

تأثیر همزیستی قارچ اندوفیت بر برخی شاخص‌های فیزیولوژیک گیاه گوجه‌فرنگی تحت تنش

شوری ۱۰ روزه

ابوذر قربانی^۱، سید مهدی رضوی^{*۱}، ولی الله قاسمی عمران^۲ و همت الله پیردشتی^۲

^۱گروه زیست شناسی، دانشکده علوم پایه، دانشگاه محقق اردبیلی، ^۲پژوهشکده ژنتیک و زیست فناوری کشاورزی طبرستان، دانشگاه کشاورزی و منابع طبیعی ساری،

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۶/۰۲/۰۴، تاریخ پذیرش نهایی: ۱۳۹۶/۰۶/۰۵)

چکیده

در این پژوهش، تأثیر قارچ اندوفیت *Piriformospora indica* بر برخی شاخص‌های فیزیولوژیک گیاه گوجه‌فرنگی (*Lycopersicon esculentum* var. Super 2270) در شرایط تنش شوری (با غلظت‌های صفر، ۵۰، ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌مولار) به صورت فاکتوریل در طرح کاملاً تصادفی با چهار تکرار در بهار ۱۳۹۴ در گلخانه پژوهشکده ژنتیک و زیست فناوری کشاورزی طبرستان، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری انجام گرفت. شاخص‌های مورد سنجش شامل پارامترهای رشدی، شرایط آبی، غلظت رنگیزه‌های فتوستتری، تبادلات گازی و فلورسنس کلروفیل بود. نتایج بدست آمده نشان داد، در شرایط تنش شوری، گروه گیاهان گوجه‌فرنگی همزیست با قارچ، دارای ارتفاع بالاتر، وزن خشک ریشه و اندام هوایی بیشتر، محتواهای کاروتینوئید و کلروفیل بالاتر، شرایط آبی یعنی راندمان مصرف آب و محتوی و پتانسیل آب بهتر و ظرفیت تبادلات گازی بیشتر نسبت به گروه غیرهمزیست می‌باشند. از طرف دیگر، کارایی غیرفتوشیمیایی یعنی ضریب خاموشی غیر فتوشیمیایی (NPQ) و پارامترهای مربوط به کارایی فتوشیمیایی از جمله حداکثر کارایی کوانتمومی فتوسیستم II (F_v/F_m)، خاموشی فتوشیمیایی (qp)، عملکرد کوانتمومی موثر فتوشیمیایی فتوسیستم II (F'/F'_m) و عملکرد کوانتمومی موثر در تبدیل انرژی فتوشیمیایی فتوسیستم II ($\Delta F'/F'_m$) در گیاهان گروه همزیست نسبت به گیاهان بدون همزیست بهتر می‌باشد. در مجموع میتوان نتیجه گیری نمود که گیاه گوجه‌فرنگی در صورت داشتن همزیستی با قارچ اندوفیت پریفورموسپورا ایندیکا می‌تواند به طور موثرتری تنش شوری را تحمل نماید.

کلمات کلیدی: پریفورموسپورا ایندیکا، تبادلات گازی، تنش شوری، فلورسنس کلروفیل، گوجه‌فرنگی

مقدمه

گزارشات اعلام شده اخیر، نشان داد که (Shannon, 1997) بیش از یک سوم اراضی کشاورزی تحت تأثیر شوری است (Qadir *et al.*, 2000). به دلیل فرارگیری ایران در منطقه آب و هوایی خشک و نیمه خشک، نزدیک به ۵۰ درصد سطح زیرکشت محصولات کشاورزی، به درجات مختلف با مشکل شوری و قلیایی مواجه می‌باشد. تأثیر محیط‌های شور بر گیاهان شامل کاهش پتانسیل آب ناشی از وجود نمک‌ها در محیط ریشه، اثر

امروزه بخاطر تغییر اقلیم و کاهش میزان بارندگی در مناطق نیمه خشک، مشکلات ناشی از کمبود آب و شوری بر تولید گیاهان زراعی نمود بیشتری یافته است. شوری خاک مناطق قابل کشت یک مشکل جهانی است. برآورد شده است که ۱۰ درصد زمین‌های زیر کشت گیاهان زراعی و بیش از ۲۷ درصد زمین‌های تحت آبیاری به طور مستقیم تحت تأثیر شوری است

محصول از جمله وزن و تعداد میوه و شاخص‌های دیگر رشد از جمله جوانه‌زنی دانه و رشد گیاهچه در آن به شدت کاهش می‌باید (Ghorbani *et al.*, 2018a). از این‌رو بررسی روش‌های ایجاد مقاومت در این گیاه زراعی نسبت به شوری حائز اهمیت است.

بدین منظور برای شناخت مکانیسم‌های احتمالی تحمل به تنش شوری، اثرات همزیستی قارچ *Piriformospora indica* بر رشد، تبادل گازی، رنگیزه‌های فتوستتری و فلورسنس گیاه گوجه فرنگی (*Solanum lycopersicum* L.) تحت تنش شوری مورد بررسی قرار گرفت.

مواد و روش‌ها

این پژوهش در بهار ۱۳۹۴ در گلخانه پژوهشکده ژنتیک و زیست فناوری کشاورزی طبرستان، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری اجرا شد.

تکثیر و تولید مایه تلقیح قارچ

برای تهییه اسپور قارچ *Piriformospora indica* برای تلقیح ریشه گیاهچه‌های گوجه فرنگی، قارچ مذکور بر روی محیط کشت پیچیده جامد (Complex Medium) کشت و در انکوباتور با دمای ۲۶ درجه سانتیگراد به مدت ۴ هفته نگهداری شد تا بیشترین میزان اسپور تولید شود. بعد از جمع آوری اسپورهای قارچی از سطح محیط کشت، تعداد اسپور در سوپانسیون تلقیح قارچ با استفاده از لام نئوبار شمارش و در حدود $10^7 \times 5$ اسپور در هر میلی لیتر محلول حاوی توئین ۲۰ درصد تنظیم شد.

کشت گیاه و اعمال تیمار: این آزمایش بصورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با چهار تکرار انجام شد. فاکتورها شامل همزیستی دو سطح (همزیست شده و بدون همزیست) و تیمار شوری در چهار سطح (صفر، ۵۰، ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی مولار) بودند. به منظور فراهم نمودن گیاهچه جهت تلقیح، بذرهای گوجه فرنگی (*Lycopersicon esculentum* var. Super 2270) تهییه شده از شرکت اصلاح بذر مازنده بعد از ضدعفونی در ظرف‌های حاوی پیتماس و پرلیت استریل

سمیت یون‌ها به ویژه یون‌های سدیم و کلر و عدم تعادل یونی بین یون‌های سدیم، کلر، پتاسیم، نیترات و فسفات می‌باشد (Naidoo and Rughunanen, 1990). به طور کلی در شرایط شور قابلیت جذب عناصر غذایی در محلول خاک به دلیل غلظت زیاد یون‌های کلر و سدیم کاهش یافته و منجر به اختلال در امر تغذیه گیاهان می‌گردد (Gorham *et al.*, 1985). وجود قارچ‌های مایکوریزا در خاک‌های شور و ایجاد همزیستی با ریشه بسیاری از گیاهان در این شرایط نشان می‌دهد که احتمالاً برخی از این قارچ‌ها در برابر تنش شوری مقاوم بوده و در همزیستی گیاهان، از طریق بهبود رشد باعث افزایش تحمل آنها در برابر شوری می‌شوند (Al-Karaki, 2000; Yano-melo *et al.*, 2003).

یک نوع جدیدی از قارچ‌های اندوفیت ریشه به نام *Piriformospora indica* توسط Verma و همکاران (1998) معرفی شد. *P. indica* متعلق به بازیدیومایست‌ها و دارای خصوصیاتی مشابه قارچ‌های مایکوریزای آربوسکولار است (Varma *et al.*, 2001). در گزارشی Waller و همکاران (2005) نشان دادند همزیستی قارچ *P. indica* با افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانتی باعث افزایش تحمل گیاه جو به تنش شوری شده بود. گیاهان همزیست و غیرهمزیست با قارچ‌های مایکوریزا اغلب ویژگی‌های فتوستتری متفاوتی نشان می‌دهند. در آزمایش دیگری Wu و Xia (2006) نشان دادند که گیاه *Citrus tangeraine* همزیست شده با قارچ مایکوریزا دارای نسبت فتوستتر خالص (Pn)، هدایت روزنیه‌ای (gs) و نسبت تعرق (E) بالاتری نسبت به گیاهان غیرهمزیست تحت تنش خشکی دارند. این به خوبی اثبات شده است که غلظت کلروفیل مرتبط با نسبت فتوستتر است و خصوصیات فلورسنس کلروفیل نشان دهنده حالت دستگاه فتوستتری می‌باشد. بنابراین وجود اطلاعات کافی از محتوای کلروفیل، تبادل گازی و فلورسنس گیاهان همزیست با قارچ‌های مایکوریزا تحت تنش شوری، می‌تواند در شناخت مکانیسم‌های تحمل به تنش شوری اهمیت قابل توجه‌ای داشته باشد.

گیاه گوجه فرنگی از جمله محصولات کشاورزی است که حساس به شوری بوده و تحت این شرایط تنفس زا بازده

خشک ریشه و اندام هوایی بعد از خشک شدن در دمای ۷۵ درجه سانتیگراد به مدت ۴۸ ساعت ثبت شد. ارتفاع گیاه بعد از ۱۰ روز اعمال تنفس شوری اندازه‌گیری شدند.

$$RWC (\%) = \left[\frac{(FW-DW)}{(TM-DW)} \right] \times 100$$

پرولین و قندهای محلول: جهت اندازه گیری پرولین آزاد و قندهای محلول کل از عصاره الكلی برگ و ریشه استفاده شد. پرولین با قرائت جذب واکنش نین هیدرین در طول موج ۵۱۵ نانومتر طبق روش (Bates *et al.*, 1973) محاسبه شد. برای محاسبه قندهای محلول، ۰/۱ میلی لیتر عصاره الكلی به ۳ میلی لیتر آنترون تازه آماده شده (۰/۲۰۰ میلی گرم آنترون + ۱۰۰ میلی لیتر آسید سولفوریک (w:w)) اضافه شده و به مدت ۱۰ دقیقه در حمام آب گرم قرار گرفت و سپس میزان جذب نمونه در طول موج ۶۲۵ نانومتر قرائت گردید (Irigoyen *et al.*, 1992).

