

بررسی برخی ویژگی‌های ریشه جو (*Hordeum vulgare* L.) تحت تأثیر همزیستی قارچ میکوریزا در تنش خشکی

رقیه بیانی^۱، آرین ساطعی^۲ و الهام فغانی^{۳*}

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۴/۱/۱۷؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۴/۶/۲۵)

چکیده

تأثیر تنش خشکی و همزیستی میکوریزی روی کلونیزاسیون، فسفر ریشه و برگ، فعالیت فسفاتاز ریشه و برگ، حجم و مساحت ریشه و وزن خشک ریشه یک رقم جو بدون پوشینه با استفاده از آزمایش فاکتوریل و طرح پایه کاملاً تصادفی در سه تکرار مورد بررسی قرار گرفت. تیمارها شامل سه سطح خشکی شاهد، تنش ملایم و تنش شدید به ترتیب ۹۰، ۶۰ و ۳۰ درصد ظرفیت زراعی و دو سطح تلقیح و عدم تلقیح با میکوریزا *Glomus intraradices* بود. نتایج تجزیه واریانس نشان داد که تیمار خشکی روی صفات فسفر برگ، فعالیت فسفاتاز ریشه و برگ و حجم ریشه ($P < 0.01$) و بر همزیستی، میزان فسفر ریشه و وزن خشک ریشه در ($P < 0.05$) تأثیر معنی‌دار داشت. هم‌چنین اثر خشکی × میکوریزا روی تمامی صفات به جز حجم ریشه معنی‌دار بود. بیشترین مقدار فسفر برگ (۱/۵۴ میلی‌گرم بر گرم) در تیمار همزیست با میکوریزا در سطح خشکی شدید وجود داشت. فعالیت آنزیم فسفاتاز ریشه در تیمار همزیست با میکوریزا در سطح خشکی شدید، با ۲۹۷/۹ جذب در واحد دقیقه در وزن تر، بیشترین بود که نسبت به تنش ملایم با حضور میکوریزا، ۱۶/۶ برابر افزایش داشت. بیشترین وزن خشک ریشه (۰/۰۹۱ گرم) مربوط به تیمار غیر همزیست با میکوریزا و تیمار شاهد بود. در تیمار همزیست با میکوریزا در سطح خشکی شدید، کمترین حجم ریشه (۰/۰۱۶ سانتی‌متر مربع) مشاهده شد. به‌طور کلی، تلقیح بذر جو با قارچ میکوریزا در تنش خشکی شدید، می‌تواند با القاء فعالیت آنزیم فسفاتاز ریشه و برگ، فسفر بیشتری را به اندام هوایی به‌ویژه برگ انتقال دهد. هم‌چنین همزیستی میکوریزایی علاوه بر تأمین منابع غذایی گیاه به‌ویژه فسفر، می‌تواند با افزایش وزن خشک و سطح ریشه، در تحمل تنش کم‌آبی در گیاه نقش داشته باشد.

واژه‌های کلیدی: تنش خشکی، جو بدون پوشینه، فسفاتاز، فسفر، همزیستی میکوریزی

۱ و ۲. به‌ترتیب دانشجوی کارشناسی ارشد و استادیار فیزیولوژی گیاهی، گروه علوم، واحد گرگان، دانشگاه آزاد اسلامی، گرگان

۳. استادیار، فیزیولوژی گیاهی، مؤسسه تحقیقات پنبه کشور، گرگان

*. مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: faghani@khu.ac.ir

مقدمه

کم‌آبی، امروزه یکی از مهم‌ترین عوامل محدود کننده عملکرد محصول می‌باشد و کاهش رشد در اثر تنش خشکی به مراتب بیشتر از سایر تنش‌های محیطی است (۱۴). جو بدون پوشینه می‌تواند به‌عنوان یک منبع خوراکی جدید در کشور معرفی شود چرا که این غله، در مقایسه با جو معمولی، لیاف خام کمتر و ارزش غذایی بالاتری دارد ضمن اینکه احتمال توسعه کشت آن در بسیاری از نقاط کشور وجود دارد (۱۰ و ۲۳).

آرباسکولار مایکوریزا، با ریشه بیش از ۸۰ درصد گونه‌های گیاهی همزیست می‌شوند. از آنجایی که اجتماع گیاه - قارچ به تغذیه گیاه میزبان و تکثیر آن وابسته است و مواد غذایی ضروری و فسفات مورد نیاز را از خاک در دسترس گیاه میزبان قرار می‌دهد (۵)، بدین ترتیب پژوهش‌های محققین در گیاه گندم همزیست با مایکوریزا نشان داد که گیاهان همزیست با مایکوریزا مقاومت بالاتری نسبت به تنش خشکی دارند و در این شرایط غلظت فسفر برگ در آنها نسبت به گیاهان غیر همزیست افزایش یافت و کلیه عواملی که در همزیستی مایکوریزا نقش بازدارنده دارند، پایداری گیاه را در شرایط خشکی تحت تأثیر قرار می‌دهند (۸). اندازه و ساختار ریشه، مهم‌ترین عامل برای تعیین عملکرد و مقاومت در مقابل منابع محدود آب است (۱۳). یافته پژوهشگران بیان می‌دارد که همزیستی با مایکوریزا اثرات آسیب‌پذیر تنش‌های غیر زیستی را تعدیل می‌کند (۲ و ۱۲). مطالعه تأثیر همزیستی مایکوریزا در کاهش اثرات تنش اسمزی گیاهان نشان داد که این گیاهان با تغییر مورفولوژیکی، آناتومیکی و فیزیولوژیکی به تنش‌های اسمزی پاسخ می‌دهند و از این طریق مقاومت به تنش در گیاه افزایش می‌یابد (۱۶). آرباسکولار مایکوریزا از نظر بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی، قابلیت دست‌یابی به منابع فسفر یا عناصر غیر متحرک دیگر را فراهم می‌کند، این سازوکار ممکن است منجر به اسیدی شدن ریزوسفر، افزایش فعالیت فسفاتاز ریشه و ترشح ترکیبات همبند شود (۳). مطالعات سلولی همزیستی

مایکوریزا در بیان داشت که در گیاه میزبان همزیست به‌واسطه مسیر مایکوریزایی، از طریق سلول‌های اپیدرم ریشه و تارهای کشنده ریشه می‌تواند در جذب فسفر به‌طور قابل توجهی تأثیر داشته باشد، نیتروژن قابل دسترس نیز از طریق مسیر مایکوریزایی جذب گیاه می‌شود، درحالی‌که در ارتباط با نقش مسیر انتقال مستقیم و مایکوریزایی در جذب نیتروژن کل، مطالعات بیشتر نیاز است (۲۱).

