSD (%5)	۰/۰۹۵	۰/۳۳	۳۳/۰۷	۰/۳۰

Control: تیمار شاهد فاقد آلودگی قارچ، **G. i**: ***G. intraradices***، **G. m**: ***G. mossea***، **G. i + G. m**: تلقیح مشترک ***G. mossea*** و ***G. intraradices***، **P. i**: ***P. indica***، **P. i + G. i**: تلقیح مشترک ***G. intraradices*** و ***P. indica***، **G.m+ P. i**: تلقیح مشترک ***G. mossea*** و ***P. indica***، **P. i + G. i + G. m**: تلقیح توأم قارچ‌های ***G. mossea*** ,***G. intradices*** و ***P. indica***.

www.SID.ir

Archive of SID

Downloaded from jispp.iut.ac.ir at 17:45 IRST on Thursday November 9th 2017

نشان داد که تیمار تلقیح توأم قارچ‌های گلوموس *G. intraradices* و *P. indica* دارای بیشترین تأثیر بر مقدار فسفر شاخساره بود، به گونه‌ای که مقدار فسفر شاخساره در گیاهان تلقیح یافته با قارچ‌های مذکور، ۵۱ درصد بیشتر از گیاهان شاهد بود (جدول ۵). همچنین تلقیح همزمان قارچ‌های میکوریزا بر مقدار فسفر شاخساره فاقد اختلاف معنی‌دار با تیمار تلقیح همزمان *G. intraradices* و *P. indica* بود (جدول ۵). نتایج بیانگر آن است که تیمارهای تلقیح همزمان قارچ‌های *G. mossea* و *P. indica* و تلقیح سه‌گانه قارچ‌ها فاقد اختلاف معنی‌دار از نظر مقدار فسفر شاخساره بودند (جدول ۵).

قارچ‌های میکوریز آربوسکولار و *P. indica* با جذب عناصر غذایی به ویژه فسفر موجب کاهش اثر تنش‌های محیطی روی گیاه میزبان می‌شوند (Siddiqui and Pichtel, 2008) و افزایش رشد ریشه و شاخساره گیاه (Waller *et al.*, 2005 and Kumar *et al.*, 2009) در نتیجه تلقیح با ریزجانداران، علاوه بر افزایش قابلیت جذب فسفر محلول، به ترشح هورمون‌ها و فاکتورهای تحریک کننده رشد گیاه از جمله هورمون اکسین (Helmut *et al.*, 2008) و افزایش محتوای کلروفیل و کارایی فتوسنتز در شرایط تنش غیر زیستی توسط این ریزجانداران نیز مربوط می‌گردد (Varma *et al.*, 2012). زیست فراهمی بیشتر فسفر در حضور ریزجانداران به دلیل نقش مؤثر این عنصر فسفر در فاز زایشی گیاه، باعث افزایش رشد گیاهان تلقیح یافته با آن‌ها می‌شود. نتایج به دست آمده از تحقیقات بسیاری از محققان نظیر Kumar و همکاران (۲۰۰۹) در گیاه ذرت، Li و همکاران (۲۰۰۶) درگیاه گندم، Achatz و همکاران (۲۰۱۰) در گیاه جو و نیز پژوهش حاضر همگی بر نقش ریزجانداران مفید خاک در افزایش رشد گیاهان زراعی دلالت دارد. بطور کلی، نتایج این تحقیق نشان داد که اگر چه نقش قارچ اندوفیت *P. indica* در افزایش غلظت فسفر شاخساره بسیار مشخص است، اما اثر هم‌افزایی این قارچ با *G. intraradices* در بهبود پارامترهای رشد گیاه محسوس‌تر می‌باشد. نتایج تحقیقات نیز بیانگر آن است که تلقیح همزمان قارچ اندوفایت *P. indica* با بسیاری از ریزجانداران بر رشد و نمو گیاه اثر هم‌افزایی دارد و مکانیسم‌های مختلفی از جمله ترشح سیدروفور، آمونیا و آنزیم‌های لیتیک از جمله کیتیناز و بتا-۱،۳ گلوکاناز در رابطه با اثر هم‌افزایی همزیستی ریزجانداران با قارچ اندوفیت *P. indica* پیشنهاد شده است (Raajimakers *et al.*, 2009). برخی مطالعات حاکی از آن است که همزیستی قارچ‌های مفید خاکزی، متابولیسم‌های گیاهی را از طریق کیفیت و کمیت مواد دفع شده از ریشه گیاه تغییر می‌دهد که این موضوع بر توانایی سایر همزیست‌ها و آزاد سازی تنظیم کننده‌های رشد گیاهی تأثیر می‌گذارد (Dodd, 2000; Gupta, 2003). بنابراین، اثر هم‌افزایی تیمار مذکور را می‌توان به مکانیسم‌های ذکر شده مرتبط دانست. به عبارت بهتر، تلقیح همزمان قارچ *P. indica* و *G. intraradices* علاوه بر بهبود جذب و انتقال عناصر از جمله نیتروژن و فسفر و تعدیل نقش این عناصر در گیاه ازجمله تنظیم کنندگی، ساختاری و انتقال انرژی سبب افزایش رشد و عملکرد گیاه شده است.

