مقاله پژوهشی

بررسی تأثیر قارچ میکوریز بر افزایش مقاومت به خشکی پایه‌های بادام در شرایط تنش کم آبی

محمود محمدی[۱]* و بیژن حقیقتی[۲]

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۹/۸/۲۰- تاریخ پذیرش: ۱۴۰۰/۲/۲۱)

چکیده

به‌منظور بررسی مصرف قارچ‌های میکوریز بر صفات فیزیولوژیک و افزایش مقاومت به تنش کم آبی در پایه‌های متداول بادام آزمایشی به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح آماری بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار در مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی شهرکرد اجرا شد. فاکتورهای این تحقیق شامل فاکتور اول، قارچ میکوریز در دو سطح شامل M_0: بدون استفاده و M_1: استفاده از قارچ میکوریز، فاکتور دوم پایه بادام در چهار سطح (GN، GF، محلی شوراب ۲ و تلخ) و فاکتور سوم تنش کم آبی در چهار سطح (I_1: بدون تنش به‌عنوان شاهد، I_2: ۲۰، I_3: ۴۰ و I_4: ۶۰ درصد تخلیه رطوبت قابل استفاده گیاه) بودند. نتایج نشان داد بیشینه مقادیر صفات بررسی شده به جز میزان پرولین برگ از پایه GF حاصل شد. با افزایش تنش کم آبی از تیمار I_1 به تیمار I_4، صفات مورد بررسی افزایش یافتند. مصرف قارچ‌های میکوریز در تیمارهای تنش کم آبی باعث افزایش معنی‌دار پرولین ریشه و برگ، قندهای محلول ریشه و فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانی کاتالاز و پراکسیداز شد. بیشینه قندهای محلول ریشه و پرولین برگ به‌ترتیب از تیمارهای $GF+M_1$ و $GN+M_0$ بدست آمد. بیشینه میزان فعالیت آنزیم کاتالاز و پراکسیداز از تیمارهای ترکیبی I_4+M_1 و $GF+I_4$ حاصل شد. بیشینه و کمینه میزان قندهای محلول برگ از تیمارهای $GF +I_4+M_0$ و $GN + I_1 +M_1$ حاصل شد. تلقیح قارچ‌های میکوریزی منجر به افزایش مقاومت پایه‌ها در برابر تنش کم آبی شد. بر اساس نتایج این تحقیق بیشینه مقاومت به تنش کم آبی در پایه GF حاصل شد.

کلمات کلیدی: بادام، پراکسیداز، پرولین، قندهای محلول، کاتالاز

۱- استادیار پژوهش، بخش تحقیقات خاک و آب، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان چهارمحال و بختیاری، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، شهرکرد، ایران.

۲- استادیار پژوهش، بخش تحقیقات خاک و آب، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان چهارمحال و بختیاری، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، شهرکرد، ایران.