آرباسکول‌ها جایگاه تبادل فسفر و سایر عناصر غذایی متحرک از ریشه به ریشه گیاه می‌باشد (۲۰). مایکوریزا با ریشه گیاهان به‌صورت همزیست زندگی کرده و با گسترش ریشه خود به درون خاک، سطح جذب عناصر غذایی به‌ویژه فسفر را که از تحرک اندکی برخوردار است، افزایش می‌دهند و به این ترتیب فسفر غیر قابل جذب در خاک را به‌صورت فسفر قابل استفاده برای گیاه در می‌آورند که می‌توان به فعالیت آنزیم‌های فسفاتازی در قارچ‌های مایکوریزا، به‌منظور تجزیه فسفات‌های آلی و پیروفسفات‌های غیر آلی نسبت داد (۱۱ و ۱۲). پژوهش‌ها در ارتباط همزیستی قارچ مایکوریزا با گیاه ذرت نشان داد که مایکوریزا در انتقال فسفر از خاک به‌واسطه ریشه، به‌طور مستقل عمل می‌کند، همزیستی مایکوریزا با *Trifolium repens* L. تا ۶۲ درصد سبب افزایش جذب مس شد (۱۱). براساس پژوهش‌های صورت گرفته، فسفر در رشد گیاه نقش اساسی دارد به‌طوری‌که ۰/۲ درصد وزن خشک گیاه را تشکیل می‌دهد (۲۱). قابلیت دست‌یابی فسفر به‌دلیل کم تحرکی آن، به گیاه کاهش می‌یابد. به‌طورکلی مطابق تحقیقات صورت گرفته بر نقش کلینزاسیون مایکوریزا بر افزایش حلالیت فسفر و فعالیت فسفاتاز در ریشه گیاهان مختلف، می‌توان اذعان داشت که همزیستی مایکوریزایی به‌واسطه افزایش فعالیت آنزیم فسفاتاز، می‌تواند سبب تسهیل جذب فسفر در گیاه شود. این پژوهش با هدف بررسی اثر همزیستی مایکوریزا با گیاه جو بدون پوشینه، در شرایط تنش خشکی، بر درصد کلینزاسیون مایکوریزی، غلظت فسفر ریشه و برگ، فعالیت آنزیم فسفاتاز ریشه و برگ، حجم، سطح و وزن خشک ریشه انجام شد.

مواد و روش‌ها

این پژوهش با هدف بررسی پاسخ ریشه جو بدون پوشینه همزیست با میکوریزا در تنش خشکی در مرحله پنجه‌زنی انجام شد. این آزمایش به صورت فاکتوریل در پایه طرح کامل تصادفی با سه تکرار در اتاقک جوانه‌زنی با دمای ۲۰ - ۱۸ درجه سانتی‌گراد و ۱۶ ساعت روشنایی و ۸ ساعت تاریکی در آزمایشگاه فیزیولوژی گیاهی مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی استان گلستان اجرا شد. بذور جو در سرنگ‌های ۵ میلی‌لیتری با خاک با بافت ماسه‌ای کشت گردید (جدول ۱). در هر تیوب یک بذور کشت شد. پس از تعیین نیاز آبی خاک (جدول ۱)، اعمال تنش کم‌آبی بر اساس پژوهش‌های زادوکس و همکاران در سه سطح آبیاری ۹۰٪، ۶۰٪ و ۳۰٪ ظرفیت زراعی (به ترتیب S_0 (شاهد)، S_1 (تنش ملایم) و S_3 (تنش شدید)) و دو سطح تلقیح و عدم تلقیح قارچ با *Glomus intraradices* بود (۲۶). اعمال تیمار آبی با محلول غذایی هوگلند و از مرحله دو برگی آغاز شد. پس از ۳۰ روز (در مرحله شروع پنجه‌زنی)، به منظور مطالعه صفات فیزیولوژیکی ریشه و برگ جو، نمونه‌گیری صورت گرفت.

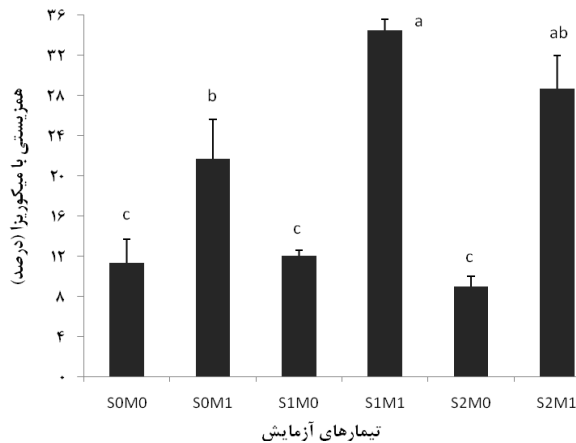
جهت تعیین درصد ظرفیت نگهداری آب در بستر کشت از دستگاه صفحه فشار (Plate Pressure) استفاده شد، به این صورت که ابتدا صفحه سرامیکی دستگاه به مدت یک شبانه‌روز در آب اشباع، سپس نمونه‌های بستر کشت درون حلقه‌های پلاستیکی ریخته شدند و بر روی صفحه سرامیکی دستگاه گذاشته و از زیر با آب اشباع شدند. نمونه‌های اشباع شده تحت فشار ۱۳/۰ بار قرار گرفتند تا آب اضافی نمونه‌ها از دستگاه خارج شود. پس از قطع شدن جریان آب خروجی، نمونه‌ها در ظروف درب‌دار قرار داده شد و توزین گردیدند. سپس در آون با دمای ۱۰۵ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲۴ ساعت نگهداری شدند.