تأثیر ریزجاندران بر شاخص‌های کارایی فسفر در گیاهچه گندم: نتایج مقایسه میانگین نشان داد که تلقیح قارچ، کارایی جذب فسفر را تحت تأثیر قرار داده است (جدول ٦). هر چند تلقیح جداگانه قارچ‌های میکوریزا سبب افزایش کارایی جذب فسفر گیاه نسبت به تیمار شاهد (عدم تلقیح قارچ) شد اما، تیمار تلقیح مشترک *G. intraradices* و *G. mossea* بیشترین اختلاف را با تیمار شاهد در مقایسه با تلقیح جداگانه آن‌ها نشان داد، به نحوی که سبب افزایش ٤٠ درصدی کارایی جذب فسفر گردید (جدول ٦).

تلقیح مشترک *G. intraradices* و *P. indica* بیشترین تأثیر را بر کارایی جذب فسفر داشت و به میزان ٤٩ درصد شاخص ذکر شده را نسبت به تیمار شاهد (عدم تلقیح قارچ) افزایش داد (جدول ٦). همچنین نتایج حاکی از آن است که تلقیح سه‌گانه ریزجانداران مورد مطالعه، کمترین کارایی جذب فسفر را پس از تیمار شاهد داشت. تلقیح جداگانه قارچ *P. indica* در مقایسه با تلقیح همزمان آن با *G. intraradices* از لحاظ بهبود کارایی جذب فسفر تفاوت معنی‌داری نداشت در حالی

www.SID.ir

Archive of SID

Downloaded from jispp.iut.ac.ir at 17:45 IRST on Thursday November 9th 2017

جدول٦- اثر تلقیح با قارچ بر شاخص‌های کارایی فسفر در گندم

تیمار	کارایی جذب	کارایی انتقال	کارایی مصرف شاخساره	کارایی فسفر ریشه	کارایی فسفر شاخساره	شاخص تحمل تنش
Control	۰/۱٦۹	۰/۸۷۷	۱/٤٦	۰/٦۸	۰/٦٦	۵/۰۹
G. i	۰/۲۳۲	۰/۸۹۱	۱/۲۸	۰/۷۸	۰/۸۲	٦/۳۰
G. m	۰/۲۱۵	۰/۸۸۷	۱/۳۰	۰/۷٦	۰/۷٦	۵/۹۱
G. i+ G. m	۰/۲۳٦	۰/۸۹٦	۱/۲۳	۰/۷۵	۰/۸۰	٦/۱۲
P. i	۰/۲٤۱	۰/۹۰۹	۱/۱۹	۰/۷۵	۰/۸۱	٦/۱٦
P. i+ G. i	۰/۲۵۲	۰/۸۹۱	۱/۲٤	۰/۸٦	۰/۸٦	٦/٦۱
P. i+ G. m	۰/۱۹۷	۰/۸۹٤	۱/۳۱	۰/٦٤	۰/۷۰	۵/٤۲
P. i + G. i + G. m	۰/۱۹٦	۰/۸۸۲	۱/۲۹	۰/۷٤	۰/٦۸	۵/۲۳
LSD (%5)	۰/۰۱۸	۰/۰۲۱	۰/۰۵۹	۰/۰۸۹	۰/۰۵۹	۰/۵

Control: تیمار شاهد فاقد آلودگی قارچ، G. i: *G. intraradices*, G. m: *G. mossea*، G. i + G. m: تلقیح مشترک *G. mossea* و *G. intraradices*، P. i: *P. indica*، P. i + G. i: تلقیح مشترک *G. intraradices* و *P. indica*، G.m+ P. i: تلقیح مشترک *G. mossea* و *P. indica*، P. i + G. i + G. m: تلقیح توأم قارچ‌های *G. mossea*, *G. intradices* و *P. indica*.

