

تأثیر همزیستی قارچ اندوفیت بر برخی شاخص‌های فیزیولوژیک گیاه گوجه‌فرنگی تحت تنش شوری ۱۰ روزه

ابوذر قربانی^۱، سید مهدی رضوی^{۱*}، ولی‌الله قاسمی عمران^۲ و همت‌الله پیردشتی^۲

^۱گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم پایه، دانشگاه محقق اردبیلی، ^۲پژوهشکده ژنتیک و زیست‌فناوری کشاورزی طبرستان، دانشگاه کشاورزی و منابع طبیعی ساری،

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۶/۰۲/۰۲، 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 زیست‌فناوری کشاورزی طبرستان، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری انجام گرفت. شاخص‌های مورد سنجش شامل پارامترهای رشدی، شرایط آبی، غلظت رنگیزه‌های فتوسنتزی، 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، محتوای کاروتنوئید 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 کوانتومی فتوسیستم II (F_v/F_m)، خاموشی فتوشیمیایی (qp)، عملکرد کوانتومی موثر فتوشیمیایی فتوسیستم II (F'_v/F'_m) و عملکرد کوانتومی 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 نتیجه‌گیری نمود که گیاه گوجه‌فرنگی در صورت داشتن همزیستی با قارچ اندوفیت پیریفورموسپورا ایندیکا می‌تواند به طور موثرتری تنش شوری را تحمل نماید.

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

مقدمه

(Shannon, 1997). گزارشات اعلام شده اخیر، نشان داد که بیش از یک سوم اراضی کشاورزی تحت تأثیر شوری است (Qadir et al., 2000). به دلیل قرارگیری 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

*نویسنده مسؤل، نشانی پست الکترونیکی: razavi694@gmail.com

محصول از جمله وزن و تعداد میوه و شاخص‌های دیگر رشد از جمله جوانه‌زنی دانه و رشد گیاهچه در آن به شدت کاهش می‌یابد (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 همزستی قارچ *Piriformospora indica* بر رشد، تبادل گازی، رنگیزه‌های فتوسنتزی 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 *Piriformospora indica*

برای تهیه 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 ۲۴ 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 سوسپانسیون 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) تهیه شده از شرکت اصلاح بذر مازند 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 میکوریزا 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 بازیدیومیست‌ها و دارای خصوصیتی مشابه قارچ‌های مایکوریزای آربوسکولار است (Varma et al., 2001). در گزارشی Waller و همکاران (۲۰۰۵) نشان دادند همزیستی قارچ *P. indica* با افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانته باعث افزایش تحمل گیاه جو به تنش شوری شده بود. گیاهان همزیست و غیرهمزیست با قارچ‌های مایکوریزا اغلب ویژگی‌های فتوسنتزی متفاوتی نشان می‌دهد. در آزمایش دیگری Xia و Wu (۲۰۰۶) نشان دادند که گیاه *Citrus tangeraine* همزیست شده با قارچ مایکوریزا دارای نسبت فتوسنتز خالص (Pn)، هدایت روزنه‌ای (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 فتوسنتز است و خصوصیات فلورسنس کلروفیل نشان دهنده حالت دستگاه فتوسنتزی 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 تنش‌زا 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 تنش شوری اندازه‌گیری شدند.

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

پرویلین و قندهای محلول: جهت اندازه‌گیری پرویلین آزاد و قندهای محلول کل از عصاره الکلی برگ و ریشه استفاده شد. پرویلین 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 میلی‌لیتر عصاره الکلی به ۳ میلی‌لیتر آنترون تازه آماده شده (۲۰۰ میلی‌گرم آنترون + ۱۰۰ میلی‌لیتر اسیدسولفوریک (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 فتوسنتز خالص (P_n)، نسبت تعرق (E)، هدایت روزنه‌ای (gs) و غلظت دی اکسید کربن زیر روزنه (Ci) با دستگاه پرتابل سنجش فلورسانس و تبادلات گازی GFS-3000-FL (WALZ, Germany) اندازه‌گیری شد. پتانسیل آب برگ با استفاده از دستگاه بمب فشار مدل laboratory plant water status console, Santa Barbara, USA اندازه‌گیری شد. راندمان مصرف آب طبق فرمول زیر محاسبه شد:

$$P_n/E = (WUE) \text{ راندمان مصرف آب}$$

فلورسانس کلروفیل: پارامترهای فلورسانس کلروفیل از آخرین برگ توسعه یافته با استفاده از دستگاه فلورومتر (PAM 2500-Walz, Germany) صورت گرفت. بدین منظور، برگ‌ها با استفاده از گیره‌های مخصوص برگ (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 حداکثر (F_m) 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

کشت 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 توئین 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 هوگلدن 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 میلی‌مولار) به مدت ۱۰ روز اعمال شد و صفتهای مورد نظر اندازه‌گیری شدند.