تراکم میکوریزایی مطابق روش قاضی و همکاران

(۲۰۰۴) انجام شد بدین ترتیب که پس از شستشو، ریشه‌ها در هیدروکسید پتاسیم ۱۰ درصد و اسیدی شدن در کلرید هیدروژن ۱ درصد با تریپان‌بلو ۰/۰۱ درصد در گلیسرول اسیدی شده رنگ‌آمیزی شد. ریشه‌ها به روش تلاقی خطوط شبکه (Gridline intersect method) با میکروسکوپ نوری مشاهده شد و درصد همزیستی براساس حضور زیگول‌ها و هیف‌های میکوریزایی محاسبه شد. سطح ریشه بعد از رنگ‌آمیزی با معرف تریپان‌بلو، با استفاده از نرم‌افزار open vc-software اندازه‌گیری شد. سنجش فسفاتاز ریشه با استفاده از کیت آلکالن فسفاتاز شرکت "من" انجام شد. به این ترتیب که ریشه را با محلول عصاره‌گیری (بافر استخراجی گلیسین NaOH در pH 10.5) سائیده و سپس محلول به مدت ۵/۰ ساعت سانتریفیوژ و در نهایت جذب آن در ۴۰۵ نانومتر خوانده شد. سه اختلاف جذب نوری به دست آمده در دقیقه با هم جمع و بر سه تقسیم گردید و میانگین حاصل ($\Delta A/\text{min}$) در فاکتور ۲۷۵۰ ضرب شد. برای سنجش فسفر، یک گرم نمونه گیاه خشک شده در کوره قرار داده شد. بعد از خنک شدن، خاکستر با کمی آب خیس گردید و در همان حال و به آرامی اسید هیدروکلریک ۲ مول اضافه شد. بعد کروزه‌ها روی حمام آبی حرارت داده شد تا اولین بخارات سفید خارج شود. محتویات کروزه‌ها از کاغذ صافی ریز به داخل بالن ژوژه ۱۰۰ میلی‌لیتری صاف گردید. سپس محلول آمونیم مولبیدات - وانادات اضافه و به حجم رسانده شد و میزان جذب در طول موج ۴۷۰ نانومتر قرائت گردید. مطالعه حجم ریشه نیز پس از جدا کردن تمامی ریشه و تارهای کشنده از بین خاک در واحد حجم لوله، صورت گرفت. حجم ریشه از روی جابه‌جا شدن آب در ظروف مدرج پس از وارد کردن ریشه‌های شسته به داخل آن محاسبه شد (۱۸). سطح برگ با استفاده از نرم‌افزار open vce-software اندازه‌گیری شد. داده‌ها با استفاده از آزمون LSD در سطح احتمال ۵ درصد با نرم‌افزار آماری SAS تجزیه و تحلیل شدند.

جدول ۱. ویژگی‌های خاک مورد آزمایش

| بافت خاک | رس (%) | ماسه (%) | لاي (%) | درصد آب خاک ظرفیت زراعی | درصد آب خاک نقطه پژمردگی دائم |
|----------|--------|----------|---------|-------------------------|-------------------------------|
| ماسه‌ای | ۳/۲ | ۸۶ | ۱۰ | ۲۰/۱۷ | ۱۰/۹۷ |



نتایج و بحث

همان‌گونه که نتایج تجزیه واریانس نشان داد (جدول ۲) اثر تنش خشکی بر غلظت فسفر ریشه، درصد کلنیزاسیون و وزن خشک ریشه در سطح احتمال ۵ درصد معنی‌دار بود، درحالی‌که بر غلظت فسفر برگ، فعالیت آنزیم فسفاتاز ریشه و برگ و حجم ریشه از نظر آماری در سطح ۱ درصد معنی‌دار بودند. اثر تنش خشکی بر سطح ریشه تفاوت معنی‌داری را از نظر آماری نشان نداد. اثر تیمار مایکوریزا بر محتوی فسفر برگ، فعالیت آنزیم فسفاتاز ریشه و برگ، وزن خشک ریشه در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار است. اثر همزیستی مایکوریزا بر تجمع فسفر ریشه، حجم ریشه و سطح ریشه از نظر آماری معنی‌دار نبود.

نتایج اثر متقابل تیمار خشکی × مایکوریزا بر صفات کلنیزاسیون ریشه، انباشتگی فسفر ریشه، فعالیت آنزیم فسفاتاز برگ، حجم ریشه و وزن خشک ریشه اختلاف معنی‌داری را در سطح احتمال ۵ درصد از نظر آماری نشان دادند، درحالی‌که غلظت فسفر برگ و فعالیت آنزیم فسفاتاز ریشه در برهمکنش تیمار خشکی و مایکوریزا در سطح احتمال ۱ درصد از نظر آماری معنی‌دار بودند. مساحت ریشه در اثر متقابل خشکی و مایکوریزا تفاوت معنی‌داری نداشتند (جدول ۲).