* پست الکترونیک: m.mohamadi@areeo.ac.ir

مقدمه

بادام (*Prunus amygdalis* L.)، بومی مناطق غرب آسیا تا حوزه دریای مدیترانه بوده و کشور ایران با ۱۹۶ هزار هکتار دارای رتبه سوم سطح زیر کشت بادام پس از آمریکا و اسپانیا در جهان می‌باشد (احمدی و همکاران، ۱۳۹۶). با توجه به پتانسیل و سازگاری بادام برای احداث باغ در اراضی شیب‌دار، آهکی و سنگلاخی، نقش استراتژیک در اشتغال و اقتصاد پایدار در استان چهارمحال و بختیاری، بروز خشکسالی‌های اخیر و افزایش تقاضای استفاده از منابع آب در حوزه زایندرود لازم است تا گزینه‌های مدیریت مصرف و افزایش کارآیی مصرف آن مورد بررسی قرار گیرد. تنش خشکی از مهم‌ترین عوامل محدودکننده عملکرد و تولید محصولات کشاورزی می‌باشد. بسیاری از خصوصیات آناتومیکی، فیزیولوژیکی، آنزیمی، تغذیه‌ای و عملکرد کمی و کیفی بادام تحت تأثیر تنش خشکی قرار می‌گیرند (فلکساس[1] و همکاران، ۲۰۰۹). گیاهان می‌توانند با افزایش جذب و یا به کمینه رساندن تلفات آب از تنش خشکی اجتناب نمایند. برخی از گونه‌ها از طریق تنظیم اسمزی تنش آبی را تحمل می‌کنند (گونزالز[2] و همکاران، ۲۰۰۹). تنظیم اسمزی مهم‌ترین مکانیسم برای ایجاد جریان آب از خاک به داخل ریشه‌ها است و پتانسیل اسمزی گیاه توسط انباشتگی یون‌های آلی یا محلول کاهش می‌یابد. مواد محلولی که در تنظیم اسمزی نقش دارند، شامل ترکیبات آلی مانند پرولین، پلی‌آمین‌ها، قندهای محلول یا یون‌های غیرآلی مانند پتاسیم، کلسیم و کلر می‌باشند (علی اصغرزاد[3] و همکاران، ۲۰۰۶). علاوه بر سیستم‌های حفاظتی ذاتی گیاهان در مقابل تنش‌های زیستی و غیرزیستی، تعدادی از ریزجانداران در خاک وجود دارند که برآیند اثرات متقابل شان با محیط خاک و ریشه موجب افزایش جذب عناصر غذائی، افزایش عملکرد، تعدیل اثرات نامطلوب انواع تنش‌ها و بهبود ویژگی‌های خاک می‌گردند. از جمله این ریزجانداران میکوریزا و همزیستی انواعی از قارچ‌های خاکزی با ریشه گیاهان است (اسمیت و رید[4]، ۲۰۰۸). در شرایط تنش خشکی پرولین آزاد افزایش می‌یابد که سبب کاهش پتانسیل آبی محلول خاک و افزایش شیره سلول می‌شود. همزیستی میکوریزی از طریق افزایش جذب عناصر غذایی، افزایش تبادلات گازی برگ و میزان فتوسنتز، تولید آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، اصلاح محیط ریزوسفر، بهبود ساختار خاک از طریق تشکیل خاکدانه‌های پایدار، گسترش ریشه‌های خارجی و تغییر مورفولوژی ریشه، باعث افزایش سطح و توان جذب ریشه شده که به گیاه میزبان کمک می‌کند تا میزان آب و مواد غذایی بیشتری از خاک جذب نماید (مارشنر و دل[5]، ۱۹۹۴؛ اسمیت و رد، ۲۰۰۸؛ بارزانا[6] و همکاران، ۲۰۱۵؛ یین[7] و همکاران، ۲۰۱۶؛ مردحیاح[8] و همکاران، ۲۰۱۶). قارچ‌های میکوریزی در گیاهانی که دارای ریشه‌های فرعی کمتر انشعاب یافته هستند از کارآیی بیشتری برخوردار است (برندرت[9] و همکاران، ۱۹۹۶). تحقیقات پورسل و ریزلوزانو[10] (۲۰۰۴) نشان داد میزان تجمع پرولین در ریشه گیاهان میکوریز تحت شرایط خشکی، افزایش می‌یابد در حالی که در برگ‌ها نتیجه برعکس دارد. همچنین میزان تجمع قند تحت شرایط خشکی در گیاهان میکوریز به نسبت گیاهان غیر میکوریز کمتر است. نتایج باقری و همکاران (۱۳۹۰) در خصوص تأثیر قارچ میکوریزا آربسکولار و تنش خشکی بر رشد، روابط آبی، تجمع پرولین و قندهای محلول در نهال‌های دو رقم پایه‌ای پسته اهلی (*Pistacia vera* L.) نشان داد کاربرد میکوریز باعث افزایش رشد رویشی گیاهان در شرایط خشکی می‌شود. همچنین روابط آبی گیاهان میکوریزدار در مقایسه با گیاهان بدون میکوریز بهبود یافته و غلظت پرولین و قندهای محلول در برگ گیاهان میکوریزدار کمتر و در ریشه بیشتر از گیاهان بدون میکوریز است. در آزمایشی دیگر اثر قارچ میکوریز بر تجمع پرولین و کربوهیدرات گیاه سویا، تحت شرایط خشکی بررسی گردید. نتایج نشان داد که میزان تجمع پرولین در ریشه گیاهان میکوریز تحت شرایط خشکی، افزایش یافت. همچنین میزان تجمع قند، تحت شرایط خشکی در گیاهان میکوریز به نسبت گیاهان غیرمیکوریز کمتر بود (پورسل و ریزلوزانو، ۲۰۰۴). در اثر تنش کم‌آبی تعامل بین تولید و مهار اکسیژن به هم می‌خورد. در نتیجه تجمع اکسیژن‌های فعال سبب دناتور شدن پروتئین و جهش در DNA و پراکسیداسیون لیپیدها