که بین تلقیح جداگانه این قارچ و تیمار تلقیح مشترک قارچ‌های *P. indica* و *G. mossea* اختلاف معنی‌داری دیده شد. به نحوی که تیمار تلقیح انفرادی *P. indica* سبب افزایش ۲۲ درصدی شاخص ذکر شده در مقایسه با تلقیح مشترک گردید (جدول ٦). افزایش کارایی جذب فسفر ارقام مختلف جو در نتیجه تلقیح با ریزجانداران مختلف گزارش شده است (Auge, 2001 and Achatz *et al*., 2010). مطالعات Li و همکاران (۲۰۰٦) نیز نشان داد که قارچ‌های میکوریز آربوسکولار سبب افزایش کارایی جذب فسفر گیاه گندم در شرایط کمبود فسفر می‌شوند که با نتایج این تحقیق مطابقت دارد. قارچ‌های میکوریزا از طریق انشعابات میسیلیومی و ریسه‌ای خود به عنوان یک سیستم جذب کمی در جذب فسفر عمل می‌کنند و از این طریق باعث افزایش جذب این عنصر توسط گیاه و در نتیجه افزایش فسفر کل شاخساره می‌شوند. به دلیل اینکه کارایی جذب فسفر به طور مستقیم وابسته به مقدار کل این عنصر در گیاه می‌باشد، تلقیح قارچ‌های میکوریزا سبب بهبود این شاخص شده است.

نتایج نشان داد که از بین تیمارهای تلقیح، فقط اثر تلقیح انفرادی قارچ اندوفایت *P. indica* بر کارایی انتقال فسفر گیاه معنی‌دار بود، به نحوی که تیمار مذکور سبب افزایش ۳/٦ درصدی انتقال فسفر از ریشه به شاخساره گیاه شد، اما سایر تیمارها اختلاف معنی‌داری با تیمار شاهد نشان ندادند (جدول ٦). تحقیقات نشان داده که قارچ اندوفایت *P. indica* سبب تغییر مورفولوژی ریشه می‌شود، به نحوی که در گیاهان تلقیح شده با این قارچ افزایش رشد ریشه‌های ثانویه و موئینه گزارش شده است (Kumar *et al*., 2009). بنابراین، ریشه گیاهان تلقیح شده با *P. indica* نسبت به گیاهان شاهد فاقد آلودگی قارچی معمولاً انشعابات بیشتری دارند و با وجود زیست توده برابر نسبت به گیاهان شاهد، از سطح جذب وسیع‌تری برخوردارند (Tullio *et al*., 2003). بر این اساس، می‌توان بیان کرد که قارچ *P. indica* در مراحل اولیه رشد گیاه ممکن است با تأثیر بر بیان ژن‌ها (Varma, 2012) و افزایش تولید هورمون اکسین (Sirrenberg *et al*., 2007) سبب افزایش رشد ریشه و جذب عناصر به ویژه فسفر و در نهایت افزایش غلظت این عنصر در شاخساره گیاه شود.