درصد همزیستی مایکوریزا

همان‌طور که از شکل ۱ می‌توان دریافت، بیشترین درصد کلنیزاسیون (۳۴/۵ درصد) مربوط به تنش کم‌آبی ملایم بود، درحالی‌که کمترین درصد کلنیزاسیون (۹ درصد) مربوط به تیمار بدون مایکوریزا در تنش کم‌آبی شدید مشاهده شد. کلنیزاسیون بیشتر قارچ مایکوریزایی با ریشه گیاه و توسعه‌یافتگی ریشه قارچ در افزایش انشعابات ریشه، نفوذ به اعماق و سطح بیشتر

شکل ۱. درصد همزیستی با ریشه جو بدون پوشینه تلقیح با مایکوریزا (M_1) و عدم تلقیح با مایکوریزا (M_0) در سطوح مختلف خشکی (s_0 ۹۰٪، s_1 ۶۰٪، s_2 ۳۰٪). تشابه حروف نشانه معنی‌دار نبودن و تفاوت حروف بیانگر اختلاف معنی‌دار می‌باشد. (مقایسه میانگین‌ها با آزمون LSD در سطح احتمال ۵ درصد).

خاک و افزایش سطح جذب اهمیت اساسی دارند (۱۵). براساس یافته‌های تحقیقاتی می‌توان اذعان داشت که خشکی شدید در گیاه جو احتمال همزیستی با مایکوریزا را با ریشه کاهش یافت و بیشترین درصد همزیستی مایکوریزا با ریشه جو در تنش خشکی ملایم مشاهده شد (۴). همزیستی مایکوریزایی در اکوسیستم‌های طبیعی و غیر طبیعی، حاصلخیزی و تنوع گیاه را در مقابل تنش‌های زیستی و غیرزیستی بهبود می‌بخشد. قارچ‌های مایکوریزی در جذب فسفر نقش اساسی دارد (۱۸).

تراکم مایکوریزا به دلیل پاسخ‌های متفاوت رشد به آربسکولار مایکوریزای متفاوت، متنوع می‌باشند. یافته‌های به‌دست آمده نشان داد، کاهش تراکم مایکوریزا در خاک‌های تحت تنش به کاهش تعداد اسپور، رشد ریشه و تشکیل

جدول ۲. تجزیه واریانس (میانگین مربعات) درصد فسفاتاز ریشه و برگ، فعالیت فسفاتاز ریشه و برگ، مساحت ریشه، حجم ریشه و وزن خشک ریشه

| وزن خشک ریشه (g) | حجم ریشه (Cm ³) | مساحت ریشه (Cm ²) | فسفاتاز برگ (ODmin ⁻¹ FW ⁻¹) | فسفاتاز ریشه (ODmin ⁻¹ FW ⁻¹) | فسفر برگ (mg g ⁻¹) | فسفر ریشه (mg g ⁻¹) | کلونیزاسیون (%) | درجه آزادی | منبع تغییر |
|------------------|-----------------------------|-------------------------------|---|--|--------------------------------|---------------------------------|-----------------|------------|------------------|
| ۰/۰۰۱۵* | ۱/۳۲** | ۳۱۴۰/۹۸ ^{NS} | ۵۴/۳۱** | ۲۴۲۹۵/۸۹** | ۰/۹۸۴۰** | ۱/۱۲۷* | ۷۰/۴۴* | ۲ | خشکی |
| ۰/۰۰۳۴** | ۰/۰۵ ^{NS} | ۴۴۷۳/۶۳ ^{NS} | ۲۰۳/۹۵** | ۲۰۶۳۲/۴۰** | ۰/۸۹۲۴** | ۰/۶۳۰۶ ^{NS} | ۱۳۷۹/۸۷** | ۱ | مایکوریزا |
| ۰/۰۰۱۱* | ۰/۱۲* | ۲۴۱۳/۰۱ ^{NS} | ۴۷/۵۱* | ۲۱۱۰۴/۲۲** | ۰/۲۹۸۴** | ۰/۷۴۷۵* | ۶۰/۹۰* | ۲ | خشکی × مایکوریزا |
| ۰/۰۰۰۲ | ۰/۰۲۳ | ۱۲۰۱/۶۴ | ۷/۲۳ | ۱/۴۶۶۳ | ۰/۰۱۲۶۵ | ۰/۱۳۲۵ | ۱۶/۳۸ | ۱۲ | خطا |
| ۲۷/۶۸ | ۲۰/۴۶ | ۱۷/۷۷ | ۳۰/۶۳ | ۳۴۳۵۳۵ | ۱۷/۹۵ | ۲۵/۶۵ | ۲۰/۷۲ | | ضرب تغییرات |

*. معنی دار در سطح ۵ درصد؛ **. معنی دار در سطح ۱ درصد؛ NS. عدم معنی داری.

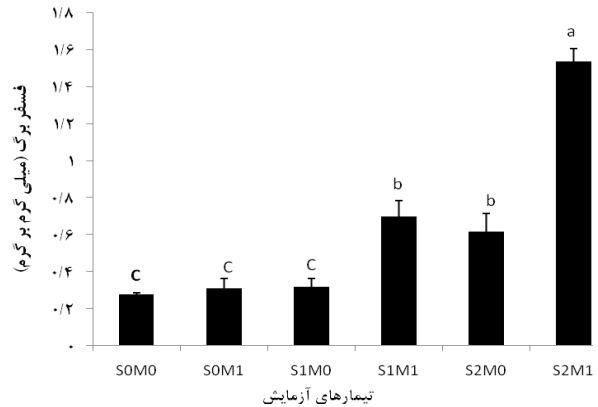
مایکوریزا بر کانال‌های آبی ریشه گیاه می‌باشد (۱).