رنگیزه‌های فتوسنتزی، رطوبت نسبی و صفات مورفولوژی: غلظت رنگیزه‌های کلروفیل a, b و کاروتنوئید طبق روش Lichtenthaler و Wellburn (۱۹۸۳) 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 میلی‌لیتر استن خالص نمونه‌ها هموژنیزه گردید. بعد از اضافه کردن دوباره استن و رقیق سازی محلول هموژنیزه تا ۵۰ سی‌سی، میزان جذب نوری نمونه‌ها با استفاده از دستگاه اسپکتروفوتومتر در طول موجهای ۶۶۲، ۶۴۵ و ۴۷۰ نانومتر اندازه‌گیری شد. میزان کلروفیل a و b و کاروتنوئیدها با استفاده از روابط مشخص تعیین گردید. برای تعیین محتوای نسبی آب برگ (RWC) از جوانترین برگ بالغ در هر گیاه تعداد ۵ دیسک برگ‌گی تهیه و برای تعیین وزن‌تر نمونه‌ها، بلافاصله 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 اندازه‌گیری 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). وزن

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 صفات تحت شوری ۱۵۰ میلی مولار 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 صفات های ارتفاع، وزن خشک اندام هوایی و ریشه تحت شوری ۱۵۰ میلی مولار به ترتیب ۵/۴۶، ۲۶/۸۱ و ۲۲/۹۴ درصد بود (جدول ۱ و ۲).

تجزیه واریانس رنگیزه های فتوسنتزی نشان داد تیمار شوری و همزیستی بر روی کلروفیل a، b و کاروتنوئید در سطح یک درصد تأثیر معنی داری داشته و اثر متقابل شوری و همزیستی بر روی کلروفیل a در سطح یک درصد، بر روی کلروفیل b و کاروتنوئید در سطح ۵ درصد اثر معنی داری داشته است. بررسی مقایسه ای میانگین ها نشان داد میزان کاهش کلروفیل a در گیاهان غیرهمزیست در شوری ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی مولار 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 میلی مولار به ترتیب ۳۴/۱۶ و ۶/۷۳ درصد افزایش معنی دار در سطح احتمال ۵ درصد مشاهده شد. اما در تیمار ۱۵۰ میلی مولار 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 میلی مولار 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 کاروتنوئید نشان داد با افزایش

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

$$NPQ = (F_m - F_m') / F_m' \quad (1)$$

$$qp = (F_m' - F_s) / (F_m' - F_0') \quad (2)$$

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

$$\Phi_{exc} = F' / \sqrt{F_m'} = (F_m' - F_0') / F_m' \quad (4)$$

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

$$\text{شاخص تحمل میکوریزی} = \frac{\text{وزن خشک گیاه همزیست در تنش شوری}}{\text{وزن خشک گیاه بدون همزیستی در تنش شوری}} \times 100$$

$$\text{شاخص تحمل} = \frac{\text{وزن خشک گیاه در تنش شوری}}{\text{وزن خشک گیاه بدون تنش شوری}} \times 100$$

تجزیه واریانس داده ها 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 رنگیزه های فتوسنتزی: 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 متقابل همزیستی و شوری بر

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

df	ارتفاع گیاه	وزن خشک اندام هوایی	وزن خشک ریشه	کلروفیل a	کلروفیل b	کاروتنوئید
۱	۷۶/۳**	۱۱/۲**	۰/۰۸۷**	۰/۳۹**	۰/۰۲۴**	۰/۰۱**
۳	۲۸*	۸/۵**	۰/۰۷۹**	۰/۱۸۹**	۰/۰۲۳**	۰/۰۲۸**
۳	۰/۵۵ ^{ns}	۰/۲۷*	۰/۰۰۱ ^{ns}	۰/۰۰۶۶**	۰/۰۰۰۳۵*	۰/۰۰۰۰۱*
خطا	۰/۳۹۷۵	۰/۰۵۲۷	۰/۰۰۰۴۸	۰/۰۰۰۳۷۶	۰/۰۰۰۰۹۸	۰/۰۰۰۰۲۳

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

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

شوری (میلی مولار)	همزیستی	ارتفاع گیاه (سانتیمتر)	وزن خشک اندام هوایی (گرم)	وزن خشک ریشه (گرم)	کلروفیل a (میلی‌گرم بر گرم وزن تر)	کلروفیل b (میلی‌گرم بر گرم وزن تر)	کاروتنوئید (میلی‌گرم بر گرم وزن تر)
۰	بدون همزیست	۱۹/۶ ^c	۳/۳۸۳ ^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)
۵۰	بدون همزیست	۱۹/۴۳ ^c	۳/۳۶۶ ^b	۰/۴۷۴ ^b	۰/۸۰۴ ^d	۰/۲۰۹ ^{bc}	۰/۲۳۵ ^e
	همزیست	۲۳/۹ ^a	۵/۰۵۶ ^a	۰/۵۷۲ ^a	۱/۰۷۶ ^b	۰/۲۷۴ ^a	۰/۲۸۹ ^d
		(-۰/۸۷)	(-۱/۳۹)	(-۴/۶۳)	(+۰/۲۵)	(-۱۰/۳)	(+۴/۹۱)
		(+۲۱/۹۴)	(+۴۹/۴۵)	(+۱۵/۰۹)	(+۳۴/۱۶)	(+۱۷/۵۹)	(+۲۹/۰۱)
۱۰۰	بدون همزیست	۱۸/۲۳ ^c	۱/۹۴۳ ^{de}	۰/۳۶ ^c	۰/۶۴۳ ^e	۰/۱۵۳ ^d	۰/۳۰۹ ^c
	همزیست	۲۱/۵۳ ^b	۲/۹۵ ^{bc}	۰/۴۶۷ ^b	۰/۸۵۶ ^c	۰/۲۰۴ ^c	۰/۳۸ ^b
		(-۶/۹۹)	(-۴۲/۵۶)	(-۲۷/۵۶)	(-۱۹/۸۲)	(-۳۴/۳۳)	(+۳۷/۹۴)
		(+۹/۸۵)	(-۱۲/۸)	(-۶/۰۶)	(+۶/۷۳)	(-۱۲/۴۴)	(+۶۹/۶۴)
۱۵۰	بدون همزیست	۱۵/۱۶ ^d	۱/۴۷۶ ^e	۰/۲۱۶ ^d	۰/۴۹۵ ^f	۰/۰۸۱ ^e	۰/۳۷ ^b
	همزیست	۱۸/۵۳ ^c	۲/۴۷۶ ^{cd}	۰/۳۸۳ ^c	۰/۶۸۹ ^e	۰/۱۶۶ ^d	۰/۴۲۳ ^a
		(-۲۲/۶۵)	(-۵۶/۳۷)	(-۵۶/۵۴)	(-۳۸/۲۸)	(-۶۵/۲۳)	(+۶۵/۱۸)
		(-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 معنی‌داری با یکدیگر ندارند. اعداد داخل پرانتز بیانگر درصد افزایش (+) و کاهش (-) نسبت به شاهد است.