تبادل گازی، پتانسیل آب برگ و راندمان مصرف آب: صفت‌های نسبت فتوستتر خالص (P_n)، نسبت تعرق (E)، هدایت روزنای (gs) و غلظت دی اکسید کربن زیر روزنیه (Ci) با دستگاه پرتاپل سنجش فلورسانس و تبادلات گازی (WALZ, Germany) GFS-3000-FL با استفاده از دستگاه بمب فشار مدل laboratory plant water status console, Santa Barbara, USA اندازه گیری شد. راندمان مصرف آب طبق فرمول زیر محاسبه شد:

$$P_n/E = (WUE)$$

فلورسانس کلروفیل: پارامترهای فلورسانس کلروفیل از آخرین برگ توسعه یافته با استفاده از دستگاه فلورو مترا (PAM 2500-Walz, Germany) صورت گرفت. بدین منظور، برگ‌ها با استفاده از گیرهای مخصوص برگ (Walz 2030-B, Walz) به مدت ۳۰ دقیقه در تاریکی قرار گرفتند. فلورسانس حداقل (F_0) با همه مراکز واکنشی باز فتوسیستم ۲، توسط نور مدوله شده ای با شدت پایین ($0.1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) و فلورسانس حداقل (Fm) با تابش پالس اشباع نوری ($8000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) به مدت یک ثانیه در برگ‌های سازگار به تاریکی تعیین شد. در مرحله بعد نور مرئی سفید رنگ ($685 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) به صورت متوالی به برگ تابانیده شد و بعد از آن میزان

خشک شدند. بعد از ۱۰ روز، گیاهچه‌های یک اندازه برای تلقیح انتخاب و در سوسپانسیون ایجاد شده از اسپور قارچ *P. indica* قرار داده و با دستگاه شیکر به مدت ۶ ساعت شیک شد. نمونه شاهد (بدون تلقیح) در آب مقطر حاوی تؤین ۲۰ به مدت ۶ ساعت شیک شد. سپس گیاهچه‌ها (دو گیاهچه در یک گلدان) به گلدان‌های حاوی ماسه منتقل و در گلخانه با دمای روز/ شب ۲۰/۲۸ درجه سانتیگراد، رطوبت نسبی ۵۵ تا ۶۵ درصد، مدت روشنایی ۱۴ ساعت و شدت نور ۴۰۰ وات بر متر مربع نگهداری شدند. گلدان‌ها هر روز با آب مقطر و هفت‌های یک بار با محلول ۱/۲ هوگلندر آبیاری شدند. چهار هفته بعد از تلقیح گیاهچه‌ها و تایید همزیستی با رنگ آمیزی (Vierheilig *et al.*, 1998)، تیمار شوری در ۴ سطح (صفر، ۵۰، ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی مولار) به مدت ۱۰ روز اعمال شد و صفت‌های مورد نظر اندازه گیری شدند.

رنگیزه‌های فتوستتری، رطوبت نسبی و صفات مورفولوژی: غلظت رنگیزه‌های کلروفیل a و b و کاروتینوئید طبق روش Lichtenthaler و Wellburn (1983) محاسبه شدند. در این راستا از برگ مربوط به گیاهان هر گروه تیمار به میزان ۰/۲۵ گرم در هاون چینی ریخته شده و با اضافه کردن ۳۰ میلی لیتر استن خالص نمونه‌ها هموژنیزه گردید. بعد از اضافه کردن دوباره استن و رقیق سازی محلول هموژنیزه تا ۵۰ سی سی، میزان جذب نوری نمونه‌ها با استفاده از دستگاه اسپکتروفوتومتر در طول موجهای ۶۶۲، ۶۴۵ و ۴۷۰ نانومتر اندازه گیری شد. میزان کلروفیل a و b و کاروتینوئیدها با استفاده از روابط مشخص تعیین گردید. برای تعیین محتوای نسبی آب برگ (RWC) از جوانترین برگ بالغ در هر گیاه تعداد ۵ دیسک برگی تهیه و برای تعیین وزن تر نمونه‌ها، بلا فاصله وزن شدند (FW)، سپس تمامی نمونه‌ها به مدت ۲۴ ساعت در دمای اتاق و در تاریکی در آب مقطر غوطه‌ور گردیده و وزن اشباع آنها اندازه گیری شد (TM). بعد از آن نمونه‌ها به مدت ۴۸ ساعت در دمای ۷۵ درجه سانتیگراد در آون خشک شدند و وزن خشک آنها تعیین گردید (DW). با استفاده از رابطه‌های زیر، میزان RWC محاسبه شد (Schonfeld *et al.*, 1988).

روی صفات وزن خشک اندام هوایی در سطح ۵ درصد معنی داری بوده است. نتایج مقایسه میانگین نشان داد افزایش تنش شوری باعث کاهش معنی داری در هر سه صفت ارتفاع، وزن خشک اندام هوایی و ریشه هر دو تیمار گیاهان غیرهمزیست و همزیست داشته که بیشترین کاهش در این صفت‌ها تحت شوری ۱۵۰ میلی‌مولار در گیاهان غیرهمزیست به ترتیب با ۲۲/۶۵، ۵۶/۳۷ و ۵۶/۵۴ درصد کاهش معنی دار در سطح احتمال ۵ درصد نسبت به گیاه شاهد (بدون شوری و همزیستی) مشاهده شد اما کاهش در گیاهان همزیست نسبت به گیاهان غیرهمزیست به مراتب کمتر بوده بطوریکه میزان این کاهش معنی دار در گیاهان همزیست نسبت به گیاهان شاهد در صفت‌های ارتفاع، وزن خشک اندام هوایی و ریشه تحت شوری ۱۵۰ میلی‌مولار به ترتیب ۵/۴۶، ۲۶/۸۱ و ۲۶/۹۴ درصد بود (جدول ۱ و ۲).

تجزیه واریانس رنگیزه‌های فتوستنتزی نشان داد تیمار شوری و همزیستی بر روی کلروفیل a، b و کاروتونوئید در سطح یک درصد تأثیر معنی داری داشته و اثر مقابل شوری و همزیستی بر روی کلروفیل a در سطح یک درصد، بر روی کلروفیل b و کاروتونوئید در سطح ۵ درصد اثر معنی داری داشته است. بررسی مقایسه‌ای میانگین‌ها نشان داد میزان کاهش کلروفیل a در گیاهان غیرهمزیست در شوری ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌مولار در مقایسه با شاهد به ترتیب ۱۹/۸۲ و ۳۸/۲۸ درصد بوده است. این در حالی است که در گیاهان همزیست در شرایط شوری ۵۰ و ۱۰۰ میلی‌مولار به ترتیب ۳۴/۱۶ و ۶/۷۳ درصد افزایش معنی دار در سطح احتمال ۵ درصد مشاهده شد. اما در تیمار ۱۵۰ میلی‌مولار این روند با کاهش معنی دار ۱۴/۰۹ درصدی نسبت به شاهد بدون همزیست همراه بود. میزان کلروفیل b در هر دو گیاه همزیست و بدون همزیست با افزایش تنش شوری کاهش یافته بود که میزان کاهش در گیاهان همزیست به مراتب کمتر از گیاهان غیر همزیست بود و بیشترین میزان کاهش کلروفیل b در مقایسه با شاهد، در شوری ۱۵۰ میلی‌مولار و در گیاهان بدون همزیست و همزیست به ترتیب به میزان ۶۵/۲۳ و ۲۹/۶۱ درصد مشاهده شد. نتایج حاصل از مقایسه میانگین میزان کاروتونوئید نشان داد با افزایش

فلورسانس پایدار (F_s) ثبت و مجدداً پالس اشباع نوری ($8000 \text{ s}^{-1} \mu\text{mol m}^{-2}$) اعمال و میزان فلوسانس حداقل (F_m') در برگ‌های سازگار به روشنایی تعیین شد. سپس پرتو نوری مرئی قطع و با تابش نور قرمز دور فلوسانس حداقل در مرحله روشنایی (F_0') ثبت گردید. فرکانس نوری برای اندازه گیری F_0 و F_0' ۶۰۰ هرتز و برای F_m و F_m' ۲۰ کیلوهرتز بود. با استفاده از پارامترهای تعیین شده در برگ‌های سازگار به تاریکی و روشنایی، پارامترهای دیگر فلورسنس با استفاده از معادلات زیر محاسبه شدند:

$$\text{NPQ} = (F_m - F_m')/F' \quad (1)$$

$$qp = (F'_m - F_s)/(F'_m - F'_0) \quad (2)$$

$$\Phi_{PSII} = \Delta F'/F'_m = (F'_m - F_s)/F'_m \quad (3)$$

$$\Phi_{exc} = F'_s/F'_m = (F'_m - F'_0)/F'_m \quad (4)$$

وابستگی مایکوریزایی و شاخص تحمل به تنش شوری: وابستگی مایکوریزایی به روش Gedemann (1975) و شاخص تحمل به تنش شوری به روش Hatimi (1999) طبق فرمول های زیر محاسبه شدند:

$$\begin{aligned} & \frac{\text{وزن خشک گیاه همزیست در تنش}}{\text{شوری}} \\ & \times 100 \\ & \frac{\text{وابستگی}}{\text{مایکوریزایی}} \quad \frac{\text{وزن خشک گیاه بدون همزیست در تنش}}{\text{شوری}} \\ & \quad \times 100 \\ & \frac{\text{وزن خشک گیاه در تنش شوری}}{\text{وزن خشک گیاه بدون تنش شوری}} \\ & \quad \times 100 \end{aligned}$$

تجزیه واریانس داده‌ها با استفاده از نرم افزار SAS و آزمون مقایسه میانگین توسط آزمون حداقل تفاوت معنی دار (LSD) در سطح پنج درصد انجام شد و رسم نمودارها با Excel صورت گرفت.