نتایج نشان داد که تلقیح ریشه گندم با ریزجانداران مورد

www.SID.ir

Archive of SID

Downloaded from jispp.iut.ac.ir at 17:45 IRST on Thursday November 9th 2017

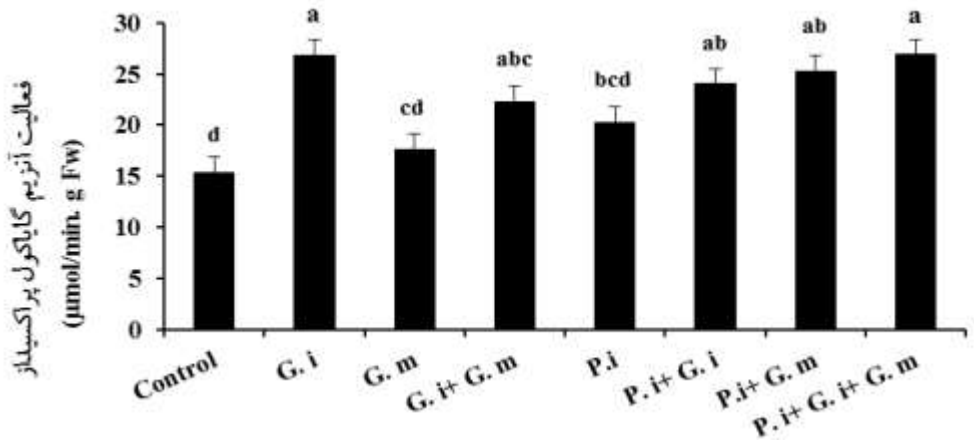
مطالعه سبب کاهش کارایی مصرف فسفر شاخساره شد، به نحوی که بیشترین مقدار صفت مذکور مربوط به تیمار شاهد بود (جدول ٦). همچنین از بین تیمارهای مورد بررسی، تلقیح انفرادی قارچ *P. indica* کمترین مقدار کارایی مصرف فسفر شاخساره گیاه را نسبت به تیمار شاهد (عدم تلقیح قارچ) داشت. این در حالی بود که تلقیح انفرادی *G. mossea* و تلقیح همزمان آن با قارچ *P. indica* کمترین اثر کاهشی بر صفت ذکر شده را داشتند (جدول ٦). این موضوع نشان می‌دهد که گیاه در شرایط کمبود فسفر، مسیر سازگاری را بر می‌گزینند. به عبارت دیگر، هرچند تلقیح این قارچ‌ها موجب افزایش جذب فسفر در گیاه گردید، اما گیاه به ازای هر واحد فسفر جذب شده ماده خشک کمتری تولید کرد. نتایج مشابهی توسط سپهر و موسوی (۱۳۹۲) گزارش شده است. بنابراین، کارایی مصرف فسفر به طور عمده به توانایی گیاه و متابولیسم سلول‌های گیاهی در مصرف فسفر مربوط می‌باشد و در این ارتباط ریزجانداران مفید خاک از جمله قارچ‌های اندوفایت، نقش مؤثری در افزایش کارایی جذب فسفر ایفا می‌نمایند (سپهر و موسوی، ۱۳۹۲). این موضوع که چه مقدار از ماده خشک تولیدی توسط گیاه صرف تولید عملکرد شود تحت کنترل عوامل ژنتیکی و محیط است (Bhoopander *et al.*, 2005). طبق گزارشات موجود، در گیاهان میکوریزایی شده بین ۲۰-٤ درصد از ماده خشک تولید شده توسط گیاه صرف همزیستی با میکوریزا می‌شود (Bhoopander *et al.*, 2005). نتایج تحقیقات Kothamasi و همکاران (۲۰۰۱) نشان داد که هزینه همزیستی میکوریزایی گیاه میزبان ۲۰-۱۰ درصد از تولیدات فتوسنتزی است. همچنین، این محققان بیان کردند که همزیستی میکوریزایی یک استراتژی برتر رقابتی برای گیاه میزبان فراهم می‌آورد، هر چند در بیشتر گزارش‌ها قارچ‌های میکوریزا سبب افزایش عملکرد گیاهان میزبان می‌شوند (Kaya *et al.*, 2003. Kumar *et al.*, 2009). بنابراین، علیرغم اینکه قارچ‌های میکوریزا سبب بهبود وضعیت تغذیه‌ای گیاه میزبان و در نهایت افزایش رشد آن می‌شوند اما، میزان ماده خشک تولیدی گیاه به ازای مقدار عنصر جذب شده (در این پژوهش فسفر) به علت مصرف ترکیبات حاصل از فتوسنتز گیاه از جمله کربن تثبیت شده توسط قارچ کاهش می‌یابد.

بیشترین میزان کارایی فسفر ریشه و شاخساره مربوط به تیمار تلقیح مشترک *G. intraradices* و *P. indica* بود. به طوری که این تیمار، کارایی فسفر ریشه و شاخساره را نسبت به تیمار شاهد فاقد آلودگی قارچ به ترتیب ۲٦ و ۳۰ درصد افزایش داد (جدول ٦). بر خلاف تیمار تلقیح جداگانه *G. intraradices*، کارایی فسفر ریشه تیمارهای تلقیح انفرادی و توأم قارچ *G. mossea* و نیز تلقیح همزمان هر سه قارچ با یکدیگر، فاقد اختلاف معنی‌دار با تیمار شاهد بودند (جدول ٦). در حالی که اختلاف کارایی فسفر شاخساره گیاه در تیمارهای تلقیح جداگانه و همزمان قارچ‌های *G. intraradices* و *G. mossea* نسبت به تیمار شاهد معنی‌دار شد (جدول ٦). جهاندیده و همکاران (۱۳۹٤) نیز گزارش کردند که کاربرد مایه تلقیح ریزجانداران حل کننده فسفات (قارچ‌ها و باکتری‌ها)، جذب فسفر را در گیاه گندم به طور معنی‌داری افزایش داد. همچنین آنها بیان نمودند که نقش قارچ‌های حل کننده فسفات در افزایش شاخص جذب فسفر در مقایسه با سایر ریزجانداران مورد بررسی برجسته‌تر بود. نتایج مشابهی نیز توسط سپهر و موسوی (۱۳۹۲) گزارش شده است. این نتایج به خوبی اهمیت قارچ‌های اندوفیت شامل قارچ‌های میکوریزا و قارچ *P. indica* را در افزایش جذب و مصرف فسفر نشان می‌دهد.