تنش 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

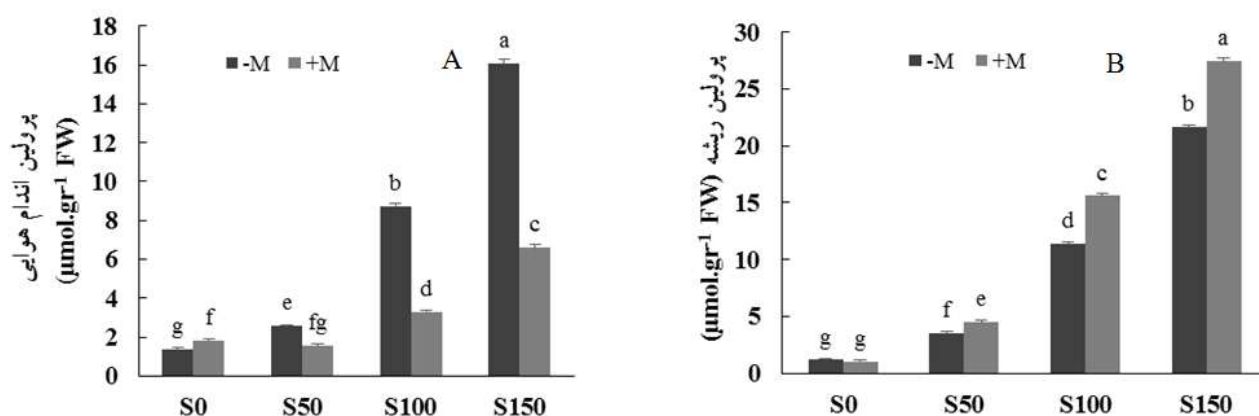
تنش شوری میزان این رنگیزه در شرایط همزیستی و بدون همزیستی بطور معنی‌دار افزایش یافت که بیشترین میزان افزایش (۸۸/۸۴ درصد) در شوری ۱۵۰ میلی‌مولار و در گیاهان همزیست مشاهده شد (جدول ۱ و ۲).

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 معنی‌دار 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

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

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



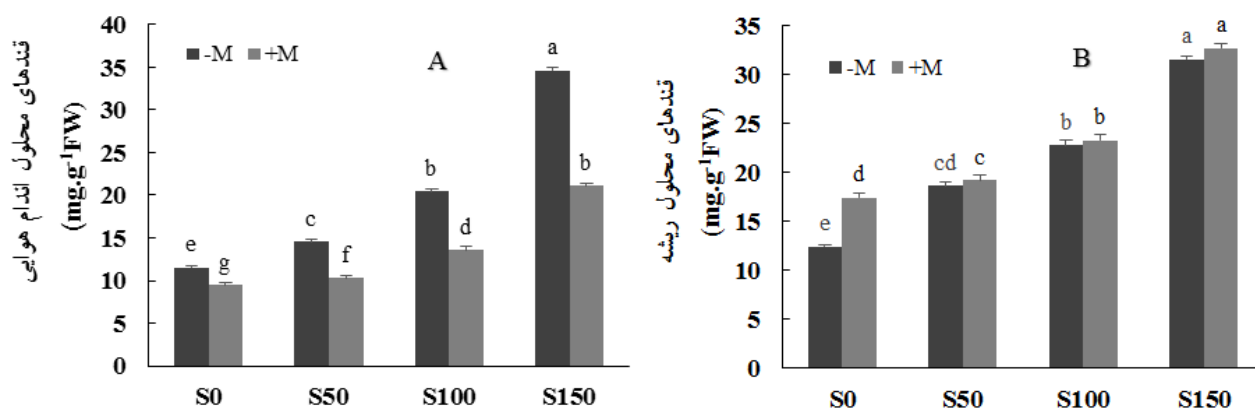
شکل ۱- تاثیر همزیستی قارچ *P. indica* (+M: تلقیح شده و -M: بدون تلقیح) بر میزان پرولین اندام هوایی (A) و ریشه (B) گیاه گوجه فرنگی تحت سطوح مختلف شوری (S0: ۰، S50: ۵۰، S100: ۱۰۰ و S150: ۱۵۰ میلی مولار NaCl). میانگین‌های دارای حروف مشترک براساس آزمون LSD در سطح ۵ درصد تفاوت معنی داری با یکدیگر ندارند.

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 تنش 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 ۳B).