غلظت انباشتگی فسفر

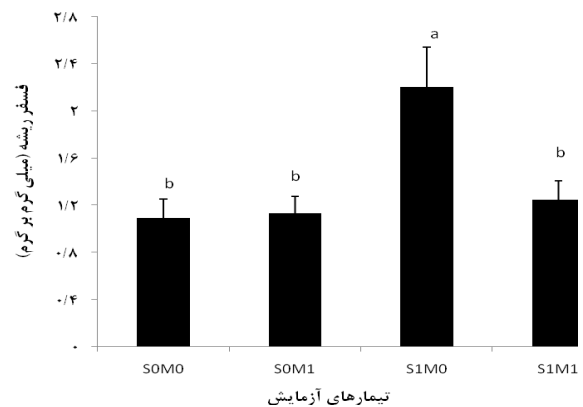
شکل ۳ نشان می‌دهد که بیشترین مقدار فسفر برگ (۱/۵۴ میلی‌گرم بر گرم) در تیمار همزیست با مایکوریزا در سطح خشکی شدید (FC ۳۰٪) وجود داشت و میزان فسفر برگ در دامنه ۰/۲۷۶ - ۱/۵۳۷ میلی‌گرم بر گرم قرار داشت. انباشتگی فسفر ریشه، در تیمار FC ۶۰٪ و بدون تلقیح با قارچ مایکوریزا بیشترین (۲/۲۰ میلی‌گرم بر گرم) بود به طوری که نسبت به سایر سطوح خشکی و مایکوریزا تفاوت معنی‌دار ($P < ۰/۰۵$) داشت و نسبت به کمترین مقدار مربوط به تیمار شاهد (۱/۰۹۲ میلی‌گرم بر گرم) ۱۰۱/۹ درصد افزایش نشان می‌دهد (شکل ۳).

افزایش کربن موجود در قارچ مایکوریزا با کاهش فسفر عامل اصلی کاهش رشد گیاه در ریزوسفر حاوی قارچ کمتر با درصد کلینزاسیون پایین با ریشه گیاه می‌باشد (۹). همان‌گونه که نتایج نشان داد در مرحله پنجه‌زنی گیاه جو، همزیستی با مایکوریزا سبب افزایش تجمع فسفر در ریشه و برگ شد. همزیستی مایکوریزا، حجم وسیع‌تری از فسفر خاک را از سلول‌های کورتکس ریشه به گیاه انتقال داده، p_i ریزوسفر را کاهش و فسفر موجود در گیاه و رشدونمو آنرا بهبود می‌بخشد (۲۱). نتایج تحقیقات صورت گرفته، همبستگی مثبت و معنی‌داری را بین بیان ژن $ZEAm:Ph1;6$ و جذب فسفر نشان دادند (۹). وزیکولار آرباسکولار مایکوریزا، علاوه بر کمک در استقرار گیاه، بر جذب یون‌های دیگر، به‌ویژه فسفر نقش به‌سزایی دارد (۲۰). همزیستی مایکوریزا، جذب عناصر غذایی، تنظیم‌کننده‌های اسمزی و کارایی مصرف آب را در گیاه افزایش داده و بدین ترتیب سبب تعدیل اثرات تنش در گیاه میزبان می‌شود (۶). همزیستی مایکوریزایی، با القاء ناقل یونی فسفر در دست‌یابی این عنصر به گیاه نقش اساسی دارد (۹).

پژوهش‌ها نشان داد که در گیاهان با درصد همزیست کم

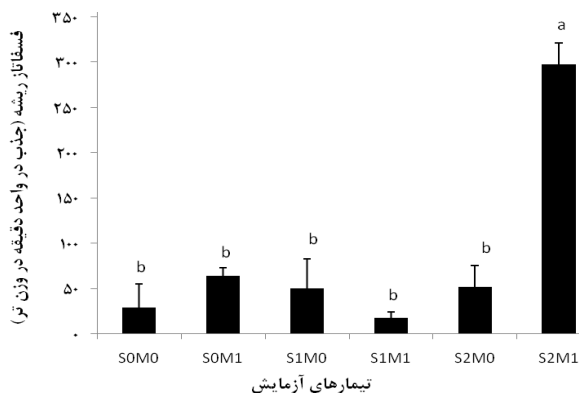


شکل ۲. مقدار فسفر برگ جو بدون پوشینه (میلی‌گرم بر گرم) تلقیح با مایکوریزا (M_1) و عدم تلقیح با مایکوریزا (M_0) در سطوح مختلف خشکی (s_1 ۶۰٪، s_0 ۹۰٪، s_2 ۳۰٪). تشابه حروف نشانه معنی‌دار نبودن و تفاوت حروف بیانگر اختلاف معنی‌دار می‌باشد (مقایسه میانگین‌ها با آزمون LSD در سطح احتمال ۵ درصد).

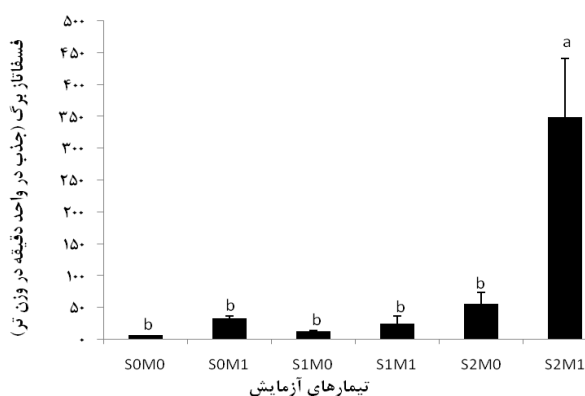


شکل ۳. مقدار فسفر ریشه جو بدون پوشینه (میلی‌گرم بر گرم) تلقیح با مایکوریزا (M_1) و عدم تلقیح با مایکوریزا (M_0) در سطوح مختلف خشکی (s_1 ۶۰٪، s_0 ۹۰٪، s_2 ۳۰٪). تشابه حروف نشانه معنی‌دار نبودن و تفاوت حروف بیانگر اختلاف معنی‌دار می‌باشد (مقایسه میانگین‌ها با آزمون LSD در سطح احتمال ۵ درصد).