1. Flexas
2. Gonzalez
3. Aliasgharzad
4. Smith and Read
5. Marschner and Dell
6. Bárzana
7. Yin
8. Mardhiah
9. Brundrett
10. Porcel and Ruiz-Lozano

و در نهایت مختل شدن متابولیسم طبیعی گیاه و در نهایت منجر به مرگ سلول‌ها می‌شود (اپل و هیرت[1]، ۲۰۰۴). از ترکیبات بسیار مهم در سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانتی گیاهان آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان هستند که سبب مهار اکسیژن‌های فعال و افزایش مقاومت به خشکی در گیاهان میکوریزی می‌شوند (پورسل و ریزلوزانو، ۲۰۰۳). از جمله این آنزیم‌ها، سوپر اکسیددیسموتاز که سبب تبدیل O_2^- به H_2O_2، کاتالاز که سبب تبدیل H_2O_2 به آب و اکسیژن و آسکوربیک پراکسیداز که سبب تبدیل H_2O_2 به آب با استفاده از اسید آسکوربیک به منزلهٔ پذیرنده الکترون می‌باشند (گارا[2] و همکاران، ۲۰۰۳). همزیستی قارچ‌های میکوریز به‌شدت میزان H_2O_2 و O_2^- را کاهش می‌دهد که نشان‌دهنده اثر قارچ میکوریز بر کاهش تجمع اکسیژن‌های فعال در گیاهان میزبان است. تحقیقات وو و زو[3] (۲۰۰۹) در بررسی اثر قارچ *Glomus versiforme* بر مرکبات در شرایط تنش کم‌آبی نشان دادند، تنش کم‌آبی سبب افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی می‌شود. نتایج بررسی‌های پورسل و ریزلوزانو (۲۰۰۴) نشان می‌دهد در طول دوره خشکی در گیاهان دارای قارچ میکوریز میزان فعالیت آنزیمی آنتی‌اکسیدانت کمتر از گیاهان بدون قارچ میکوریز است، زیرا گیاهان دارای قارچ میکوریز تحت شرایط خشکی، کمتر در مقابل تنش اکسیداتیو قرار می‌گیرند. بررسی‌های وو و همکاران (۲۰۰۷) نشان داد افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان را در شرایط کم‌آبی ناشی از اثر قارچ *Funneliformiss mosseae* بر دانهال‌های مرکبات تلقیح شده با قارچ میکوریز است. با توجه به اهمیت استراتژیک بادام و نقش‌های مفید قارچ‌های میکوریز آربسکولار در همزیستی با گیاهان، از جمله بادام این پژوهش با هدف بررسی تأثیر استفاده از قارچ‌های میکوریز بر افزایش مقاومت به خشکی چهار پایه بادام مرسوم در استان چهارمحال و بختیاری انجام شد.