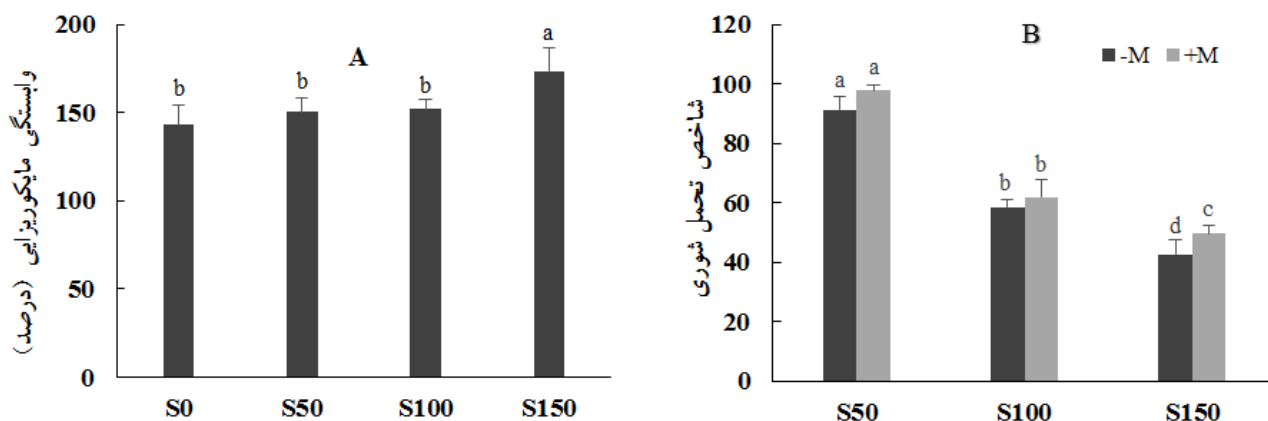
تبادل گازی، راندمان مصرف آب، پتانسیل آب برگ و رطوبت نسبی: نسبت تبادلات گازی فاکتور مهمی می باشد که بر روی رشد گیاه تحت شرایط مختلف محیطی تأثیر می گذارد.

تنش 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 تنش 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* (+M: 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 معنی داری با یکدیگر ندارند.

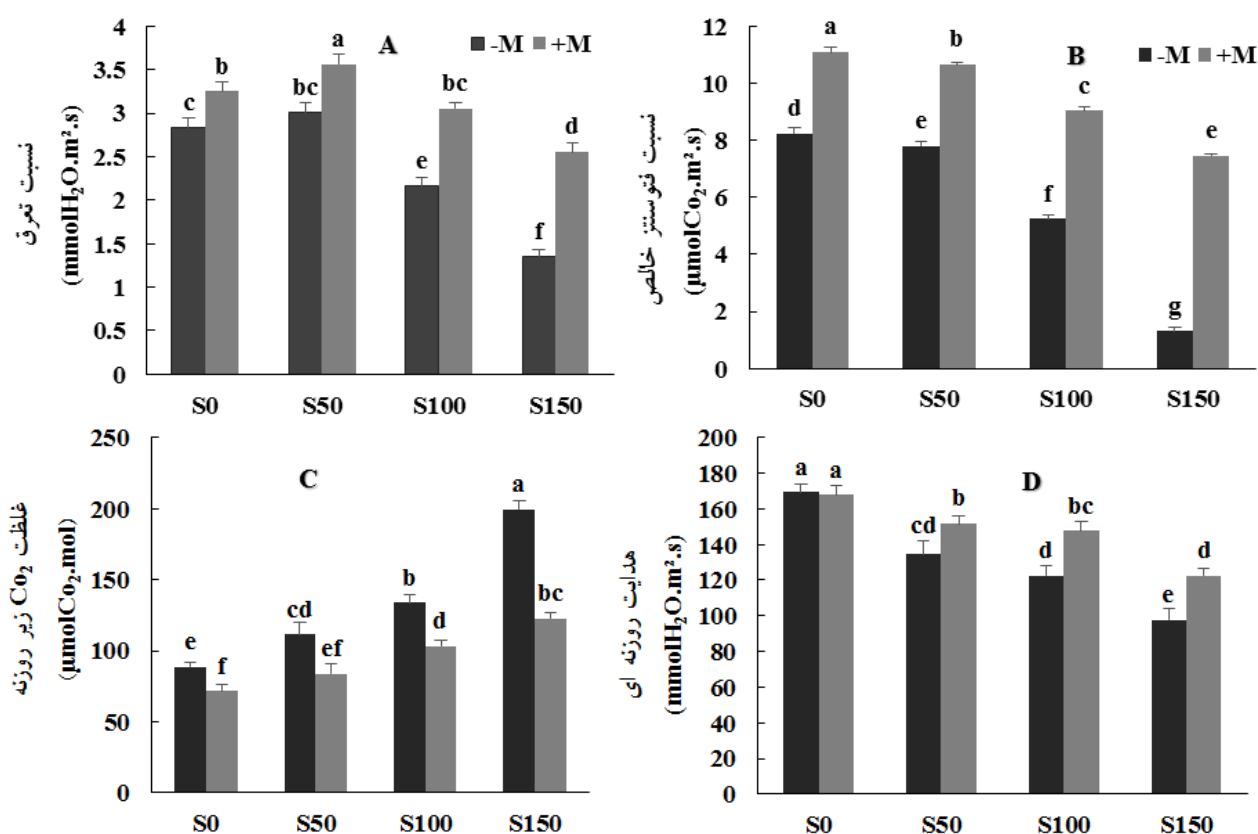


شکل ۳- وابستگی مایکوریزایی و شاخص تحمل به شوری گیاه گوجه‌فرنگی همزیست و بدون همزیست به قارچ پریفوموسپورا ایندیکا (S0: ۰، S50: ۵۰، S100: ۱۰۰ و S150: ۱۵۰ میلی مولار NaCl). میانگین‌های دارای حروف مشترک براساس آزمون LSD در سطح ۵ درصد تفاوت معنی داری با یکدیگر ندارند.