آرباسکول مربوط می‌شود (۱۷). همزیستی مایکوریزایی، هدایت آب به ریشه گیاه را در شرایط تنش خشکی تسهیل می‌کند (۲۳) که به نظر می‌رسد به دلیل اثرات ژنتیکی همزیستی



شکل ۴. مقدار فعالیت آنزیم فسفاتاز ریشه جو بدون پوشینه (جذب در واحد دقیقه در وزن تر) تلقیح با مایکوریزا (M_1) و عدم تلقیح با مایکوریزا (M_0) در سطوح مختلف خشکی (s_0 ۹۰٪، s_1 ۶۰٪، s_2 ۳۰٪). تشابه حروف نشانه معنی دار نبودن و تفاوت حروف بیانگر اختلاف معنی دار می‌باشد (مقایسه میانگین‌ها با آزمون LSD در سطح احتمال ۵ درصد).



شکل ۵. مقدار فعالیت آنزیم فسفاتاز برگ جو بدون پوشینه (جذب در واحد دقیقه در وزن تر) تلقیح با مایکوریزا (M_1) و عدم تلقیح با مایکوریزا (M_0) در سطوح مختلف خشکی (s_0 ۹۰٪، s_1 ۶۰٪، s_2 ۳۰٪). تشابه حروف نشانه معنی دار نبودن و تفاوت حروف بیانگر اختلاف معنی دار می‌باشد (مقایسه میانگین‌ها با آزمون LSD در سطح احتمال ۵ درصد).

حجم، وزن خشک و سطح ریشه

همان‌طور که شکل ۶ نشان می‌دهد که حجم ریشه در تیمار غیر همزیست با مایکوریزا و ۹۰٪ بیشترین مقدار (۱/۸۳)

مایکوریزایی، رشد گیاه کاهش یافت (۹). کاهش درصد همزیستی مایکوریزایی با گیاه، دسترسی فسفر به گیاه را تقلیل می‌دهد. به نظر می‌رسد همزیستی مایکوریزایی مکانیسم‌های فیزیولوژیکی محرک رشد و جذب فسفر را فعال می‌کنند (۹).

فعالیت آنزیم فسفاتاز

بیشترین فعالیت آنزیم فسفاتاز ریشه (۲۹۷/۹ جذب در واحد دقیقه در وزن تر) که در تیمار همزیست با مایکوریزا در سطح خشکی شدید (FC ۳۰٪) وجود داشت نسبت به کمترین فعالیت آنزیم فسفاتاز ریشه (۱۷/۹ جذب در واحد دقیقه در وزن تر) مربوط به تیمار همزیست با مایکوریزا در سطح (FC ۶۰٪)، ۱۶/۶ برابر کاهش یافت (شکل ۴). شکل ۵ نشان می‌دهد که بیشترین فعالیت آنزیم فسفاتاز برگ (۳۴۸/۳) در تیمار همزیست با مایکوریزا در سطح خشکی شدید (FC ۳۰٪) بوده که از نظر آماری تفاوت معنی دار بود.

نتایج این پژوهش نشان داد که در مرحله پنجه‌زنی، بیشترین فعالیت آنزیم فسفاتاز در ریشه و برگ جو بدون پوشینه همزیست با مایکوریزا در تیمار خشکی شدید می‌باشد. فسفاتاز اسیدی می‌تواند در هیدرولیز پلی فسفات واکوئلی پس از اینکه فسفر معدنی توسط قارچ‌ها به داخل فضای میانی گیاه - قارچ آزاد شد، نقش داشته باشد (۷). آرباسکولار مایکوریزا از نظر بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی، قابلیت افزایش منابع فسفر قابل دسترس یا عناصر غیر متحرک دیگر را دارند. این مکانیسم ممکن است منجر به اسیدی شدن ریزوسفر، افزایش فعالیت فسفاتاز ریشه و ترشح ترکیبات همبند شود (۲). در پژوهش‌هایی نشان داده شد که ذرت همزیست با مایکوریزا، افزایش معنی داری در فعالیت آنزیم فسفاتاز ریشه و برگ نشان می‌دهد (۱۸). کلنیزاسیون قارچ *Glomus mosseae* با ریشه *Citrus tangerine* نشان داد، در ریشه گیاهان همزیست افزایش فعالیت آنزیم فسفاتاز ریشه و برگ، سبب کاهش فسفر ریشه و انتقال آن در برگ شده بدین ترتیب غاظت فسفر برگ افزایش می‌یابد (۸).

شکل ۷ نشان داد که بیشترین وزن خشک ریشه (۰/۰۹۱ گرم) مربوط به تیمار غیر همزیست با مایکوریزا و ۹۰٪ FC بود. کمترین وزن خشک ریشه (۰/۰۳۵ گرم) در تیمار همزیست با مایکوریزا در خشکی شدید (۳۰٪ FC) مشاهده شد.

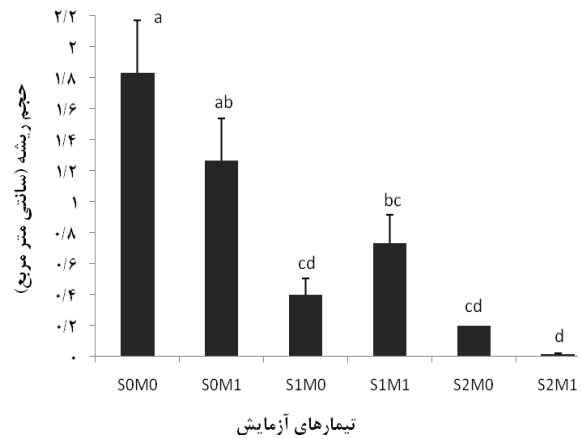
گزارشاتی مبنی بر ارتباط مستقیم بین حجم ریشه با افزایش جذب آب وجود دارد (۲۳)، یافته‌های به دست آمده نشان داد، افزایش حجم ریشه می‌تواند به دلیل تجمع بیشتر آب در ریشه باشد درحالی‌که افزایش وزن خشک گیاه تحت تأثیر مایکوریزا، به افزایش جذب عناصر غذایی، به دلیل افزایش کارایی دست‌یابی به منابع غذایی به گیاه می‌باشد که انرژی بیشتری را به اندام‌های رویشی و زایشی هدایت می‌کند و به دنبال آن سبب افزایش وزن خشک ریشه می‌شود. بدین ترتیب افزایش وزن خشک ریشه، پاسخ مناسبی در کارایی همزیستی مایکوریزا محسوب می‌گردد (۲۲).