نتایج

صفات مورفولوژی و رنگیزه‌های فتوستنتزی: نتایج حاصل از تجزیه واریانس نشان داد تیمار همزیستی و شوری بر روی صفات ارتفاع گیاه، وزن خشک اندام هوایی و ریشه اثر معنی داری داشته است و اثر مقابل همزیستی و شوری بر

جدول ۱- تجزیه واریانس تأثیر همزیستی، شوری و اثر متقابل آنها بر صفات مورفولوژی و رنگیزه‌های فتوسترزی

همزیستی	شوری	همزیستی * شوری	خطا	df	ارتفاع گیاه	وزن خشک اندام هوایی	کلروفیل a	کلروفیل b	کاروتینوئید
۰/۰۲۴**	۰/۰۲۴**	۰/۳۹**	۰/۰۸۷**	۱۱/۲**	۷۶/۳**	۱			
۰/۰۲۸**	۰/۰۲۳**	۰/۱۸۹**	۰/۰۷۹**	۸/۵**	۲۸*	۳			
۰/۰۰۰۱*	۰/۰۰۰۳۵*	۰/۰۰۶۶**	۰/۰۰۱ns	۰/۲۷*	۰/۵۵ns	۳			
۰/۰۰۰۰۲۳	۰/۰۰۰۰۹۸	۰/۰۰۰۳۷۶	۰/۰۰۰۴۸	۰/۰۵۲۷	۰/۳۹۷۵				

* و ** به ترتیب معنی داری در سطح ۵ و ۱ درصد، ns غیرمعنی دار

جدول ۲- اثر متقابل شوری و همزیستی بر روی صفات مورفولوژی و رنگیزه‌های فتوسترزی گیاه گوجه فرنگی

همزیستی	شوری	ارتفاع گیاه	وزن خشک اندام هوایی	کلروفیل a	کلروفیل b	کاروتینوئید	(میلی گرم بر گرم وزن تر)
بدون همزیست	۰	۱۹/۶ ^c	۲/۳۸۲ ^b	۰/۴۹۷ ^b	۰/۸۰۲ ^d	۰/۲۳۳ ^b	۰/۲۲۴ ^e
همزیست		۲۲/۷۳ ^{ab}	۵/۱۵۶ ^a	۰/۶۰۷ ^a	۱/۱۴۴ ^a	۰/۲۸۴ ^a	۰/۲۷۹ ^d
		(+۱۵/۹۷)	(+۵۲/۴۱)	(+۲۲/۱۳)	(+۴۲/۶۴)	(+۲۱/۸۹)	(+۲۴/۵۵)
بدون همزیست	۵۰	۱۹/۴۳ ^c	۳/۳۶۶ ^b	۰/۴۷۴ ^b	۰/۸۰۴ ^d	۰/۲۰۹ ^{bc}	۰/۲۳۵ ^e
همزیست		(-۰/۸۷)	(-۱/۳۹)	(-۴/۶۳)	(+۰/۲۵)	(-۱۰/۳)	(+۴/۹۱)
		(+۲۱/۹۴)	(+۴۹/۴۵)	(+۱۵/۰۹)	(+۳۴/۱۶)	(+۱۷/۵۹)	(+۲۹/۰۱)
بدون همزیست	۱۰۰	۱۸/۲۳ ^c	۱/۹۴۳ ^{de}	۰/۳۶ ^c	۰/۶۴۳ ^e	۰/۱۵۳ ^d	۰/۳۰۹ ^c
همزیست		(-۶/۹۹)	(-۴۲/۵۶)	(-۲۷/۵۶)	(-۱۹/۸۲)	(-۳۴/۳۳)	(+۳۷/۹۴)
		۲۱/۵۳ ^b	۲/۹۵ ^{bc}	۰/۴۷ ^b	۰/۸۵۶ ^c	۰/۲۰۴ ^c	۰/۳۸ ^b
همزیست	۱۵۰	(+۹/۸۵)	(-۱۲/۸)	(-۶/۰۶)	(+۶/۷۳)	(-۱۲/۴۴)	(+۶۹/۶۴)
بدون همزیست		۱۵/۱۶ ^d	۱/۴۷۶ ^e	۰/۲۱۶ ^d	۰/۴۹۵ ^f	۰/۰۸۱ ^e	۰/۳۷ ^b
		(-۲۲/۶۵)	(-۵۶/۳۷)	(-۵۶/۵۴)	(-۳۸/۲۸)	(-۶۵/۲۳)	(+۶۵/۱۸)
همزیست		۱۸/۵۳ ^c	۲/۴۷۶ ^{cd}	۰/۳۸۳ ^c	۰/۶۸۹ ^e	۰/۱۶۴ ^d	۰/۴۲۳ ^a
		(-۵/۴۶)	(-۲۶/۸۱)	(-۲۲/۹۴)	(-۱۴/۰۹)	(-۲۹/۶۱)	(+۸۸/۸۴)

برای هر پارامتر در هر ستون، میانگین‌های دارای حروف مشترک براساس آزمون LSD در سطح ۵ درصد تفاوت معنی داری با یکدیگر ندارند. اعداد داخل پرانتز بیانگر درصد افزایش (+) و کاهش (-) نسبت به شاهد است.

شوری در هر دو گیاهان همزیست و بدون همزیست افزایش یافت اما میزان افزایش در گیاهان همزیست نسبت به گیاهان بدون همزیست کمتر بود (شکل ۱A). میزان پرولین در ریشه گیاهان همزیست و بدون همزیست نیز با تنش شوری افزایش پیدا کرد اما برخلاف اندام هوایی، ریشه گیاهان همزیست دارای پرولین بیشتری نسبت به گیاهان بدون همزیست در تمام سطوح شوری بود (شکل ۱B). میزان قندهای محلول اندام هوایی در هر دو تیمار همزیست و بدون همزیست با افزایش

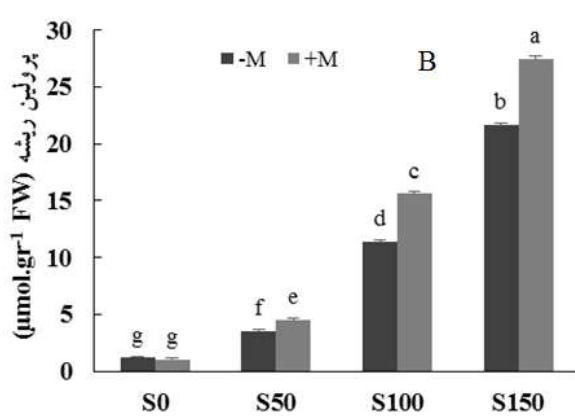
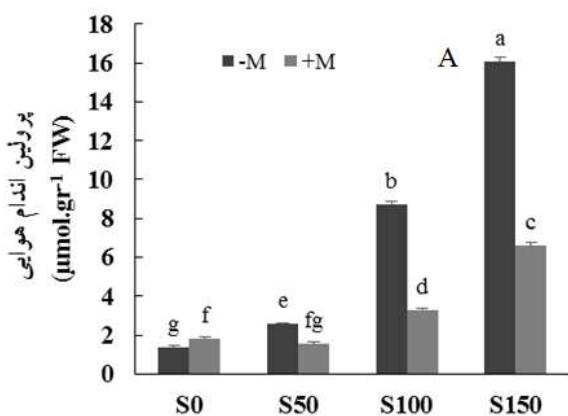
تنش شوری میزان این رنگیزه در شرایط همزیستی و بدون همزیستی بطور معنی دار افزایش یافت که بیشترین میزان افزایش (۸۸/۸۴ درصد) در شوری ۱۵۰ میلی مولار و در گیاهان همزیست مشاهده شد (جدول ۱ و ۲).

پرولین و قندهای محلول: نتایج تجزیه واریانس نشان داد شوری، همزیستی و اثر متقابل آنها بر روی صفات پرولین و قندهای محلول ریشه و اندام هوایی در سطح ۱ درصد معنی دار بوده است (جدول ۳). میزان پرولین در اندام هوایی با افزایش

جدول ۳- تجزیه واریانس تاثیر همزیستی، شوری و اثر متقابل آنها بر محتوای پرولین و قندهای محلول اندام هوایی و ریشه

	پرولین ریشه	قندهای محلول اندام هوایی	پرولین اندام هوایی	df	
۱۸/۷**	۲۶۶/۶**	۴۳/۸**	۸۹/۶**	۱	همزیستی
۳۲۱/۱**	۳۶۱/۲**	۶۷۰/۷**	۱۲۲**	۳	شوری
۷/۳**	۳۷/۱**	۱۱/۵**	۳۰/۲**	۳	همزیستی * شوری
۰/۲۰۹	۰/۰۸۷۵	۰/۰۳۷۵	۰/۰۱۸۶		خطا

* و ** به ترتیب معنی داری در سطح ۵ و ۱ درصد، ns غیرمعنی دار



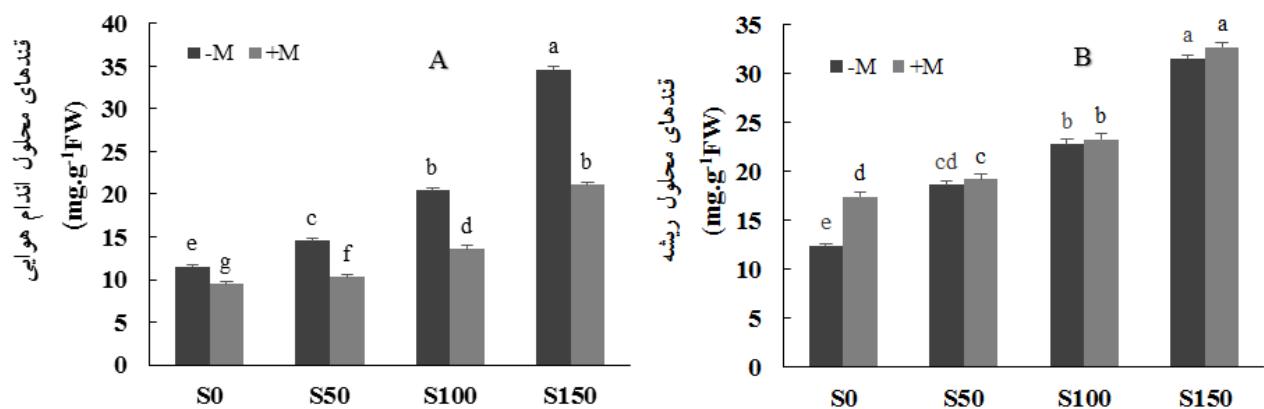
شکل ۱- تاثیر همزیستی قارچ *P. indica* (—M: بدون تلقیح و +M: تلقیح شده) بر میزان پرولین اندام هوایی (A) و ریشه (B) گیاه گوجه فرنگی تحت سطوح مختلف شوری (S0، ۵۰، ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی مولار NaCl). میانگین های دارای حروف مشترک براساس آزمون LSD در سطح ۵ درصد تفاوت معنی داری با یکدیگر ندارند.