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، D، E). غلظت دی‌اکسید کربن زیر روزنه 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، E).

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، فتوسنتز خالص، غلظت دی‌اکسید کربن زیر روزنه و هدایت روزنه‌ای در سطح یک درصد تأثیر معنی‌داری داشته است (جدول ۴). مقایسه میانگین نشان داد نسبت تعرق با افزایش تیمار شوری به ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌مولار 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، E). مقایسه میانگین فتوسنتز خالص و هدایت روزنه‌ای 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: 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.

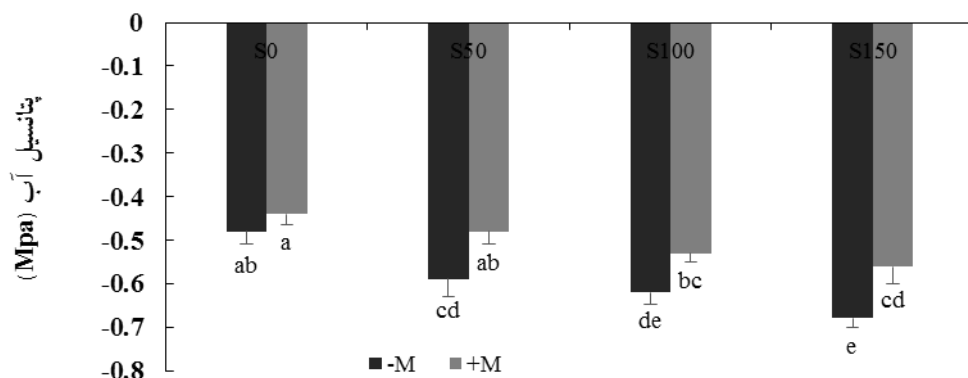
جدول ۴- تجزیه واریانس اثر همزیستی، شوری و اثر متقابل آنها بر صفات تبادلات گازی، رطوبت نسبی و پتانسیل آب برگ

پتانسیل آب برگ (Ψw)	رطوبت نسبی (RWC)	هدایت روزنه‌ای (gs)	نسبت تعرق (E)	نسبت فتوستنر خالص (Pn)	غلظت CO ₂ زیر روزنه (Ci)	راندامان مصرف آب (WUE)	df	
۰/۰۵**	۶۱۷**	۱۶۱۷**	۳/۵۵**	۹۱/۵**	۸۶۹۰**	۴/۲۵**	۱	همزیستی
۰/۰۳**	۹۴۲**	۳۴۶۹**	۲/۰۵**	۳۵**	۷۳۲۸**	۱/۵۶**	۳	شوری
۰/۰۰۲ ^{ns}	۱۲۲**	۲۴۰**	۰/۱۸**	۳/۶۴**	۱۰۴۱**	۰/۸۳**	۳	همزیستی * شوری
۰/۰۰۰۹	۶/۴۰۱۳	۳۰/۵۸	۰/۰۱۰۴۹	۰/۰۱۹۶۲	۳۰/۳	۰/۰۱۰۶۶		خطا

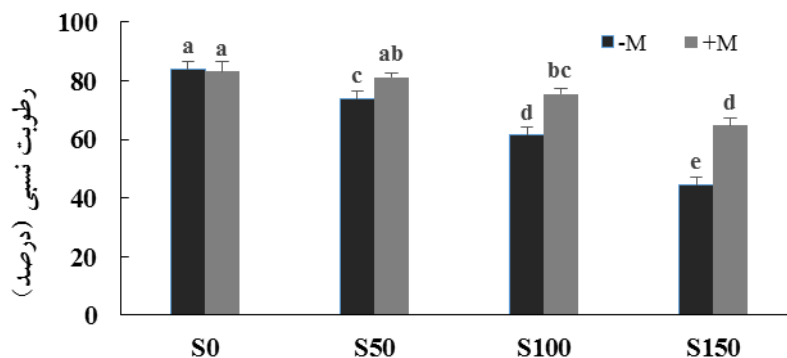
* و ** به ترتیب معنی‌داری در سطح ۵ و ۱ درصد، ns غیرمعنی‌دار

(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

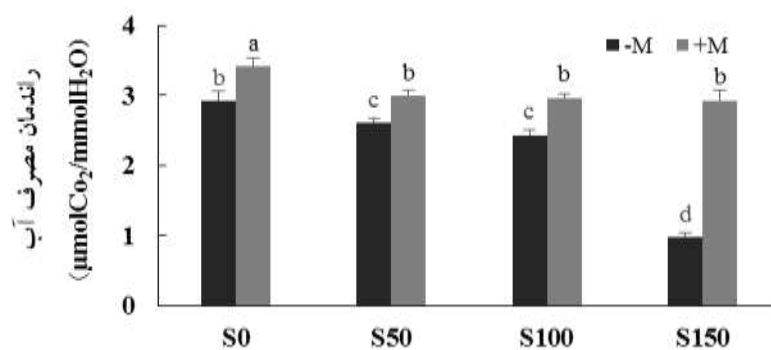
راندامان مصرف آب نشان داد که اثر شوری و همزیست بر روی این صفات در سطح ۱ درصد معنی‌دار بوده است و اثر متقابل شوری و همزیستی بر روی صفات رطوبت نسبی و راندامان مصرف آب در سطح یک درصد معنی‌داری بوده است



شکل ۵- تأثیر همزیستی قارچ *P. indica* (+M: تلقیح شده و -M: بدون تلقیح) بر پتانسیل آب برگ گیاه گوجه فرنگی در 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 ۶- تأثیر همزیستی قارچ *P. indica* (+M: تلقیح شده و -M: بدون تلقیح) بر رطوبت نسبی آب برگ گیاه گوجه فرنگی در 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 ۷- تأثیر همزیستی قارچ *P. indica* (+M: تلقیح شده و -M: بدون تلقیح) بر راندمان مصرف آب برگ گیاه گوجه فرنگی در 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.