پژوهش‌های صورت گرفته در ارتباط با اثر همزیستی مایکوریزا بر حجم و وزن خشک ریشه *Phaseolus vulgaris* همبستگی مثبتی بین این دو صفت مشاهده شد و با افزایش حجم ریشه، وزن خشک آن افزایش یافت (۱). در صورتی‌که نتایج به دست آمده بر گیاه ۳۰ روزه جو، اثر *Glomus intraradices* بر حجم ریشه معنی دار نبود درحالی‌که اثر متقابل خشکی در مایکوریزا بر حجم ریشه از نظر آماری در سطح احتمال ۵ درصد معنی دار بود (جدول ۲).

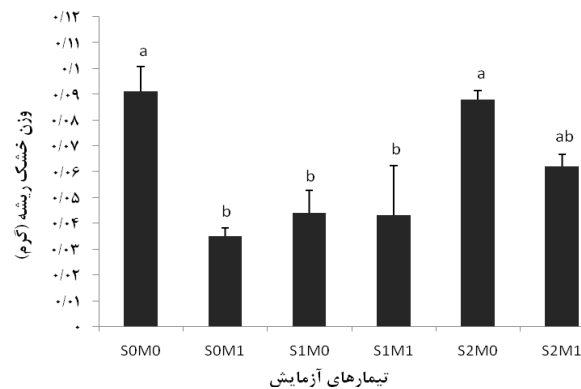
شکل ۸ نشان می‌دهد که بیشترین مقدار مساحت ریشه (۲۴۱/۳۵ سانتی‌متر مربع) در تیمار غیرهمزیست با مایکوریزا و ۹۰٪ FC مشاهده شد که نسبت به کمترین مقدار مساحت ریشه (۱۴۹/۲۵ سانتی‌متر مربع) مربوط به تیمار همزیست با مایکوریزا در سطح خشکی شدید (۳۰٪ FC) ۶۱/۷ درصد افزایش نشان داد.

نتیجه‌گیری

به‌طور کلی نتایج نشان داد در تنش خشکی شدید، قارچ *Glomus intraradices*، با تحریک فعالیت آنزیم فسفاتاز در



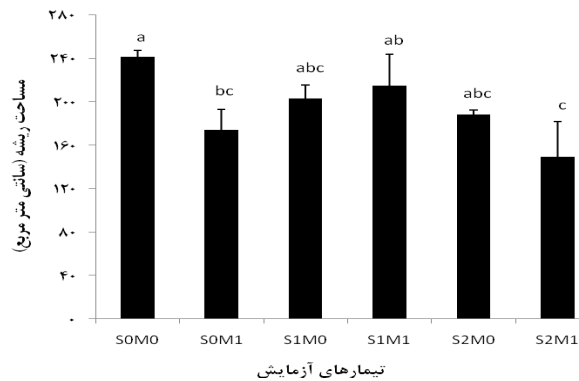
شکل ۶. مقدار حجم ریشه جو بدون پوشینه (سانتی‌متر مکعب) تلقیح با مایکوریزا (M_1) و عدم تلقیح با مایکوریزا (M_0) در سطوح مختلف خشکی (s_0 ۹۰٪، s_1 ۶۰٪، s_2 ۳۰٪). تشابه حروف نشانه معنی دار نبودن و تفاوت حروف بیانگر اختلاف معنی دار می‌باشد (مقایسه میانگین‌ها با آزمون LSD در سطح احتمال ۵ درصد).



شکل ۷. وزن خشک ریشه جو (گرم) بدون پوشینه تلقیح با مایکوریزا (M_1) و عدم تلقیح با مایکوریزا (M_0) در سطوح مختلف خشکی (s_0 ۹۰٪، s_1 ۶۰٪، s_2 ۳۰٪). تشابه حروف نشانه معنی دار نبودن و تفاوت حروف بیانگر اختلاف معنی دار می‌باشد. (مقایسه میانگین‌ها با آزمون LSD در سطح احتمال ۵ درصد).

سانتی‌متر مربع) بود و در تیمار همزیست با مایکوریزا در سطح خشکی شدید (۳۰٪ FC) کمترین حجم ریشه (۰/۰۱۶ سانتی‌متر مربع) مشاهده شد.

ریشه و برگ، انباشتگی فسفر در برگ را باعث می‌شود. تجمع فسفر ریشه کلنیزه شده با قارچ، در تنش کم‌آبی شدید کاهش یافت، با افزایش فسفر برگ، به نظر می‌رسد، منابع بیشتر فسفر از خاک به واسطه افزایش فعالیت فسفاتاز، از ریشه به برگ منتقل می‌شود. تنش کم‌آبی ملایم، در همزیستی مایکوریزا، حجم ریشه، سطح و وزن خشک ریشه افزایش یافت که می‌تواند به دلیل توسعه یافتگی میسیلیوم قارچ، سطح جذب ریشه را افزایش داده و بدین ترتیب در حجم ریشه نقش اساسی دارند. وزن خشک ریشه در گیاهچه ۳۰ روزه در مایکوریزا، در تیمارهای مختلف کم‌آبی تأثیر معنی‌دار نداشت.