مواد و روش‌ها

این آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح آماری بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار در سال ۱۳۹۷ در مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی شهرکرد انجام شد. فاکتورهای آزمایشی عبارت بودند از فاکتور اول، قارچ میکوریزا در دو سطح شامل M_0: بدون استفاده قارچ میکوریز و M_1: استفاده قارچ میکوریز، فاکتور دوم پایه بادام در چهار سطح (GN، GF، محلی شوراب ۲ و تلخ) و فاکتور سوم تنش کم آبی در چهار سطح (I_1: بدون تنش به‌عنوان شاهد، I_2: تنش ۲۰ درصد، I_3: تنش ۴۰ درصد و I_4: تنش ۶۰ درصد تخلیه رطوبت قابل استفاده گیاه). در این آزمایش بعد از نمونه‌برداری مقدماتی ابتدا مقدار کافی خاک با میزان فسفر قابل جذب پائین به محل آزمایش انتقال داده شد و مراحل آماده‌سازی و عبور از الک بر روی آن اعمال و خصوصیات فیزیکی و شیمیایی آن اندازه‌گیری شد (جدول شماره ۱) (امامی، ۱۳۷۵). برای تهیه پایه بادام تلخ تعداد کافی بذر بادام تلخ تهیه و پس از اعمال سرمادهی در اسفند ماه ۹۶ با مساعد شدن هوا، بذرهای جوانه‌زده شده به گلدان‌های پلاستیکی دو کیلوگرمی انتقال داده شدند و مراقبت لازم از آنها به مدت سه ماه تا مرحله استقرار ریشه و رشد نهال و انتقال پایه‌های بذری بادام به گلدان‌های ۱۳ لیتری انجام شد. در ادامه قلمه‌های سه‌ماهه پایه‌های GF677 (هیبرید هلو و بادام)، GN15 (هیبرید هلو و بادام) و پایه بومی شوراب ۲ (هیبرید دیرگل هلو و بادام شاهرود ۱۶) از نهالستان‌های سطح منطقه به گلخانه انتقال داده شد. سپس مراحل پرکردن خاک در گلدان‌های ۱۳ لیتری انجام شد و پایه‌های مورد آزمایش به گلدان‌ها انتقال و آبیاری تا مرحله استقرار پایه‌ها به‌طور یکسان انجام شد. مصرف قارچ میکوریز به میزان۱۰۰ گرم از مخلوط سه گونه قارچ میکوریزایی *Clariodeoglumus etunicatum*، *Rhizophagus intraradices* و*Funneliformiss mosseae* برای هر پایه با جمعیت کمینه ۱۰۰ اندام فعال قارچ شامل اسپور، وزیکول، هیف و قطعات ریشه حاوی اندام مختلف قارچ میکوریز در هر گرم در زیر ریشه قرار داده شد. تعداد پروپاگول در زادمایه قارچ با روش تهیه سری رقت از مایه تلقیح تهیه شده و با استفاده از روش MPN[4] طی آزمون گلخانه‌ای پنج هفته‌ای با گیاه میزبان ذرت اندازه‌گیری شده است. زادمایه قارچ میکوریز از بخش تحقیقات بیولوژی خاک موسسه تحقیقات خاک و آب کشور تهیه شد و در زیر ریشه قرار داده شد. بعد از استقرار، گلدان‌ها به فضای باز انتقال داده شده و تیمارهای تنش آبی اعمال شدند. افزایش آب به گلدان‌ها از طریق اندازه‌گیری رطوبت خاک با استفاده از

1. Apel and Hirt
2. Gara
3. Wu and Zou
4. Most Probable Number

جدول ۱- خصوصیات فیزیکی و شیمیایی خاک مورد آزمایش

هدایت الکتریکی	pH	فسفر	پتاسیم	آهن	روی	منگنز	مس	نیتروژن	کربن آلی	مواد خنثی شونده	رس	سیلت	شن	رطوبت F.C	رطوبت PWP
($ds\ m^{-1}$)			($mg\ Kg^{-1}$)						(%)						
۰/۸۸	۷/۸۱	۶	۳۱۱	۴/۱	۰/۵۸	۸/۹	۰/۹۳	۰/۰۷۳	۰/۹۲	۲۴/۵	۲۶	۵۴	۲۰	۳۳/۵	۱۵/۶۷