همزیست بود (شکل ۵، ۶ و ۷). ارزیابی تأثیر استرس‌های محیطی بر دستگاه فتوسنتزی بدون فلورسنس کلروفیل: فلورسنس کلروفیل یک ابزار مفید برای تخریب بافت گیاهی می‌باشد. نتایج تجزیه واریانس نشان داد

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

df	حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم ۲	خاموشی غیر فتوشیمیایی	ضریب خاموشی فتوشیمیایی	عملکرد کوانتومی موثر فتوشیمیایی فتوسیستم ۲	عملکرد کوانتومی موثر فتوشیمیایی
۱	۰/۰۰۲**	۰/۰۲۵**	۰/۰۰۵**	۰/۰۰۲**	۰/۱۹**
۳	۰/۰۰۵**	۰/۰۸۴**	۰/۰۷۸**	۰/۰۰۹**	۰/۷۴**
۳	۰/۰۰۰۱**	۰/۰۰۰۴**	۰/۰۰۲**	۰/۰۰۰۴**	۰/۰۲**
خطا	۰/۰۰۰۰۱۳	۰/۰۰۰۰۴۷	۰/۰۰۰۰۸۳	۰/۰۰۰۰۴۷	۰/۰۰۰۱۸

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

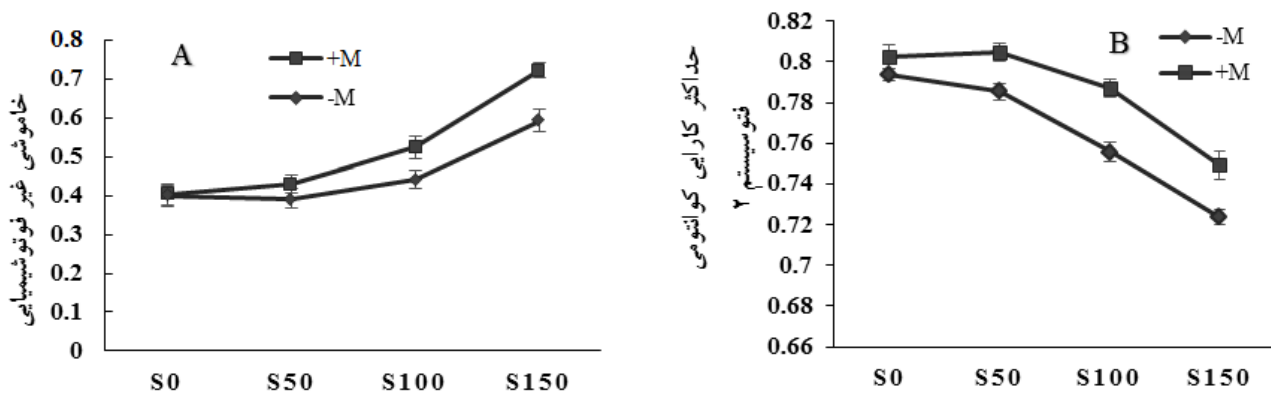
شوری، همزیستی و اثر متقابل آنها بر روی صفات فلورسنس کلروفیل شامل حداکثر کارایی کوانتومی PSII، خاموشی غیر فتوشیمیایی (NPQ)، ضریب خاموشی فتوشیمیایی (qp)، عملکرد کوانتومی موثر فتوشیمیایی PSII (F'_v/F'_m) و عملکرد کوانتومی موثر تبدیل انرژی فتوشیمیایی PSII ($\Delta F'/F'_m$) در سطح ۵ درصد معنی دار بوده است (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 کوانتومی فتوسیستم ۲، خاموشی غیر فتوشیمیایی، عملکرد کوانتومی موثر فتوشیمیایی فتوسیستم ۲ و عملکرد کوانتومی موثر تبدیل انرژی فتوشیمیایی PSII کاهش معنی داری یافته بود و این کاهش در گیاهان همزیست نسبت به گیاهان بدون همزیست کمتر بود (شکل ۸، 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 ۸A).