داری در میزان وابستگی مایکوریزایی ایجاد نشده بود اما در سطح ۱۵۰ میلی مولار، با افزایش معنی داری نسبت به تیمار بدون شوری داشته است که نشان از افزایش وابستگی گیاه به همزیستی با قارچ *P. indica* در این سطح از شوری می باشد (شکل ۳A). بررسی شاخص تحمل به تنفس شوری نشان داد با افزایش شوری شاخص تحمل در هر دو گیاه همزیست و بدون همزیست کاهش یافته بود اما تفاوت معنی داری بین این دو تیمار تحت شوری ۵۰ و ۱۰۰ میلی مولار وجود نداشت اما در شرایط شوری ۱۵۰ میلی مولار میزان تحمل به شوری در گیاهان همزیست به میزان ۱۷ درصد بیشتر از گیاهان بدون همزیست بود (شکل ۴B).

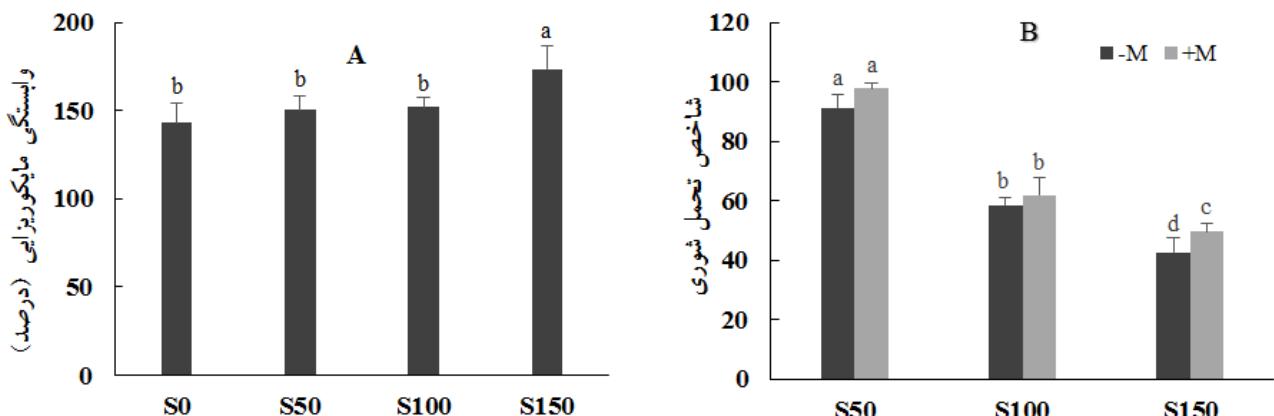
تبادل گازی، راندمان مصرف آب، پتانسیل آب برگ و رطوبت نسبی: نسبت تبادلات گازی فاکتور مهمی می باشد که بر روی رشد گیاه تحت شرایط مختلف محیطی تأثیر می گذارد.

تنفس شوری در مقایسه با شاهد مربوطه افزایش یافت بطوریکه میزان افزایش در گیاهان بدون همزیست در سطوح شوری ۵۰، ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی مولار به ترتیب ۲۶، ۷۷ و ۲۰۰ درصد و در گیاهان همزیست به ترتیب ۸، ۴۳ و ۱۲۲ درصد بود (شکل ۲A). تحت تیمار بدون شوری، همزیستی گیاه باعث افزایش معنی داری (۴۰ درصد) در میزان قندهای محلول ریشه نسبت به گیاهان بدون همزیست شد و با افزایش شوری میزان قندهای محلول ریشه هر دو گیاه همزیست و بدون همزیست افزایش معنی داری یافت اما تفاوت معنی داری بین گیاهان همزیست و بدون همزیست در سطوح شوری یکسان وجود نداشت (شکل ۲B).

وابستگی مایکوریزایی و شاخص تحمل به تنفس شوری: نتایج حاصل از مقایسه میانگین وابستگی مایکوریزایی نشان داد با افزایش شوری در سطوح ۵۰ و ۱۰۰ میلی مولار تغییر معنی



شکل ۲- تأثیر همزیستی قارچ *P. indica* (+: تلقیح شده و -M: بدون تلقیح) بر میزان قندهای محلول اندام هوایی (A) و ریشه (B) گیاه گوجه فرنگی تحت سطوح مختلف شوری (S0: ۰، S50: ۵۰، S100: ۱۰۰ و S150: ۱۵۰ میلی مولار NaCl). میانگین‌های دارای حروف مشترک براساس آزمون LSD در سطح ۵ درصد تفاوت معنی‌داری با یکدیگر ندارند.

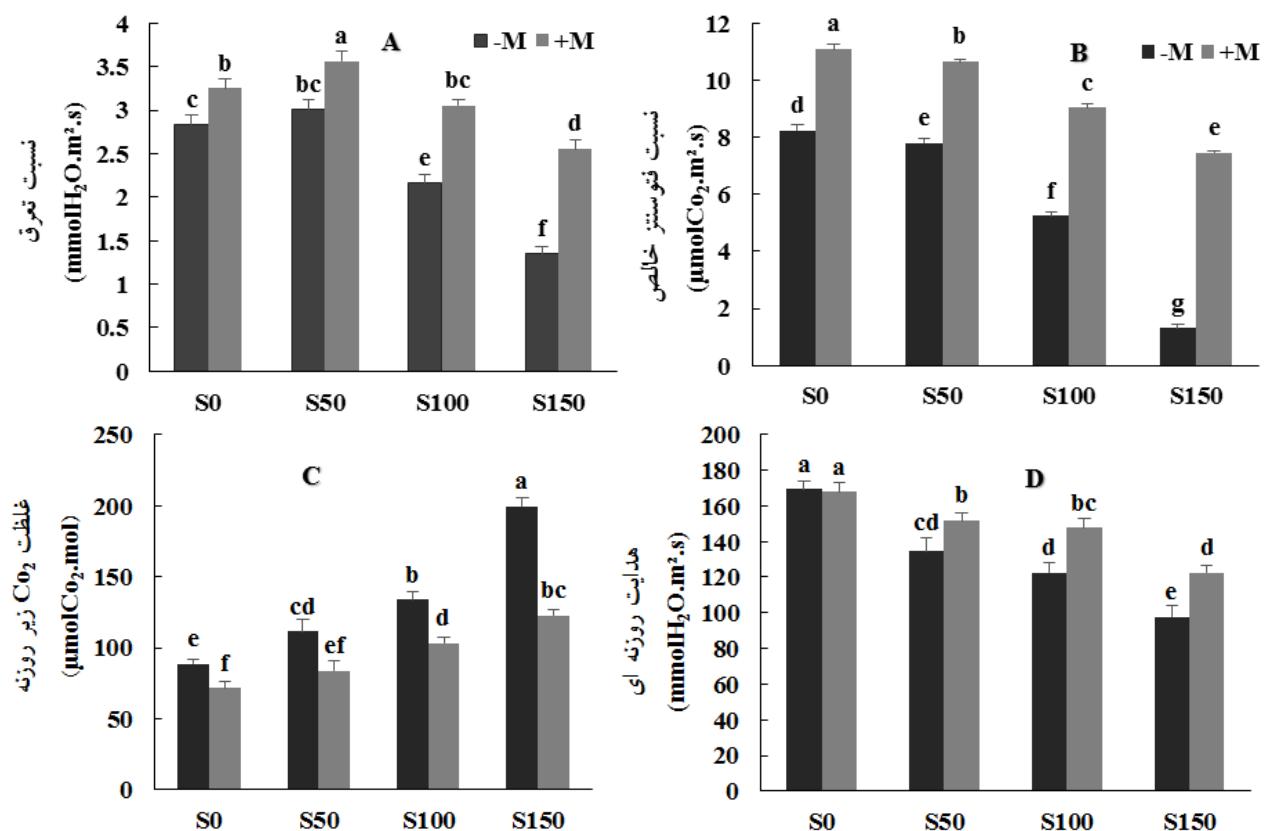


شکل ۳- وابستگی مایکوریزایی و شاخص تحمل به شوری گیاه گوجه فرنگی همزیست و بدون همزیست به قارچ پریفوموسپورا ایندیکا (S0: ۰، S50: ۵۰، S100: ۱۰۰ و S150: ۱۵۰ میلی مولار NaCl). میانگین‌های دارای حروف مشترک براساس آزمون LSD در سطح ۵ درصد تفاوت معنی‌داری با یکدیگر ندارند.

با افزایش شوری میزان این صفات در هر دو گیاه همزیست و بدون همزیست کاهش یافت که میزان کاهش در گیاهان همزیست به مراتب کمتر از گیاهان بدون همزیست می‌باشد بطوریکه در تمام سطوح شوری میزان این صفات در گیاهان همزیست بیشتر از گیاهان بدون همزیست در تیمار مشابه بود (شکل B، ۴B). غلظت دی اکسید کربن زیر روزنہ در هر دو گیاه همزیست و بدون همزیست با افزایش شوری افزایش معنی داری یافت که در گیاهان همزیست میزان افزایش به مراتب کمتر از گیاهان بدون همزیست بود (شکل C، ۴C).