بررسی برهمکنش اثر قارچ‌های میکوریزا و *P. indica* بر افزایش تحمل تنش کمبود فسفر توسط گیاه نشان دهنده آن است که گیاهان تلقیح یافته با مایه تلقیح حاصل از قارچ‌های *G. intraradices* و *P. indica* با افزایش شاخص ذکر شده به میزان ۳۲٪ نسبت به تیمار شاهد (عدم تلقیح قارچ)، دارای بیشترین توان در افزایش تحمل گیاه به تنش کمبود فسفر بودند (جدول ٦). نتایج نشان داد که تلقیح جداگانه و مشترک قارچ‌های *G. intraradices* و *G. mossea* سبب افزایش معنی‌دار شاخص تحمل تنش گیاه شدند، این در حالی بود که اثر تلقیح همزمان *G. mossea* و *P. indica* و همچنین تلقیح سه‌گانه قارچ‌های مورد مطالعه بر تحمل تنش گندم رقم آزادی

www.SID.ir

Archive of SID



شکل ۱- اثر تیمارهای آزمایشی بر فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز (GPX) شاخساره:

فاقد اختلاف معنی‌دار نسبت به تیمار شاهد فاقد آلودگی قارچ بود (جدول ٦). بنابراین، می‌توان چنین بیان کرد که قارچ‌های *G. intraradices* و *P. indica* دارای اثر هم‌افزایی در افزایش جذب عناصر غذایی به ویژه فسفر، بهبود رشد و نمو گیاه، کاهش اثر تنش کمبود فسفر و در نتیجه افزایش تحمل گیاه گندم می‌باشند.

نتایج نشان داد که تلقیح ریشه گیاه گندم رقم آزادی با قارچ‌های میکوریزا و قارچ *P. indica* سبب افزایش فعالیت آنزیم آنتی اکسیدان گایاکول پراکسیداز (GPX) شاخساره گیاه نسبت به تیمار شاهد شد (شکل ۱). همچنین، تیمارهای تلقیح انفرادی قارچ *G. intraradices* و تلقیح توأم هرسه قارچ مورد بررسی نسبت به سایر تیمارها، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان را به میزان زیادی افزایش دادند (شکل ۱).

تحقیقات نشان می‌دهد که قارچ‌های مفید خاکزی از جمله قارچ اندوفیت *P. indica* از طریق افزایش فعالیت متابولیسم آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، جذب عناصر غذایی فسفر، نیتروژن، آهن، روی، مس و منگنز سبب افزایش تحمل تنش کمبود عناصر غذایی در گیاهان گوجه فرنگی، چغندر قند، نیشکر و گندم می‌شوند (Yin *et al.*, 2010. Varma *et al.*, 2012). مطالعات انجام گرفته توسط Baltruschat و همکاران (۲۰۰۸) نشان داد که قارچ *P. indica* سبب افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در گیاه ذرت تحت تنش شوری شد. همچنین، نقش ژن‌های مختلف در افزایش تحمل تنش گیاهان شامل ژن‌های مسئول پاسخ به دهیدرانیزاسیون (RD29A)، ژن‌های مسئول پاسخ سریع به دهیدرانیزاسیون (ERD1)، ژن‌های مسئول رونوشت (ANAC072)، ژن‌های دخیل در ساخت پروتئین کیناز (CIPK3) و فسفولیپازها (PLD) نیز به اثبات رسیده است (Baltruschat *et al.*, 2008). قارچ *P. indica* سبب تعدیل بیان ژن‌های ذکر شده در گیاه شاخص آرابیدوپسیس (*Arabidopsis*) می‌شود (Akhtar *et al.*, 2008. Yadav *et al.*, 2010). سپهری (۱۳۸۸) گزارش کرد که قارچ *P. indica* از طریق تأثیر بر افزایش بیان آنزیم‌های مؤثر در نابود سازی گونه‌های فعال اکسیژن حاصل از اعمال شوری و خشکی، گیاه را در مقابله با تنش اکسیداتیو یاری می‌نماید. همچنین، با تأثیر بر پروتئین‌های مهم درگیر در فرآیند فتوسنتز و چرخه کالوین و افزایش بیان آن‌ها نقش مؤثری در حفظ و پایداری فتوسنتز در گیاهان تلقیح شده با قارچ ایفا می‌نماید. بنابراین به نظر می‌رسد که قارچ‌های مفید همزیست از جمله قارچ شبه میکوریزا *P. indica* در مراحل اولیه رشد با تأثیر بر بیان ژن‌ها سبب بهبود رشد گیاه (Waller *et al.*, 2005) و در نهایت سازگار کردن میزبان با شرایط تنش (Baltruschat *et al.*, 2008) و افزایش تحمل گیاه به تنش می‌شوند. همچنین، گزارش شده که قارچ‌های میکوریزا نیز سبب افزایش تحمل تنش گیاهان گندم، لوبیا، صنوبر و سایر گیاهان زراعی می‌شود (Yadav *et al.*, 2010). نتایج تحقیق Yin و همکاران (۲۰۱۰) نشان داد که فعالیت آنزیم‌های