دستگاه رطوبت‌سنج TDR[1] و جبران آب کاهش یافته در هر یک از سطوح رطوبتی فوق انجام شد. جهت تعیین مقدار آب مورد نیاز تیمارهای تنش، ابتدا میزان رطوبت خاک در نقاط ظرفیت زراعی و پژمردگی دائم با استفاده از دستگاه صفحه فشاری[2] تعیین شد. سپس با استفاده از دستگاه رطوبت‌سنج، رطوبت حجمی خاک در عمق توسعه ریشه اندازه‌گیری شد و میزان آب با استفاده از فرمول عمق آب آبیاری محاسبه و به گلدان‌ها اضافه شد (علیزاده، ۱۳۹۴). در این مرحله پس از محاسبه میزان رطوبت در تیمارهای تنش آبیاری و محاسبه میزان آب در هر تیمار، روزانه رطوبت خاک در گلدان‌ها اندازه‌گیری و به محض رسیدن رطوبت گلدان به نقطه رطوبتی مورد نظر آبیاری گلدان‌ها انجام شد. اضافه کردن آب به گلدان‌ها در تیمارهای رطوبتی با استفاده از پیمانه‌های حجمی با توجه به میزان آب محاسبه شده برای هر تیمار و وزن کردن گلدان‌های اضافی برای هر تیمار در طول مرحله رشد، انجام گردید. گیاهان به مدت شش هفته تحت تنش قرار داده شدند. در پایان آزمایش پایه‌ها را به طور کامل از خاک خارج نموده و ریشه را از ساقه از محل طوقه جدا نموده و نمونه برگ و ریشه از پایه‌ها به مقدار نیاز برداشت نموده و به آزمایشگاه انتقال و مقادیر پرولین با استفاده از روش نین‌هیدرین[3] با دستگاه طیف‌سنج مدل 3100UVShimadzu ساخت کشور ژاپن در طول موج ۵۱۵ نانومتر (بیتس[4] و همکاران، ۱۹۷۳)، قندهای محلول به روش بایسی و مرسک[5] (۱۹۹۳) و جذب نوری نمونه‌ها در طول موج ۶۲۵ نانومتر و میزان فعالیت کاتالاز و پراکسیداز به روش چانس و ماهلی[6] (۱۹۵۵) در طول موج ۴۶۵ و ۲۹۰ نانومتر اندازه‌گیری شد. تجزیه و تحلیل آماری داده‌ها توسط نرم‌افزار SAS 9.2 و مقایسه میانگین‌ها به روش آزمون چنددامنه‌ای دانکن انجام شد.