تجزیه واریانس صفات پتانسیل آب، رطوبت نسبی و

نتایج تجزیه واریانس نشان داد تیمار شوری و همزیستی و اثر متقابل آنها بر روی صفات نسبت تعرق، فتوستتر خالص، غلظت دی اکسید کربن زیر روزنہ و هدایت روزنہ‌ای در سطح یک درصد تأثیر معنی‌داری داشته است (جدول ۴). مقایسه میانگین نشان داد نسبت تعرق با افزایش تیمار شوری به ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی مولار در هر دو تیمار گیاهان همزیست و بدون همزیست کاهش معنی‌داری یافته بود اما در تمام سطوح شوری نسبت تعرق در گیاهان همزیست به مراتب بیشتر از گیاهان بدون همزیست در سطوح شوری مشابه بود (شکل A، ۴A). مقایسه میانگین فتوستتر خالص و هدایت روزنہ‌ای نشان داد که



شکل ۴- تاثیر همزیستی قارچ *P. indica* (M: تلقیح شده و -M: بدون تلقیح) بر تبادلات گازی گیاه گوجه فرنگی در سطوح مختلف شوری (S0، ۵۰، ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی مولار NaCl). میانگین‌های دارای حروف مشترک براساس آزمون LSD در سطح ۵ درصد تفاوت معنی‌داری با یکدیگر ندارند.

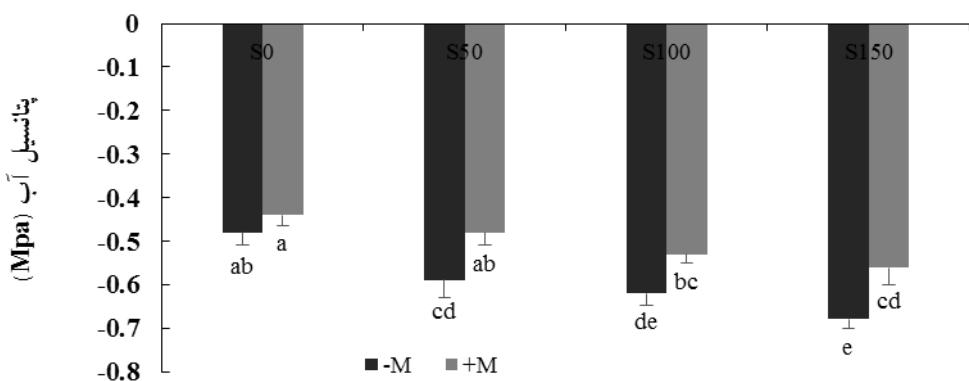
جدول ۴- تجزیه واریانس اثر همزیستی، شوری و اثر متقابل آنها بر صفات تبادلات گازی، رطوبت نسبی و پتانسیل آب برگ

راندمان مصرف آب (WUE) (Ci)	غلظت CO ₂ زیر روزنه (Ci)	نسبت فتوستز خالص (Pn)	نسبت تعرق (E)	هدایت روزنه‌ای (gs)	رطوبت نسبی (RWC)	پتانسیل آب برگ (Ψw)	df	
۴/۲۵**	۸۶۹۰**	۹۱/۵**	۳/۵۵**	۱۶۱۷**	۶۱۷**	۰/۰۵**	۱	همزیستی
۱/۰۶**	۷۳۲۸**	۳۵**	۲/۰۵**	۳۴۶۹**	۹۴۲**	۰/۰۳**	۳	شوری
۰/۸۳**	۱۰۴۱**	۳/۶۴**	۰/۰۱۸**	۲۴۰**	۱۲۲**	۰/۰۰۲ns	۳	همزیستی * شوری
۰/۰۱۰۶۶	۳۰/۸۳	۰/۰۱۹۶۲	۰/۰۱۰۴۹	۳۰/۵۸	۷۴۰۱۳	۰/۰۰۰۹		خطا

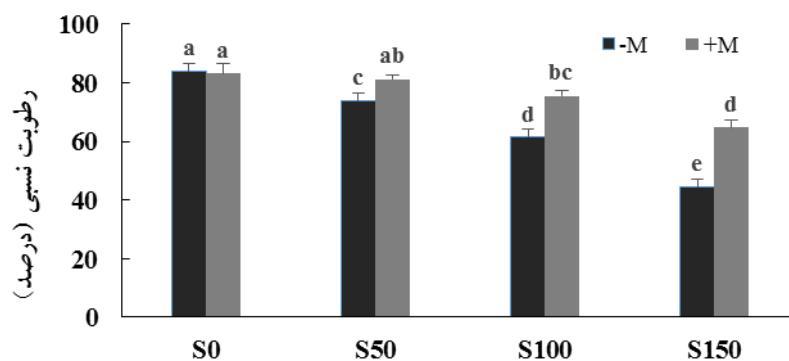
* و ** به ترتیب معنی‌داری در سطح ۵ و ۱ درصد، ns غیرمعنی‌دار

(جدول ۴). مقایسه میانگین این صفات نشان داد با افزایش تنش شوری میزان این صفات در هر دو گیاه همزیست و بدون همزیست با کاهش معنی‌داری نسبت به گیاه شاهد همراه بود و این کاهش در گیاهان همزیست به مراتب کمتر از گیاهان بدون

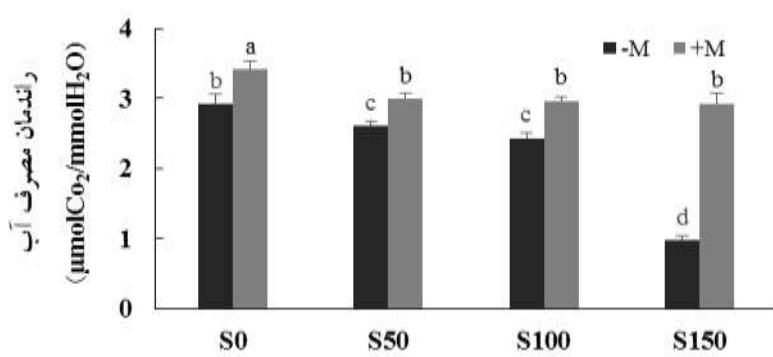
راندمان مصرف آب نشان داد که اثر شوری و همزیست بر روی این صفات در سطح ۱ درصد معنی‌دار بوده است و اثر متقابل شوری و همزیستی بر روی صفات رطوبت نسبی و راندمان مصرف آب در سطح یک درصد معنی‌داری بوده است



شکل ۵- تأثیر همزیستی قارچ *P. indica* (+: تلقیح شده و -: بدون تلقیح) بر پتانسیل آب برگ گیاه گوجه فرنگی در سطوح مختلف شوری (S0، ۵۰، ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی مولار NaCl). میانگین‌های دارای حروف مشترک براساس آزمون LSD در سطح ۵ درصد تفاوت معنی‌داری با یکدیگر ندارند.



شکل ۶- تأثیر همزیستی قارچ *P. indica* (+: تلقیح شده و -: بدون تلقیح) بر رطوبت نسبی آب برگ گیاه گوجه فرنگی در سطوح مختلف شوری (S0، ۵۰، ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی مولار NaCl). میانگین‌های دارای حروف مشترک براساس آزمون LSD در سطح ۵ درصد تفاوت معنی‌داری با یکدیگر ندارند.



شکل ۷- تأثیر همزیستی قارچ *P. indica* (+: تلقیح شده و -: بدون تلقیح) بر راندمان مصرف آب برگ گیاه گوجه فرنگی در سطوح مختلف شوری (S0، ۵۰، ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی مولار NaCl). میانگین‌های دارای حروف مشترک براساس آزمون LSD در سطح ۵ درصد تفاوت معنی‌داری با یکدیگر ندارند.

هزیست بود (شکل ۶ و ۷).

ارزیابی تأثیر استرس‌های محیطی بر دستگاه فتوستنتزی بدون تخریب بافت گیاهی می‌باشد. نتایج تجزیه واریانس نشان داد

فلورسنس کلروفیل: فلورسنس کلروفیل یک ابزار مفید برای

جدول ۵- تجزیه واریانس تاثیر همزیستی، شوری و اثر متقابل آنها بر پارامترهای فلورسنس

فتوشیمیایی	شیمیایی	خاموشی فتو	فتوشیمیایی فتوسیستم ۲	عملکرد کوانتمومی موثر	ضریب	خاموشی غیر	حداکثر کارایی	کوانتمومی	df	فتوسیستم ۲
۰/۱۹**	۰/۰۰۰۲**	۰/۰۰۰۵**	۰/۰۰۲۵**	۰/۰۰۰۲**	۰/۰۰۰۲**	۰/۰۰۰۲**	۱	همزیستی		
۰/۷۴**	۰/۰۰۰۹**	۰/۰۰۷۸**	۰/۰۰۸۴**	۰/۰۰۰۵**	۰/۰۰۰۵**	۰/۰۰۰۵**	۳	شوری		
۰/۰۲**	۰/۰۰۰۴**	۰/۰۰۰۴**	۰/۰۰۰۴**	۰/۰۰۰۱**	۰/۰۰۰۱**	۰/۰۰۰۱**	۳	همزیستی * شوری		
۰/۰۰۱۸	۰/۰۰۰۰۴۷	۰/۰۰۰۰۸۳	۰/۰۰۰۰۴۷	۰/۰۰۰۰۱۳	۰/۰۰۰۰۱۳	۰/۰۰۰۰۱۳	۱	خطا		