بحث

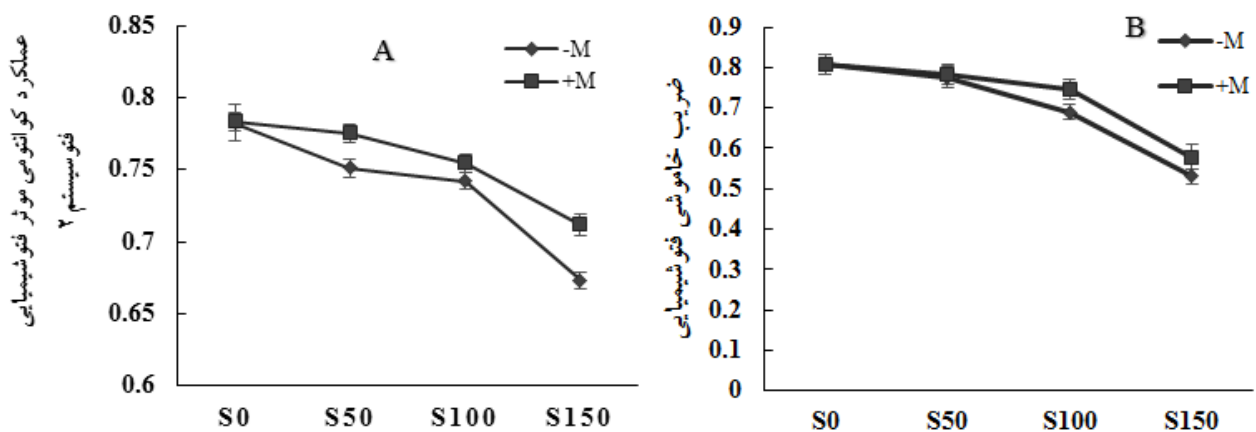
همزیستی قارچ یک عامل مهمی در کمک به گیاهان تحت شرایط نامناسب محیطی می باشد. نتایج این پژوهش نشان داد

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 همزیستی قارچ بر تحمل گیاه تحت تنش شوری می تواند بخاطر فراهمی کافی عناصر غذایی بخصوص فسفر و انرژی برای مقابله با سمیت شوری با کمک قارچ همزیست باشد. با افزایش 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 شور، گیاهان همزیست با قارچ به دلیل بهبود 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 شور 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.

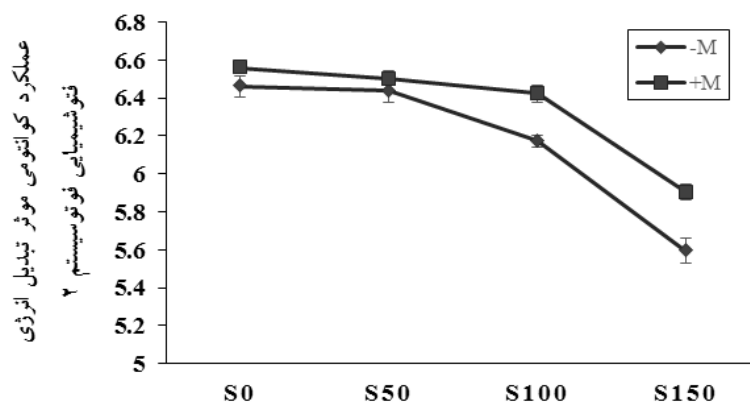
محتوای کلروفیل برگ یک فاکتور فیزیولوژیکی مهم می باشد که نشان دهنده میزان فتوسنتز در گیاهان می باشد مطالعات قبلی نشان دادند افزایش تنش شوری باعث کاهش محتوای کلروفیل می شود که میزان کاهش به تحمل گیاه به



شکل ۸- تأثیر همزیستی قارچ *P. indica* (+M: تلقیح شده و -M: بدون تلقیح) بر خاموشی غیر فتوشیمیایی (A) و حداکثر کارایی کوانتومی 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 کوانتومی 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 کوانتومی موثر تبدیل فتوشیمیایی فتوسیستم ۲ گیاه گوجه فرنگی در سطوح مختلف شوری (S0: ۰، S50: ۵۰، S100: ۱۰۰ و S150: ۱۵۰ میلی مولار NaCl).

تنش بستگی دارد (Ashraf and Harris, 2013). تغییر محتوای کلروفیل می‌تواند باعث تغییر ساختار کلروپلاست و ممانعت از عملکرد دستگاه فتوسنتزی شود، بنابراین افزایش و یا حفظ محتوای کلروفیل تحت تنش شوری می‌تواند به عنوان یک

فاکتور بیولوژیکی برای تحمل شوری در گونه‌های مختلف گیاهی مورد استفاده قرار گیرد. نتایج این پژوهش نشان داد که همزیستی قارچ باعث افزایش میزان کلروفیل a و b در همه تیمارها نسبت به گیاهان بدون همزیست شده بود و مطابق نتایج بدست آمده توسط Colla و همکاران (۲۰۰۸)، Sheng و همکاران (۲۰۰۸) و Sannazzaro و همکاران (۲۰۰۶) می‌باشد که در تمامی آنها شاخص‌های فیزیولوژیک از جمله میزان کلروفیل، وزن خشک اندام‌ها و وضعیت آبی در گیاهان همزیست شده با قارچ در شرایط تنش شوری نسبت به گیاهان غیر همزیست بهتر بوده است. از آنجا که شوری باعث کاهش محتوای کلروفیل از طریق سرکوب آنزیم‌های درگیر در بیوسنتز رنگیزه‌های کلروفیل و محدود کردن جذب عناصر غذایی می‌شود (Murkute et al., 2006)، همزیستی با قارچ مایکوریزا می‌تواند با بهبود جذب منیزیم و فسفر، باعث افزایش بیوسنتز کلروفیل شود (kadian et al., 2013). افزایش بیوسنتز کلروفیل باعث افزایش رشد و محصول گیاه تحت تنش شوری می‌شود. در گزارشی kadian و همکاران (۲۰۱۳) بیان کردند گیاه *Cicer arietinum* L. همزیست با قارچ مایکوریزا دارای محتوای کلروفیل بیشتری نسبت به گیاهان بدون همزیست تحت تنش شوری بودند. آنها بیان داشتند اثرات منفی شوری بر روی بیوسنتز کلروفیل در گیاهان همزیست به مراتب کمتر از گیاهان بدون همزیست بود. محتوای کلروفیل بیشتر در گیاهان همزیست می‌تواند نشان دهنده ضرورت میزان فتوسنتز بیشتر برای تامین کربن قارچ در رابطه همزیستی با گیاه باشد (Wright et al., 1998). همچنین نتایج بدست آمده نشان دادند که تنش شوری باعث افزایش کاروتنوئید در گیاهان گوجه فرنگی شده بود که مطابق گزارشات قبلی همزیستی قارچ باعث افزایش بیشتر کاروتنوئید نسبت به گیاهان بدون همزیست در همه سطوح شوری شد (Lim et al., 2012). در مطالعه انجام شده توسط Lim و همکاران (۲۰۱۲) نشان داده شد که استرس شوری باعث القای بیوسنتز آبسزیک اسید از کاروتنوئیدها از طریق مسیر موالونیک اسید و بنابراین افزایش تحمل گیاه به تنش اسمزی حاصل از شوری می‌شود. در نتیجه،