نتایج و بحث

تأثیر تیمارهای آزمایش بر خصوصیات فیزیولوژیکی پایه‌های مورد بررسی

قندهای محلول ریشه

نتایج تجزیه واریانس مرکب نشان داد اثر پایه، تنش کم آبی و قارچ میکوریزا و اثر متقابل پایه در قارچ میکوریز و تنش کم آبیاری در قارچ میکوریزا بر قندهای محلول ریشه معنی‌دار شد (جدول ۲). در میان پایه‌های آزمایش شده بیشینه قندهای محلول ریشه به میزان ۲۲/۳ میکرومول بر گرم وزن تر تازه از پایه GF حاصل شد. با افزایش شدت تنش کم آبی قندهای محلول ریشه افزایش یافتند. بیشینه میزان این پارامتر از تیمار I_4 حاصل شد که نسبت به تیمار I_1، ۳۰/۶ درصد افزایش داشت. تلقیح پایه‌های بادام با قارچ میکوریز، میزان قندهای محلول ریشه را نسبت به تیمار شاهد، ۱۸/۶ درصد افزایش داد (جدول ۳). در خصوص اثر متقابل پایه در قارچ میکوریز بیشینه و کمینه میزان قندهای محلول ریشه به ترتیب به میزان ۲۴/۹ و ۱۸/۷ میکرومول بر گرم وزن تر تازه از تیمارهای $GN+M_1$ و$M_0+Talkh$ تلخ حاصل شد (شکل ۱). پایه GF به دلیل داشتن حجم و سرعت رشد ریشه بیشتر از پتانسیل رشدی بالاتری نسبت به دیگر پایه‌ها برخوردار است. تأثیر قارچ‌های میکوریزی بر افزایش رشد و گسترش رشد ریشه در پایه GF بیشتر می‌باشد و از این طریق دسترسی ریشه به حجم خاک و منافذ بیشتر شده و می‌تواند آب و مواد غذایی بیشتری را جذب نماید و متعاقب آن قندهای محلول را در راستای جبران کمبود آب افزایش دهد. در خصوص اثر متقابل معنی‌دار آبیاری در میکوریز بیشینه و کمینه میزان قندهای محلول ریشه از تیمارهای I_4+M_1 و I_1+M_0 به ترتیب به میزان ۲۵ و ۱۷/۲ میکرومول بر گرم وزن تر تازه حاصل شد (جدول ۴). افزایش غلظت قندهای محلول در ریشه گیاهان دارای قارچ میکوریز در مقایسه با گیاهان فاقد قارچ و با

1. Time Domain Reflectometry (TDR)
2. Pressure plate
3. Ninhydrin
4. Bates
5. Buysse and Merckx
6. Chance and Maehly

جدول۲- نتایج تجزیه واریانس تأثیر پایه، سطوح خشکی و میکوریزا بر خصوصیات فیزیولوژیک پایه‌های بادام مورد بررسی

منابع تغییرات		قندهای محلول ریشه	پرولین رریشه	پرولین برگ	قندهای محلول برگ	کاتالاز	پراکسیداز
	درجه آزادی						
تکرار (رقم)	۲	۲/۲ns	۲/۳ ns	۵۵**	۲/۳*	۳ ns	۳/۵ ns
پایه (A)	۳	۵۸**	۴۱**	۱۱۴**	۱۰۵**	۱۶۲**	۱۵۵**
کم آبیاری (B)	۳	۸۸**	۱۵۰**	۲۵۴**	۱۶**	۱۵۰**	۱۳۰**
قارچ (C)	۱	۳۰۰**	۲۱۰**	۲۱۹**	۲/۲*	۲۱۰**	۲۰۳**
پایه×کم آبیاری(A×B)	۹	۳ns	۲۵/۸**	۱۵**	۰/۹*	۲۵**	۲۶**
پایه× قارچ (A×C)	۳	۷/۶*	۱۳/۷ns	۲۰*	۰/۱ns	۱۳/۷ns	۱۴ ns
آبیاری× قارچ (B×C)	۳	۵/۸*	۲۱*	۳/۲ns	۵/۴**	۲۱*	۲۰*
پایه×کم آبیاری×قارچ(A×B×C)	۹	۱/۶ns	۵/۶ns	۳/۸ns	۱/۴**	۵ns	۵/۳ns
خطا	۶۲	۲	۲/۶	۵/۵	۰/۴	۲/۶	۶
کل	۹۵						
ضریب تغییرات (درصد)		۷	۱۱	۱۲/۲	۸/۷	۷	۴/۶

ns و * و ** به ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطح ۵ و ۱ درصد