* و ** به ترتیب معنی داری در سطح ۵ و ۱ درصد، ns غیرمعنی دار

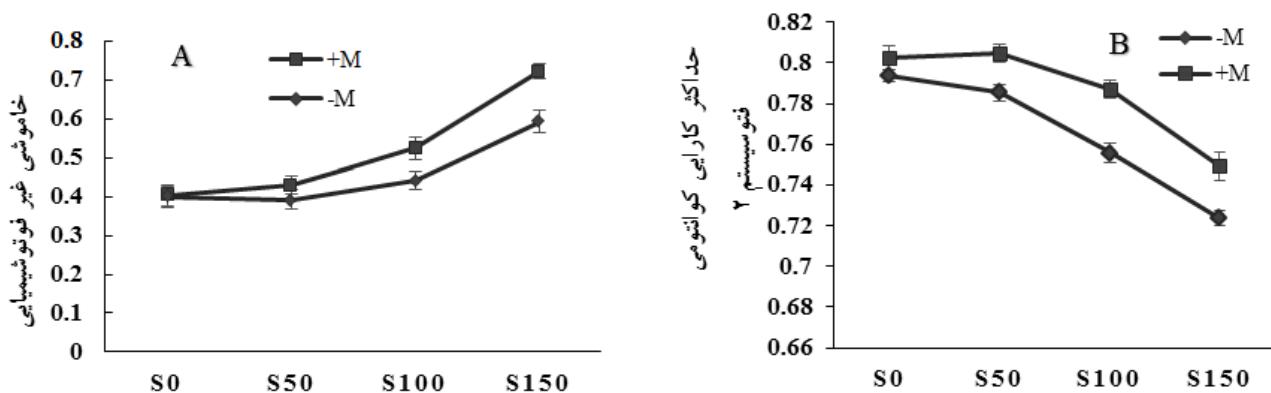
گیاهان همزیست با قارچ پیریفورموسپورا ایندیکا تحت تمام سطوح شوری دارای ارتفاع و زیست توده بیشتری نسبت به گیاهان بدون همزیست بودند که مطابق نتایج بدست آمده بر روی گیاه جو توسط Mohammad و همکاران (۲۰۰۳) و گیاه ذرت توسط Feng و همکاران (۲۰۰۲) و Sheng و همکاران (۲۰۰۸) می باشد. مطالعات انجام شده توسط Kadian و همکاران (۲۰۱۳) نشان داد نقش مثبت همزیست قارچ بر تحمل گیاه تحت تنش شوری می تواند با خاطر فراهمی کافی عناصر غذایی بخصوص فسفر و انرژی برای مقابله با سمتی شوری با کمک قارچ همزیست باشد. با فرایش شوری مشاهده شد وابستگی گیاه به قارچ همزیست افزایش می یابد که افزایش وابستگی مایکوریزایی تحت تنش شوری توسط Rabie و Almadini (۲۰۰۵) گزارش شده بود. در محیط سور، گیاهان همزیست با قارچ به دلیل بھبود جذب مواد غذایی بویژه فسفر و یا تنظیم پتانسیل اسمزی آنها تحمل بیشتری نسبت به تنش شوری نشان می دهند. بر همین اساس در محیط سور وابستگی میکوریزایی گیاهان افزایش می یابد (Rabie and Almadini, 2005). بنابراین در شرایط تنش شوری، گیاهان همزیست شده با قارچ دارای وزن خشک، شاخص تحمل و یا مقاومت بیشتری در مقایسه با گیاهان غیر همزیست می باشند.

محتوای کلروفیل برگ یک فاکتور فیزیولوژیکی مهم می باشد که نشان دهنده میزان فتوستتر در گیاهان می باشد مطالعات قبلی نشان دادند افزایش تنش شوری باعث کاهش محتوای کلروفیل می شود که میزان کاهش به تحمل گیاه به

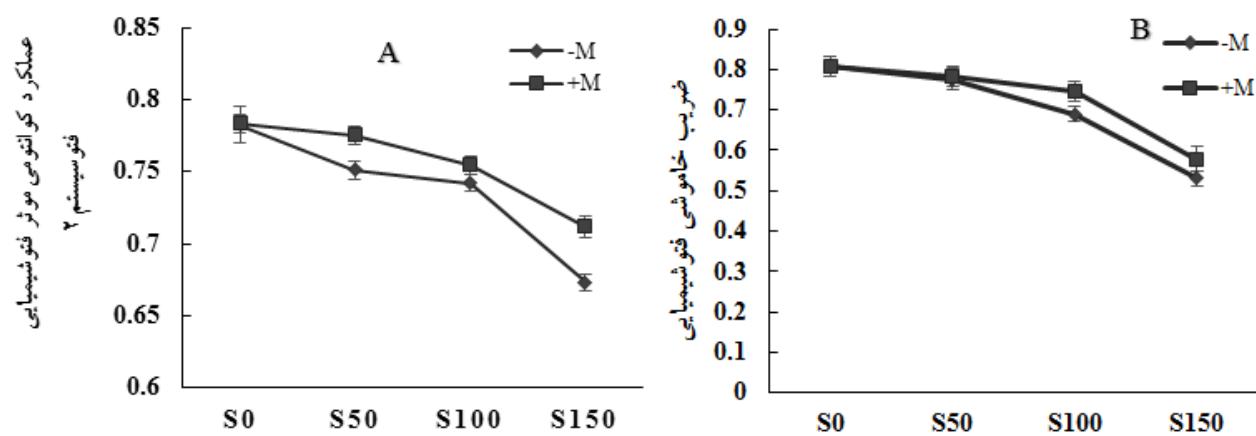
شوری، همزیستی و اثر متقابل آنها بر روی صفات فلورسنس کلروفیل شامل حداکثر کارایی کوانتمومی PSII، خاموشی غیر فتوشیمیایی (NPQ)، ضریب خاموشی فتوشیمیایی (qp)، عملکرد کوانتمومی موثر فتوشیمیایی (F_v/F_m) PSII و عملکرد کوانتمومی موثر تبدیل انرژی فتوشیمیایی $(\Delta F'/F'_m)$ PSII در سطح ۵ درصد معنی دار بوده است (جدول ۵). مقایسه میانگین نشان داد اختلاف معنی داری بین پارامترهای فلورسنس بین گیاهان همزیست و بدون همزیست تحت تیمار بدون شوری وجود ندارد اما با افزایش شوری، در هر دو گیاه همزیست و بدون همزیست، پارامترهای حداکثر کارایی کوانتمومی فتوسیستم ۲، خاموشی غیر فتوشیمیایی، عملکرد کوانتمومی موثر فتوشیمیایی فتوسیستم ۲ و عملکرد کوانتمومی موثر تبدیل انرژی فتوشیمیایی PSII کاهش معنی داری یافته بود و این کاهش در گیاهان همزیست نسبت به گیاهان بدون همزیست کمتر بود (شکل ۹ و ۱۰). همچنین، خاموشی غیر فتوشیمیایی با افزایش شوری در هر دو گیاه همزیست و بدون همزیست با افزایش همراه بود و این افزایش در گیاهان همزیست بیشتر از گیاهان بدون همزیست بود که خاموشی غیر فتوشیمیایی گیاهان همزیست در تمام سطوح شوری مشابه، نسبت به گیاهان بدون همزیست بیشتر می باشد (شکل A8).

بحث

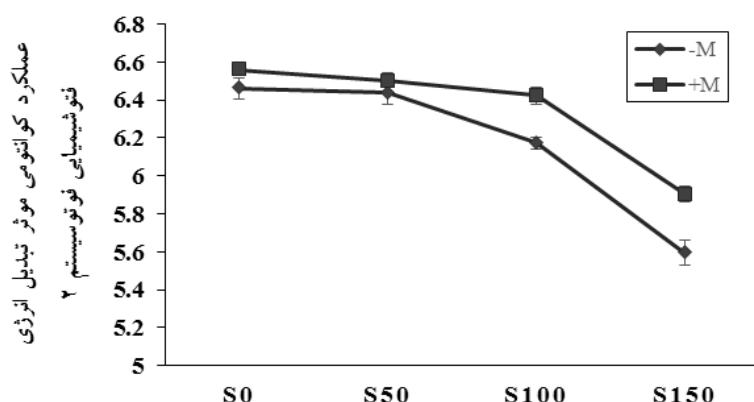
همزیستی قارچ یک عامل مهمی در کمک به گیاهان تحت شرایط نامناسب محیطی می باشد. نتایج این پژوهش نشان داد



شکل ۸- تأثیر همزیستی قارچ *P. indica* (+M: تلقیح شده و -M: بدون تلقیح) بر خاموشی غیرفتوشیمیایی (A) و حداقل کارایی کوانتمی فتوسیستم ۲ (B) گیاه گوجه فرنگی تحت سطوح شوری (S0: ۰، S50: ۵۰، S100: ۱۰۰ و S150: ۱۵۰ میلی مولار NaCl).



شکل ۹- تأثیر همزیستی *P. indica* (+M: تلقیح شده و -M: بدون تلقیح) بر عملکرد کوانتمی موثر فتوشیمیایی فتوسیستم ۲ (A) و ضریب خاموشی فتوشیمیایی (B) گیاه گوجه فرنگی در سطوح مختلف شوری (S0: ۰، S50: ۵۰، S100: ۱۰۰ و S150: ۱۵۰ میلی مولار NaCl).



شکل ۱۰- تأثیر همزیستی *P. indica* (+M: تلقیح شده و -M: بدون تلقیح) بر عملکرد کوانتمی موثر تبدیل فتوشیمیایی فتوسیستم ۲ گیاه گوجه فرنگی در سطوح مختلف شوری (S0: ۰، S50: ۵۰، S100: ۱۰۰ و S150: ۱۵۰ میلی مولار NaCl).

عملکرد دستگاه فتوستترزی شود، بنابراین افزایش و یا حفظ محتوای کلروفیل تحت تنش شوری می‌تواند به عنوان یک

تنش بستگی دارد (Ashraf and Harris, 2013). تغییر محتوای کلروفیل می‌تواند باعث تغییر ساختار کلروپلاست و ممانعت از

تجمع کاروتونوئید در گیاه گوجه فرنگی تحت تنش شوری می‌تواند ناشی از القای مسیر موالونیک اسید برای بیوسنتر آبسیزیک اسید باشد که توسط همزیستی قارچ تقویت می‌شود. شرایط محیطی استرس‌زا می‌تواند باعث تجمع ترکیبات محلول سازگار مانند پرولین، قندها و گلایسین بتائین در گیاهان شود که افزایش این ترکیبات یکی از استراتژی‌های مهم گیاهان برای سازگاری و تحمل با شرایط استرس‌زا می‌باشد (Ghorbani *et al.* 2018b). نتایج بدست آمده نشان داد که هر چند افزایش نسبی پرولین را در شرایط تنش شوری هم در ریشه و هم اندام هوایی می‌توان مشاهده کرد و همزیستی با قارچ این افزایش را تشدید می‌کند. البته در گیاهان همzیست شده با قارچ این افزایش بیشتر در اندام هوایی مشاهده می‌شود و حتی در ریشه این افزایش در گیاهان همzیست نشده از همzیست شده بیشتر است. این چنین نتایجی قبلاً در تشهیای دیگر مثل تنش خشکی در گیاهانی همچون زنجبل که همzیستی مایکوریزایی دارند مشاهده شده است (Bhosale and Shinde, 2011) توجیهی که در این خصوص پیشنهاد شده اینست که با توجه به نقش اسمولیتی پرولین، در شرایط تنش خشکی یا شوری در اندام هوایی یه دلیل تعرق نیاز بیشتری به پرولین و در نتیجه فشار اسمزی بالاتر وجود دارد در حالیکه در ریشه به دلیل همzیستی با قارچ نیاز کمتری احساس می‌شود.