Downloaded from jispp.iut.ac.ir at 17:45 IRST on Thursday November 9th 2017

www.SID.ir

Archive of SID

Downloaded from jispp.iut.ac.ir at 17:45 IRST on Thursday November 9th 2017

آنتی‌اکسیدان کاتالاز (Catalase)، آسکوربات پراکسیداز (Ascorbate peroxidase) و سوپراکسید دیسموتاز (Superoxide dismutase) در گیاهان توت فرنگی تلقیح شده با قارچ‌های میکوریز جنس گلوموس در شرایط تنش خشکی نسبت به تیمار شاهد فاقد آلودگی قارچ افزایش یافت. علیرغم عدم شناخت دقیق مکانیسم‌های افزایش تحمل گیاهان تلقیح یافته با قارچ‌های میکوریزا به تنش‌های مختلف محیطی، برخی محققان افزایش فعالیت آنزیم آنتی‌اکسیدان گایاکول پراکسیداز (GPX) و کاهش پراکسیداسیون لیپیدها را به عنوان عوامل مؤثر در افزایش تحمل گیاهان دارای رابطه همزیستی میکوریزا به شرایط تنش معرفی کرده‌اند (Wu and Xia 2006).

بنابراین، می‌توان دلیل افزایش تحمل تنش گندم تلقیح شده با قارچ‌های مورد مطالعه در شرایط تنش کمبود فسفر را به تعدیل بیان ژن‌های تحمل تنش، بهبود جذب عناصر غذایی به ویژه فسفر از طریق افزایش سطح جذب و رشد ریشه، افزایش کارایی فتوسنتز گیاه، افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان از جمله گایاکول پراکسیداز (GPX) و سازگار کردن گیاه با شرایط تنش مرتبط دانست.

نتیجه‌گیری کلی:

نتایج این مطالعه نشان داد که در شرایط کمبود فسفر، تلقیح قارچ‌های میکوریزا و *P. indica* به ریشه گندم موجب افزایش پارامترهای رشد، کارایی جذب فسفر، کارایی فسفر ریشه و شاخساره و شاخص تحمل تنش گردید. قارچ‌های *G. intraradices* و *P. indica* دارای اثر هم‌افزایی بر شاخص های مذکور بودند، به طوریکه تیمار تلقیح توأم آنها مؤثرتر از سایر تیمارها گزارش شد. تلقیح انفرادی قارچ *P. indica* به ریشه گندم، بیشترین کارایی انتقال فسفر در گیاه و بالاترین مقدار فسفر شاخساره را داشت. در شرایط کمبود فسفر، قارچ‌های مورد مطالعه می‌توانند از طریق افزایش جذب فسفر، توسعه رشد ریشه و شاخساره گیاه، فعالیت آنزیم آنتی‌اکسیدان گایاکول پراکسیداز (GPX)، موجب افزایش توان تحمل گندم به تنش کمبود فسفر شوند. اگرچه می‌توان از تیمارهای قارچی برای افزایش تحمل گندم به کمبود فسفر استفاده کرد، اما پاسخ متفاوت رقم‌های گندم به تیمارهای قارچی باید مورد مطالعه دقیق قرار گیرد.

منابع:

جهاندیده مهجن آبادی، و.، سپهری، م.، خوشگفتارمنش، ا. ح.، عشقی‌زاده، ح. ر. و رحمانی ایرانشاهی، د. (۱۳۹٤) بررسی اثرات تلقیح قارچ *Piriformospora indica* و باکتری *Pseudomonas putid* بر رشد و جذب عناصر گندم در شرایط کمبود روی. مجله علوم و فنون کشاورزی و منابع طبیعی، علوم آب و خاک ۷۱: ۲۰۳ -۱۹۱.

سپهر، ا. و موسوی، ر. (۱۳۹۲) بررسی فسفرکارایی ارقام مختلف جو در حضور ریزجانداران حل کننده سنگ فسفات. مجله‌ی علوم و فنون کشت‌های گلخانه‌ای ۱٦: ۳۹-۲۷.

سپهری، م. (۱۳۸۸) شناسایی مکانیسم‌های مولکولی مقاومت القاء شده توسط قارچ *Piriformospora indica* به گیاه جو در شرایط تنش شوری و خشکی. رساله دکتری، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشکده مهندسی و فن‌آوری کشاورزی، دانشگاه تهران، تهران، ایران.

ملکوتی، م. ج. (۱۳۸٤) کشاورزی پایدار و افزایش عملکرد با بهینه‌سازی مصرف کود در ایران. چاپ سوم با بازنگری کامل، انتشارات سینا. تهران، ایران.

Achatz, B., Rüden, S., Andrade, D., Neumann, E., Pons-Kühnemann, J., Kogel, K.-H., Franken, P. and Waller, F. (2010) Root colonization by *Piriformospora indica* enhances grain yield in barley under diverse nutrient regimes by accelerating plant development. Plant and Soil 333: 59-70.