شکل ۸. مقدار مساحت ریشه جو بدون پوشینه (سانتی متر مربع) تلقیح با مایکوریزا (M_1) و عدم تلقیح با مایکوریزا (M_0) در سطوح مختلف خشکی (s_0 ، 90° ، s_1 ، 60° ، s_2 ، 30°). تشابه حروف نشانه معنی‌دار نبودن و تفاوت حروف بیانگر اختلاف معنی‌دار می‌باشد. (مقایسه میانگین‌ها با آزمون LSD در سطح احتمال ۵ درصد).

منابع مورد استفاده

1. Aroca, R., R. Porcel and J. M. Ruiz-Lozano. 2007. How does arbuscular mycorrhizal symbiosis regulate root hydraulic properties and plasma membrane aquaporins in *Phaseolus vulgaris* under drought, cold or salinity stresses? *New Phytologist* 173: 808-816.
2. Brundrett, M. 2000. Introduction to mycorrhizas. CSIRO Forestry and Forest Products. <http://www.ffp.csiro.au/research/mycorrhiza/index.html>
3. Brundrett, M. C. 2002. Co-evolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist* 154: 275-304.
4. Damodaran, P. N., K. Udaiyan and K. S. Roh. 2012. Mycorrhizal Dependency in Certain Indian Cotton Cultivars. *Research in Plant Biology* 2(4): 55-66.
5. Datta, P. and M. Kulkarni. 2012. Arbuscular mycorrhizal fungal diversity in sugarcane rhizosphere in relation with soil properties. *Notulae Scientia Biologicae* 4(1): 66-74.
6. Evelin, H., R. Kapoor and B. Giri. 2009. Arbuscular mycorrhizal fungi in alleviation of salt stress: a review. *Annals of Botany* 104: 1263-1280.
7. Ezawa, T., S. E. Smith and F. A. Smith. 2001. Differentiation of polyphosphate metabolism between the extra- and intra radical hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 149: 555-563.
8. Ghazi, A. K., B. McMichael and J. Zak. 2004. Field response of wheat to arbuscular mycorrhizal fungi and drought stress. *Mycorrhiza* 14: 263-269.
9. Grace, E. J., O. Cotsaftis, M. Tester, F. A. Smith and S. E. Smith. 2009. Arbuscular mycorrhizal inhibition of growth in barley cannot be attributed to extent of colonization, fungal phosphorus uptake or effects on expression of plant phosphate transporter genes. *New Phytologist* 181: 938-949
10. Hasan Nia, H. 2003. Barley Food, Research Organization and Educational Planning. <http://www.Daneshnameh.Roshd.ir>.
11. Kizhaeral, S. S., J. S. Virgine Tenshia, K. Jayalakshmi and V. Ramachandran. 2011. Antioxidant enzyme activities in arbuscular mycorrhizal (*Glomus intraradices*) fungus inoculated and non-inoculated maize plants under zinc deficiency. *Indian Journal of Microbiology* 51(1): 37-43.
12. Malakoti, M. and M. Homayee. 2006. Fertility Dry Land Soil. Tarbyat Modares University Press. Tehran. (In Farsi).
13. Price, A. H., K. A. Steele, B. J. Moore, P. B. Barraclough and L. J. Clark. 2000. A combined RFLP and AFLP linkage map of upland rice (*Oryza sativa* L.) used to identify QTLs for root-penetration ability. *Theoretical and Applied Genetics* 100: 49-56.
14. Rodringuez, L. 2006. Drought and drought stress on south Texas landscape plants. San Antonio Express News.

Available at (<http://bexar-Tx.T.Tamu.edu>). Accessed 14 June 2006.

15. Rosendahl, S. and E. H. Stukenbrock. 2004. Community structure of AMF in disturbed vegetation revealed by analyses of LSU rDNA sequences. *Molecular Ecology* 13: 3179-3186.
16. Ruiz-Lozano, J. M. 2003. Arbuscular mycorrhiza symbiosis and alleviation of osmotic stress. New perspectives for molecular studies. *Mycorrhiza* 13: 309-317.
17. Sannazzaro, A. I., E. Alberto, O. A. Ruiz and B. Menendez. 2005. Influence of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* on the saline stress physiology of *Lotus glaber*. *Lotus Newsletter*. 35: 29-30.
18. Schnepf, A., T. Roose and P. Schweiger. 2009. Impact of growth and uptake patterns of arbuscular mycorrhizal fungi on plant phosphorus uptake a modeling study. *Plant Soil* 312: 85-99.
19. Shashidhar, H. E., A. Henry and B. Hardy. 2012. Methodologies for Root Drought Studies in Rice. International Rice Research Institute, Los Baños.
20. Smith, S. E. and D. Read. 2008. Mycorrhizal Symbiosis. Third Edition. Academic Press, San Diego.
21. Smith, S. E., F. A. Smith. 2011. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystems scales. *Annual Review of Plant Biology* 63: 227-250
22. Sylvia, D. M. and D. O. Chellemi. 2001. Interactions among root-inhabiting fungi and their implications for biological control of root pathogens. *Advances in Agronomy* 73: 1-33.
23. Van Noordwijk, M. 1983. Functional interpretation of root densities in the field for nutrient and water uptake. In: W. Böhm, L. Kutschera, E. Lichtenegger (Eds.), *Root Ecology and Its Practical Application*, International Symposium Gumpenstein 1982. Bundesanstalt Gum-penstein, Irnding pp. 207- 226.
24. Yaghobfar, A. and H. Fazaeli. 2009. Determination of nutritive values of hull-less barley and effects on the performance of layer hen. *Pajouhesh and Sazandegi* 77: 30-38.
25. Yvette, K., D. E. Ortega, E. Pearson and K. S. McKelvey. 2004. Effects of biological control agents and exotic plant invasion on deer mouse populations. *Ecological Applications* 14: 241-253.
26. Zadoks, J. C., T. T. Chang, C. F. Konzak. 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research* 14: 415- 421