افزایش قندهای محلول در ریشه گیاهان همzیست تحت شرایط بدون تنش شوری می‌تواند به خاطر نیاز قارچ اندوفت به کربن و انتقال آن از اندام هوایی به ریشه باشد. به عبارت دیگر، در شرایط تنش شوری، محتوای قندهای محلول ریشه در گیاهان همzیست شده و غیر همzیست تقریباً یکسان بود و از اینرو میتوان گفت در هر دو گروه، تنظیم اسمزی صورت گرفته است. در مقابل، قندهای محلول در اندام هوایی گیاهان همzیست تحت تنش شوری بطور قابل توجهی کمتر از گیاهان بدون همzیست است. Schellembaum و همکاران (1998) پیشنهاد کردند قارچ‌های همzیست می‌توانند یک مخزن قوی برای دریافت کربن تحت شرایطی که باعث کاهش فتوسنتر

فاکتور بیولوژیکی برای تحمل شوری در گونه‌های مختلف گیاهی مورد استفاده قرار گیرد. نتایج این پژوهش نشان داد که همzیستی قارچ باعث افزایش میزان کلروفیل a و b در همه تیمارها نسبت به گیاهان بدون همzیست شده بود و مطابق نتایج بدست آمده توسط Colla و همکاران (2008)، Sheng و همکاران (2008) و Sannazzaro و همکاران (2006) می‌باشد که در تمامی آنها شاخص‌های فیزیولوژیک از جمله میزان کلروفیل، وزن خشک اندام‌ها و وضعیت آبی در گیاهان همzیست شده با قارچ در شرایط تنش شوری نسبت به گیاهان غیر همzیست بهتر بوده است. از آنجا که شوری باعث کاهش محتوای کلروفیل از طریق سرکوب آنزیم‌های درگیر در بیوسنتر رنگیزه‌های کلروفیل و محدود کردن جذب عناصر غذایی می‌شود (Murkute *et al.*, 2006)، همzیستی با قارچ مایکوریزا می‌تواند با بهبود جذب منیزیم و فسفر، باعث افزایش بیوسنتر کلروفیل شود (Kadian *et al.*, 2013). افزایش بیوسنتر کلروفیل باعث افزایش رشد و محصول گیاه تحت تنش شوری می‌شود. در گزارشی kadian و همکاران (۲۰۱۳) بیان کردند گیاه Cicer arietinum L. همzیست با قارچ مایکوریزا دارای محتوای کلروفیل بیشتری نسبت به گیاهان بدون همzیست تحت تنش شوری بودند. آنها بیان داشتند اثرات منفی شوری بر روی بیوسنتر کلروفیل در گیاهان همzیست به مراتب کمتر از گیاهان بدون همzیست بود. محتوای کلروفیل بیشتر در گیاهان همzیست می‌تواند نشان دهنده ضرورت میزان فتوسنتر بیشتر برای تامین کربن قارچ در رابطه همzیستی با گیاه باشد (Wright *et al.*, 1998). همچنین نتایج بدست آمده نشان دادند که تنش شوری باعث افزایش کاروتونوئید در گیاهان گوجه فرنگی شده بود که مطابق گزارشات قبلی همzیستی قارچ باعث افزایش بیشتر کاروتونوئید نسبت به گیاهان بدون همzیست در همه سطوح شوری شد (Lim *et al.*, 2012). در مطالعه انجام شده توسط Lim و همکاران (2012) نشان داده شد که استرس شوری باعث القای بیوسنتر آبسیزیک اسید از کاروتونوئیدها از طریق مسیر موالونیک اسید و بنابراین افزایش تحمل گیاه به تنش اسمزی حاصل از شوری می‌شود. در نتیجه،

همزیست نسبت به گیاهان بدون همزیست در تمام سطوح شوری بالاتر است. بطور معمول، غلظت بالاتر دی اکسید کربن بین سلولی برای فتوستتز موثر می‌باشد، اما تحت تنش شوری، افزایش دی اکسید کربن بین سلولی بطور غیرمستقیم نشان دهنده آسیب واردہ به دستگاه فتوستتزی می‌باشد زیرا کاهش در هدایت روزنها و غیرفعال شدن آنزیم‌ها تحت تنش شوری می‌تواند باعث تجمع دی اکسید کربن بین سلولی شود (Powles, 1984; Munns, 2002). بنابرین می‌توان پیشنهاد داد همزیست قارچ مایکوریزا می‌تواند باعث افزایش توانایی فتوستتز از طریق بهبود ظرفیت تبادل گازی گیاهان گوجه فرنگی تحت تنش شوری شد.

این به خوبی اثبات شده است که شوری باعث کاهش هدایت هیدرولیکی ریشه و در نتیجه کاهش جریان آب از ریشه به اندام هوایی حتی در گیاهانی که از نظر اسمزی تعدیل می‌شوند، می‌شود. این کاهش در جذب آب باعث کاهش محتوای آب برگ و بسته شدن روزنها برای جلوگیری از تلفات بیشتر آب می‌شود (Robinson *et al.*, 1997). در این تحقیق نتایج نشان دادند که پتانسیل آب و رطوبت نسبی برگ در هر دو گیاه همزیست و بدون همزیست با افزایش غلظت شوری کاهش یافتند اما میزان کاهش در گیاهان همزیست نسبت به گیاهان بدون همزیست در تیمار شوری مشابه کمتر بود. این یافته‌ها نشان داد رابطه همزیستی بین گیاه و قارچ باعث بهبود جذب آب و پتانسیل آب برگ و بنابراین تبادل گازی در گیاهان تحت تنش شوری شد. در آزمایشی Ruiz-Lozano و Azcon (1995) گزارش دادند جذب آب توسط ریسه‌های قارچ باعث افزایش محتوای آب گیاهان می‌شود. علاوه بر این، وجود قارچ‌های همزیست در ریشه گیاهان با تغییر در میزان ترکیبات اسمولیت مانند پرولین و هیدروکربن‌ها، می‌تواند باعث بهبود جذب آب تحت تنش شوری شوند.

نتایج ما نشان داد خاموشی غیر فتوشیمیایی با افزایش شوری افزایش یافته بود که این افزایش در گیاهان همزیست بیشتر بود. از آنجا که خاموشی غیر فتوشیمیایی نشان دهنده اتلاف انرژی بصورت گرما می‌باشد، افزایش در خاموشی غیر

می‌شود، باشند. این محققین بیان داشتند تجمع کمتر قندها در برگ گیاهان همزیست در شرایط استرس می‌تواند بخارطرا کاهش در دسترس بودن مواد فتوستتزی برای ذخیره در این بافت‌ها باشد. توضیح دیگر می‌تواند این باشد که اندام هوایی گیاهان همزیست نسبت به گیاهان بدون همزیست کمتر تحت تأثیر اثرات منفی شوری قرار می‌گیرند. تجمع کمتر مواد محلول سازگار می‌تواند بیان کند گیاهان بطور موفقیت‌آمیزی از تنش شوری اجتناب داشتند (Augé, 2001). نتایج همچنین نشان داد پرولین نیز در اندام هوایی گیاهان همزیست تجمع کمتری نسبت به گیاهان بدون همزیست فرضیه قبلی را ساپورت می‌کند (Subramanian *et al.*, 1995). در مقابل، پرولین در ریشه گیاهان همزیست نسبت به گیاهان بدون همزیست بیشتر بود. تجمع پرولین و قند محلول در ریشه‌ها می‌تواند بیان کننده این موضوع باشد که ریشه‌ها با مکانسیم اسمزی باعث حفظ شیب پتانسیل مناسب برای ورود آب به ریشه می‌شوند و در نتیجه باعث آسیب استرسی کمتری در گیاه می‌شود (Irigoyen *et al.*, 1992). میزان تبادلات گازی فاکتور مهمی است که رشد گیاه در شرایط تنش شوری را تحت تأثیر قرار خواهد داد. نتایج ما نشان داد نسبت تعرق، نسبت فتوستتز خالص، هدیت روزنها و راندمان مصرف آب در گیاهان تحت تنش شوری کاهش یافتند که میزان کاهش در گیاهان همزیست به مراتب کمتر از گیاهان بدون همزیست است. این نتایج بیان می‌کند همزیستی قارچ می‌تواند با کاهش مقاومت روزنها باعث افزایش ظرفیت تبادلات گازی گیاه و تعرق شود. میزان پایین‌تر مقاومت روزنها در گیاهان همزیست نشان می‌دهد این گیاهان نسبت به گیاهان بدون همزیست مدت بیشتری قادرند روزنها را باز نگه دارند (Subramanian *et al.*, 1995). بعضی از مطالعات پیشنهاد می‌کنند همزیستی قارچ با گیاهان می‌تواند تعداد واحدهای فتوستتزی، میزان ذخیره و صادرات مواد فتوستتزی در گیاهان همزیست را افزایش دهند (Augé 2001). همچنین نتایج نشان داد غلظت دی اکسید کربن زیر روزن در گیاهان

همزیست می‌شود که اثرات تخریبی تنش شوری بر روی فتوسیستم ۲ توسط همزیستی قارچ می‌توانند کاهش یابد.

نتیجه‌گیری کلی

براساس نتایج بدست آمده، با افزایش تنش شوری، رشد رویشی گیاه گوجه فرنگی کاهش یافت. استفاده از قارچ اندوفیت پیریفورموسپورا ایندیکا نسبت به عدم کاربرد آن مثبت ارزیابی شد و کاربرد قارچ همزیست سبب افزایش صفات رشدی مورد بررسی گیاه گردید. همچنین، در سطوح مختلف شوری استفاده از قارچ همزیست باعث افزایش میزان رنگیزه‌های فتوستزی، رطوبت نسبی و پتانسیل آب برگ، بهبود تبادلات گازی برگ و فلورسانس کلروفیل برگ نسبت به گیاه شاهد بدون تلقیح گردید که باعث افزایش تحمل و رشد گیاه تحت تنش شوری می‌شود.