Akhtar, M. S., Oki, Y. and Adachi, T. (2008) Intraspecific Variations of Phosphorus Absorption and Remobilization, P Forms, and Their Internal Buffering in Brassica Cultivars Exposed to a P_Stressed Environment. Journal of Integrative Plant Biology 50: 703-716.

www.SID.ir

Archive of SID

Downloaded from jispp.iut.ac.ir at 17:45 IRST on Thursday November 9th 2017

Akhtar, M. S., Oki, Y. and Adachi, T. (2008) Phosphorus and biomass distribution, and P_efficiency by *Diversa Brassica* cultivars exposed to adequate and P_stress environment. Journal of the Faculty of Environmental Science and Technology 13:1: 111-119.

Auge, R. M. (2001) Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. Mycorrhiza 11: 3-42.

Baltruschat, H., Fodor, J., Harrach, B. D., Niemczyk, E., Barna, B., Gullner, G., Janeczko, A., Kogel, K. H. Schäfer, P. and Schwarczinger, I. (2008) Salt tolerance of barley induced by the root endophyte *Piriformospora indica* is associated with a strong increase in antioxidants. New Phytologist 180: 501-510.

Batten, G. D. (1992) A review of phosphorus efficiency in wheat. Plant and Soil. 149: 163-168.

Bhoopander, G., Huong Gian, P., Kumari., R., Prasad, R., Sachdev, M., Garg, A. P., Oelmuller, R. and Varma, A. (2005) Mycorrhizosphere: Strategies and Function. Soil Biology Book Series, Vol. 3. Springer-Varlag Berlin Heidelberg.

Chapman, H. and Pratt, P. (1961) Plant analysis. In Methods of Analysis for Soils, Plants and Waters. Diversity and Agriculture Science Pp. 56–64. University of California.

Dat, J., Vandenabeele, S., Vranova, E., Van Montagu, M., Inzé, D. and Van Breusegem, F. (2000) Dual action of the active oxygen species during plant stress responses. Cellular and Molecular Life Sciences 57: 779-795.

Dodd, J. (2000) The role of arbuscular mycorrhizal fungi in agro-and natural ecosystems. Outlook on Agriculture 29: 55-55.

Fernandez, G. C. (1992) Effective selection criteria for assessing plant stress tolerance. Proceedings of the International Symposium on Adaptation of Vegetables and other Food Crops in Ttemperature and Wwater Sstress. Pp. 257-270. Taiwan.

Gahoonia, T. S., Raza, S. and Nielsen, N. E. (1994) Phosphorus depletion in the rhizosphere as influenced by soil moisture. Plant and Soil 159: 213-218.

Gupta Sood, S. (2003) Chemotactic response of plant growth promoting bacteria towards roots of vesicular_arbuscular mycorrhizal tomato plants. Fems Microbiology Ecology 45: 219-227.

Helmut, B., Fodor, J. and Harrach, B. D. (2008) Blackwell Publishing Ltd Salt tolerance of barley induced by the root endophyte *Piriformospora indica* is associated with a strong increase in antioxidants. New Phytologist 180: 501-510.

Johnson, C., Stout, P., Broyer, T. C. and Carlton, A. B. (1957) Comparative chlorine requirements of different plant species. Plant and Soil 8: 337-353.

Kaya, C., Higgs, D., Kirnak, H. and Tas, I. (2003) Mycorrhizal colonisation improves fruit yield and water use efficiency in watermelon (*Citrullus lanatus* Thunb.) grown under well-watered and water-stressed conditions. Plant and Soil 253: 287-292.

Kothamasi, D., Kuhad, R. C. and Babu, C. (2001) Arbuscular mycorrhizae in plant survival strategies. Tropical Ecology 42: 1-13.

Kumar, M., Yadav, V., Tuteja, N. and Johri, A. K. (2009) Antioxidant enzyme activities in maize plants colonized with *Piriformospora indica*. Microbiology 155: 780-790.

Li, H., Smith, S. E., Holloway, R. E., Zhu, Y. and Smith, F. A. (2006) Arbuscular mycorrhizal fungi contribute to phosphorus uptake by wheat grown in a phosphorus fixing soil even in the absence of positive growth responses. New Phytologist 172: 536-543.

Mikhaeel, F. T., Estefanous, A. N. and Antoun, G. G. (1997) Response of wheat to Mycorrhizal inoculation and organic fertilization. Bulletin of Faculty of Agriculture, University of Cario 48: 175-186.

Mittler, R. (2002) Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. Trends in Plant Science 7: 405-410.

Oelmüller, R., Sherameti, I., Tripathi, S. and Varma, A. (2009) *Piriformospora indica*, a cultivable root endophyte with multiple biotechnological applications. Symbiosis 49: 1-17.