تجمع کاروتنوئید در گیاه گوجه فرنگی تحت تنش شوری می‌تواند ناشی از القای مسیر موالونیک اسید برای بیوسنتز آبسزیک اسید باشد که توسط همزیستی قارچ تقویت می‌شود. شرایط محیطی استرس‌زا می‌تواند باعث تجمع ترکیبات محلول سازگار مانند پرولین، قندها و گلايسين بتائين 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 همزیست شده با قارچ این افزایش بیشتر در اندام هوایی مشاهده می‌شود و حتی در ریشه این افزایش در گیاهان همزیست نشده از همزیست شده بیشتر است. این چنین نتایجی قبلاً در تنش‌های دیگر مثل تنش خشکی در گیاهانی همچون زنجبیل که همزیستی مایکوریزایی دارند مشاهده شده است (Bhosale and Shinde, 2011) توجهی که در این خصوص پیشنهاد شده اینست که با توجه به نقش اسمولیتی پرولین، در شرایط تنش خشکی یا شوری در اندام هوایی به دلیل تفرق نیاز بیشتری به پرولین و در نتیجه فشار اسمزی بالاتر وجود دارد در حالیکه در ریشه به دلیل همزیستی با قارچ نیاز کمتری احساس می‌شود.

افزایش قندهای محلول در ریشه گیاهان همزیست تحت شرایط بدون تنش شوری می‌تواند به خاطر نیاز قارچ اندوفیت به کربن و انتقال آن از اندام هوایی به ریشه باشد. به عبارت دیگر، در شرایط تنش شوری، محتوای قندهای محلول ریشه در گیاهان همزیست شده و غیر همزیست 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 همزیست تحت تنش شوری بطور قابل توجهی کمتر از گیاهان بدون همزیست است. Schellebaum و همکاران (۱۹۹۸) پیشنهاد کردند قارچ‌های همزیست می‌توانند یک مخزن قوی برای دریافت کربن تحت شرایطی که باعث کاهش فتوسنتز

همزیست نسبت به گیاهان بدون همزیست در تمام سطوح شوری بالاتر است. بطور معمول، غلظت بالاتر دی اکسید کربن بین سلولی برای فتوسنتز موثر می‌باشد، اما تحت تنش شوری، افزایش دی اکسید کربن بین سلولی بطور غیرمستقیم نشان دهنده آسیب وارده به دستگاه فتوسنتزی می‌باشد زیرا کاهش در هدایت روزنه‌ای و غیرفعال شدن آنزیم‌ها تحت تنش شوری می‌تواند باعث تجمع دی اکسید کربن بین سلولی شود (Powles, 1984, Munns, 2002). بنابراین می‌توان پیشنهاد داد همزیست قارچ میکوریزا می‌تواند باعث افزایش توانایی فتوسنتز 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 روزنه 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 (۱۹۹۵) گزارش دادند جذب آب توسط ریشه‌های 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 بخاطر کاهش در دسترس بودن مواد فتوسنتزی 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 داشته است که پتانسیل آب برگ بالاتر در گیاهان همزیست تحت تنش 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 فتوسنتز خالص، هدایت روزنه‌ای 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 مقاوت روزنه‌ای باعث افزایش ظرفیت تبادلات گازی گیاه و تعرق شود. میزان پایین‌تر مقاومت روزنه‌ای در گیاهان همزیست نشان می‌دهد این گیاهان نسبت به گیاهان بدون همزیست مدت بیشتری قادرند روزنه‌ها را باز نگه دارند (Subramanian *et al.*, 1995). بعضی از مطالعات پیشنهاد می‌کنند همزیستی قارچ با گیاهان می‌تواند تعداد واحدهای فتوسنتزی، میزان ذخیره و صادرات مواد فتوسنتزی در گیاهان همزیست را افزایش دهند (Augé 2001). همچنین نتایج نشان داد غلظت دی اکسید کربن زیر روزنه در گیاهان

همزیست می‌شود که اثرات تخریبی تنش شوری بر روی فتوسیستم ۲ توسط همزیستی قارچ می‌تواند 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 رنگیزه-های فتوستتزی، 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 کوانتومی 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 کوانتومی 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 فتوستتزی 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 *Zingiber officinale* grown under water stress. *Indian Journal of Fundamental and Applied Life Sciences* 1:172-176.
- Colla, G., Roupael, 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, *Sarcocornia 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.