فتوشیمیایی باعث محافظت گیاه از آسیب القا شده توسط نور تحت تنش شوری می‌شود (Maxwell and Johnson, 2000). بنابراین نتایج ما نشان می‌دهد همزیستی قارچ باعث افزایش توانایی گیاه برای محافظت برگ از آسیب القا شده توسط نور تحت تنش شوری می‌شود. حداکثر کارایی کوانتمومی فتوسیستم ۲ (F_v/F_m) نشان دهنده ظرفیت فتوشیمیایی اولیه فتوسیستم ۲ می‌باشد که تا حدی حساس به تنش‌های محیطی است (Krause and Weis, 1991). نتایج ما نشان داد میزان حداکثر کارایی کوانتمومی فتوسیستم ۲ و دیگر پارامترهای فتوشیمیایی اندازه‌گیری شده در این تحقیق، در گیاهان همزیست نسبت به گیاهان بدون همزیست در غلظت‌های مشابه شوری بالاتر بود که این نتایج مطابق نتایج گزارش شده توسط Sheng و همکاران (۲۰۰۸) می‌باشد. بطور کلی، نتایج نشان داد استرس شوری باعث آسیب به فتوسیستم ۲ و برهم زدن انتقال الکترون در دستگاه فتوستزی در هر دو گیاه همزیست و بدون

منابع

- Al-Karaki, N. G. (2000) Growth of mycorrhizal tomato and mineral acquisition under salt stress. *Mycorrhiza* 10: 51-54.
- Ashraf, M. and Harris, P. J. C. (2013) Photosynthesis under stressful environments: An overview. *Photosynthetica* 51: 163-190.
- Augé, R. M. (2001) Water relations, drought and VA mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11:3-42.
- Bates, L. S., Waldren, R. P. and Teare, I. D. (1973) Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant and Soil* 39: 205-207.
- Bhosale, K.S. and Shinde, B.P. (2011). Influence of arbuscular mycorrhizal fungi on proline and chlorophyll content in *Zingeber officinale* grown under water stress. *Indian Journal of Fundamental and Applied Life Sciences* 1:172-176.
- Colla, G., Roushanel, Y., Cardarelli, M., Tullio, M., Rivera, C. M. and Rea, E. (2008) Alleviation of salt stress by arbuscular mycorrhizal in zucchini plants grown at low and high phosphorus concentration. *Biology and Fertility of Soils* 44: 501-509.
- Feng, G., Zhang, F., Li, X., Tian, C., Tang, C. and Rengel, Z. (2002) Improved tolerance of maize plants to salt stress by arbuscular mycorrhiza is related to higher accumulation of soluble sugars in roots. *Mycorrhiza* 12: 185-190.
- Gedemann, J. W. (1975) Vesicular arbuscular mycorrhizal. In: The development and function of roots. Torrey, D. G. and Clarkson, D. T. C. (Eds), Academic Press, London, pp: 575-591
- Ghorbani, A., Razavi, S. M., Ghasemi Omran, V. O. and Pirdashti, H. (2018a). *Piriformospora indica* alleviates salinity by boosting redox poise and antioxidative potential of tomato. *Russian Journal of Plant Physiology* 65(6): 898-907
- Ghorbani, A., Razavi, S. M., Ghasemi Omran, V. O. and Pirdashti, H. (2018b). *Piriformospora indica* inoculation alleviates the adverse effect of NaCl stress on growth, gas exchange and chlorophyll fluorescence in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *Plant Biology* 20(4): 729-736.
- Gorham, I., McDonnell, E., Budrewics, E. and Wyn Jones, R. G. (1985) Salt tolerance in the Triticeae: Growth and solute accumulation in leaves of *Thinopyrum hessarabicum*. *Journal of Experimental Botany* 36: 1021-103.
- Hatimi, A. (1999) Effect of salinity on the association between root symbionts and *Acacia cyanophylla* Lind: growth and nutrition. *Plant and Soil* 216: 93-101.
- Irigoyen, J. J., Emerich, D. W. and Sanchez-Diaz, M. (1992) Water stress induced changes in concentrations of proline and total soluble sugars in nodulated alfalfa (*Medicago sativa*) plants. *Physiologia Plantarum* 84: 67-72.
- Kadian, N., Yadav, K., Badda, N., and Aggarwal, A. (2013) AM fungi ameliorates growth, yield and nutrient uptake in *Cicer arietinum* L. Under salt stress. *Russian Agricultural Sciences* 39: 321-329.
- Krause, G. H. and Weis, E. (1991) Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 42: 313-349.

- Lichtenthaler, H. K. and Wellburn, A. R. (1983) Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochemical Society Transactions* 11(5): 591-592.
- Lim, J. H., Park, K. J., Kim, B. K., Jeong, J. W. and Kim, H. J. (2012) Effect of salinity stress on phenolic compounds and carotenoids in buckwheat (*Fagopyrum esculentum* M.) sprout. *Food Chemistry* 135: 1065-1070.
- Maxwell, K. and Johnson, G. N. (2000) Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51(345): 659-668.
- Mohammad, M. J., Malkawi, H. I. and Shibli, R. (2003) Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and phosphorus fertilization on growth and nutrient uptake of barley grown on soils with different levels of salts. *Journal of Plant Nutrition* 26(1): 125-137.
- Munns, R. (2002) Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell and Environment* 25: 239–250.
- Murkute, A. A., Sharma, S. and Singh, S. K. (2006) Studies on salt stress tolerance of *citrus rootstock* genotypes with arbuscular mycorrhizal fungi. *Horticultural Science* 33: 70–76.
- Naidoo, G. and Rughunanen, R. (1990) Salt tolerance in the succulent coastal halophytes, *Sarcocarnia natalensis*. *Journal of Experimental Botany* 41: 497-502.
- Powles, S. B. (1984) Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Annual Review of Plant Physiology* 35:15-44
- Qadir, M., Ghafoor, A. and Murtaza, G. (2000) Amelioration strategies for saline soils: a review. *Land Degradation & Development* 11: 501–521.
- Rabie, G. H. and Almadini, A. M. (2005) Role of bioinoculants in development of salt-tolerance of *Vicia faba* plants under salinity stress. *African Journal of Biotechnology* 4: 210-222.
- Robinson, M. F., Very, A. A., Sanders, D. and Mansfield, T. A. (1997) How can stomata contribute to salt tolerance? *Annals of Botany* 80: 387-393.
- Ruiz-Lozano, J. M. and Azcón, R. (1995) Hyphal contribution to water uptake in mycorrhizal plants as affected by the fungal species and water status. *Physiologia Plantarum* 95: 472-478.
- Sannazzaro, I. A., Ruiz, O. A., Albertó, E. O. and Menéndez, A. B. (2006) Alleviation of salt stress in *Lotus glaber* by *Glomus intraradices*. *Plant and Soil* 285: 279-287.
- Schonfeld, M.A., Johnson, R. C. Carwer, B. F. and Mornhinweg, D.W. (1988) Water relations in winter wheat as drought resistance indicators. *Crop Science* 28: 526-531.
- Schellebaum, L., Muller, J., Boller, T., Wienken, A. and Schuepp, H. (1998) Effects of drought on non-mycorrhizal and mycorrhizal maize: changes in the pools of non-structural carbohydrates, in the activities of invertase and trehalase, and in the pools of amino acids and imino acids. *New Phytologist* 138:59–66.
- Shanon, M. C. (1997) Adaptation of plants to salinity. *Advances in Agronomy* 60: 75-120.
- Sheng, M., Tang, M., Chen, H., Yang, B., Zhang, F., and Huang, Y. (2008) Influence of arbuscular mycorrhizae on photosynthesis and water status of maize plants under salt stress. *Mycorrhiza* 18: 287--296
- Subramanian, K. S., Charest, C., Dwyer, L. M. and Hamilton, R. I. (1995) Arbuscular mycorrhizas and water relations in maize under drought stress at tasseling. *New Phytologist* 129: 643–650
- Tain, C. Y., Feng, G., Li, X. L. and Zhang, F. S. (2004) Different effects of arbuscular mycorrhizal fungal isolates from saline or non-saline soil on salinity tolerance of plants. *Applied Soil Ecology* 26: 143–148.
- Varma, A., Singh, A., Sahay, N., Sharma, J., Roy, A., Kumari, M., Rana, D., Thakran, S., Deka ,D., Bharati, K., Franken, P., Hurek, T., Blechert, O., Rexer, K. H., Kost ,G., Hahn, A., Hock, B., Maier, W., Walter, M., Strack, D. and Kranner, I. (2001) *Piriformospora indica*, A cultivable mycorrhiza-like endosymbiotic fungus. In: Hock, B. (eds), *Mycota IX*. Springer, Berlin Heidelberg New York. PP. 123-150.
- Verma, S., Varma, A., Rexer, K. H., Hassel, A., Kost, G., Sarbhoy, A., Bisen, P., Butehorn, B. and Franken, P. (1998) *Piriformospora indica*, gen. et sp. nov. a new root-colonizing fungus. *Mycologia*, 90: 896-903.
- Vierheilig, H., Coughlan, A. P., Wyss, U. and Piché, Y. (1998) Ink and vinegar, a simple staining technique for arbuscular-mycorrhizal fungi. *Applied and Environmental Microbiology* 64: 5004-5007.
- Waller, F., Achatz, B., Baltruschat, H., Fodor, J., Becker, K., Fischer, M., Heier, T., Hückelhoven, R., Neumann, C., von Wettstein, D., Franken, P. and Kogel, K. H. (2005) The endophytic fungus *Piriformospora indica* reprograms barley to salt-stress tolerance, disease resistance, and higher yield. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 13386-13391.
- Wright, D. P., Read, D. J. and Scholes, J. D. (1998) Mycorrhizal sink strength influences whole plant carbon balance of *Trifolium repens* L. *Plant, Cell and Environment* 21: 881–891.
- 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 Physiology* 163: 417–425.
- Yano-Melo, A. M., Saggin Jr., O. J. and Maia, L. C. (2003) Tolerance of mycorrhized banana (*Musa sp. cv. Pacovan*) plantlets to saline stress. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 95: 343-348.