Osborne, L. D. and Rengel, Z. (2002) Screening cereals for genotypic variation in efficiency of P uptake and utilization. Crop and Pasture Science 53: 295-303.

Ozturk, L., Eker, S., Torun, B. and Cakmak, I. (2005) Variation in phosphorus efficiency among 73 bread and durum wheat genotypes grown in a phosphorus-deficient calcareous soil. Plant and Soil 269: 69-80.

Pandey, R., Singh, B. and Nair, T. V. R. (2005) Impact of Arbuscular-Mycorrhizal Fungi on Phosphorus Efficiency of Wheat, Rye, and Triticale. Journal of Plant Nutrition 28: 1867–1876.

Raajimakers, J. M., Paulitz, T. C., Steinberg, C., Alabouvette, C. and Mo-enne-Loccoz, Y. (2009) The rhizosphere. A playground and bat-tlefield for soilborne pathogens and beneficial microorganisms. Plant and Soil 321:341–361.

Rao, M. V., Paliyath, G. and Ormrod, D. P. (1996) Ultraviolet-B-and ozone-induced biochemical changes in antioxidant enzymes of *Arabidopsis thaliana*. Plant Physiology 110: 125-136.

Rengel, Z. and Graham, R. D. (1996) Uptake of zinc from chelate-buffered nutrient solution by wheat genotypes differing in Zn efficiency. Journal of Experimental Botany 47: 217-226.

www.SID.ir

Archive of SID

Ruíz-Sánchez, M., E. Armada, Y. Muñoz, I. E. García de Salamone, R. Aroca, J. M. Ruíz-Lozano and R. Azcón. (2011) *Azospirillum* and arbuscular mycorrhizal colonization enhance rice growth and physiological traits under well-watered and drought conditions. Journal of Plant Physiology. 168: 1031-1037.

Sepehr, E., Malakouti, M. J., Kholdebarin, B., Samadi, A. and Karimian, N. (2009) Genotypics variation in P efficiency of selected Iranian cereals in greenhouse experiment. International Journal of Plant Production 3: 17-28.

Sgherri, C. L. M., Maffei, M. and Navari-Izzo, F. (2000) Antioxidative enzymes in wheat subjected to increasing water deficit and rewatering. Journal of Plant Physiology 157: 273-279.

Siddiqui, Z. A. and Pichtel, J. (2008) Mycorrhizae: An Overview. In: Sustainable Agriculture and Forestry. (Eds. Siddiqui, Z. A. *et al*.) Pp. 1-35. Springer Netherlands.

Sirrenberg, A., Göbel, C., Grond, S., Czempinski, N., Ratzinger, A., Karlovsky, P., Santos, P., Feussner, I. and Pawlowski, K. (2007) *Piriformospora indica* affects plant growth by auxin production. Physiologia Plantarum 131: 581–589.

Tullio, M., Pierandrei, F., Salerno, A. and Rea, E. (2003) Tolerance to cadmium of vesicular arbuscular mycorrhizae spores isolated from a cadmium-polluted and unpolluted soil. Biology and Fertility of Soils 37: 211-214.

Varma, A., Bakshi, M., Lou, B., Hartmann, A. and Oelmueller, R. (2012) *Piriformospora indica*: A novel plant growth-promoting mycorrhizal fungus. Agricultural Research 1: 117-131.

Waller, F., Achatz, B., Baltruschat, H., Fodor, J., Becker, K., Fischer, M., Heier, T., Huckelhoven, R., Neumann, C., and Wettstein, D. (2005) The endophytic fungus *Piriformospora indica* reprogramsbarley to salt-stress tolerance, disease resistance, and higheryield. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United State of American 102: 13386–13391.

Wu, Q.- S. and Xia, R.- X. (2006) Arbuscular mycorrhizal fungi influence growth, osmotic adjustment and photosynthesis of citrus under well-watered and water stress conditions. Journal of Plant Physiolgy 163: 417-425.

Yadav, V., Kumar, M. Deep, D. K. Kumar, H. Sharma, R. Tripathi, T. Tuteja, N. Saxena, A. K. and Johri, A. K. (2010) A phosphate transporter from the root endophytic fungus *Piriformospora indica* plays a role in phosphate transport to the host plant. Journal of Biological Chemistry 285: 26532-26544.

Yin, B., Wang, Y., Liu, P., Hu, J. and Zhen, W. (2010) Effects of vesicular-arbuscular mycorrhiza on the protective system in strawberry leaves under drought stress. Frontiers of Agricultural in China 4: 165-169.

Downloaded from jispp.iut.ac.ir at 17:45 IRST on Thursday November 9th 2017

www.SID.ir

Archive of SID

Downloaded from jispp.iut.ac.ir at 17:45 IRST on Thursday November 9th 2017

www.SID.ir