افزایش شدت تنش آبی با نتایج تحقیقات باقری و همکاران (۱۳۹۰)، زکائی‌خسروشاهی (۱۳۹۲)؛ پورسل و ریزلوزانو (۲۰۰۴) مطابقت دارد. بررسی‌های زکائی‌خسروشاهی و همکاران (۱۳۹۲) بر روی پاسخ‌های فیزیولوژیک پنج گونه بادام نشان می‌دهد در پاسخ به تنش خشکی قندهای محلول، پرولین و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی شامل سوپراکسید دیسموتاز، پراکسیداز، کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز و گلوتاتیون‌ردوکتاز در برگ‌های دانهال‌های تنش دیده به‌طور معنی‌داری افزایش یافت. باقری و همکاران (۱۳۹۰) گزارش نمودند تأثیر دو گونه قارچ میکوریز *Glomus mosseae* و *Glomus intraradices* در شرایط تنش خشکی بر رشد، روابط آبی، تجمع پرولین و قندهای محلول در نهال‌های دو رقم پایه‌ای پسته اهلی (*Pistaciavera* L.) باعث افزایش رشد رویشی گیاهان در شرایط خشکی شد. همچنین روابط آبی گیاهان میکوریزدار در مقایسه با گیاهان بدون میکوریز بهبود یافته و غلظت پرولین و قندهای محلول در برگ گیاهان میکوریزدار کمتر و در ریشه بیشتر از گیاهان فاقد میکوریزا است. در تعدادی از مطالعات گزارش شده است که تجمع قندهای محلول با مقاومت گیاهان در برابر تنش خشکی در ارتباط است (اصلانپور[1] و همکاران، ۲۰۱۶). در شرایط تنش خشکی گروه‌های هیدروکسیل قندها جانشین آب شده و موجب حفظ برهم‌کنش‌های هیدروفیلی در غشاءها و پروتئین‌ها در طول تنش می‌شوند (هامل[2] و همکاران، ۲۰۱۰).

پرولین ریشه

مطابق نتایج تجزیه واریانس مرکب اثر پایه، تنش کم آبی و قارچ میکوریزا و اثر متقابل پایه در تنش کم آبی و اثر متقابل تنش کم آبی در قارچ میکوریزا بر پرولین ریشه معنی‌دار شد (جدول ۲). بیشینه میزان پرولین ریشه به میزان ۲۳ میکرومول بر گرم وزن تر تازه از پایه GF حاصل شد. (جدول ۳). نتایج تحقیقات نشان می‌دهد که میزان بیشتر پرولین ریشه یکی از شاخص‌های افزایش مقاومت به خشکی و تنش کم آبی است. رقم مقاوم دارای میزان بیشتر پرولین ریشه می‌باشد (باقری و همکاران، ۱۳۹۰؛ مشایخی و همکاران، ۱۹۹۳؛ علی‌اصغرزاده و همکاران، ۲۰۰۶؛ پورسل و ریزلوزانو، ۲۰۰۴). بررسی‌های مشایخی و همکاران (۱۳۹۳) نشان داد که مهم‌ترین سازوکار تحمل به تنش خشکی در پایه بادام GF677 در شرایط درون شیشه‌ای به‌کارگیری سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانتی، افزایش سنتز پروتئین (افزایش بیان ژن‌ها) و تجمع پرولین است. توانایی بهتر پایه‌های بذری و قلمه GF677 در تنظیم اسمزی نسبت به دانهال‌های بادام تلخ نشان می‌دهد امکان جایگزین کردن پایه‌های سنتی بادام تلخ که مقاومترین پایه‌ها به خشکی تصور می‌شوند با پایه-های جدیدتر در ایران وجود دارد (غلامی[3] و همکاران، ۲۰۱۲). با افزایش شدت تنش کم آبی از تیمار I_1 به تیمار I_4 میزان پرولین ریشه افزایش یافت. به گونه‌ای که در تیمار

1. Aslanpour
2. Hummel
3. Gholami

جدول ۳- مقایسه میانگین صفات تأثیر پایه، تنش کم آبی و قارچ میکوریز بر خصوصیات فیزیولوژیک پایه‌های بادام مورد بررسی

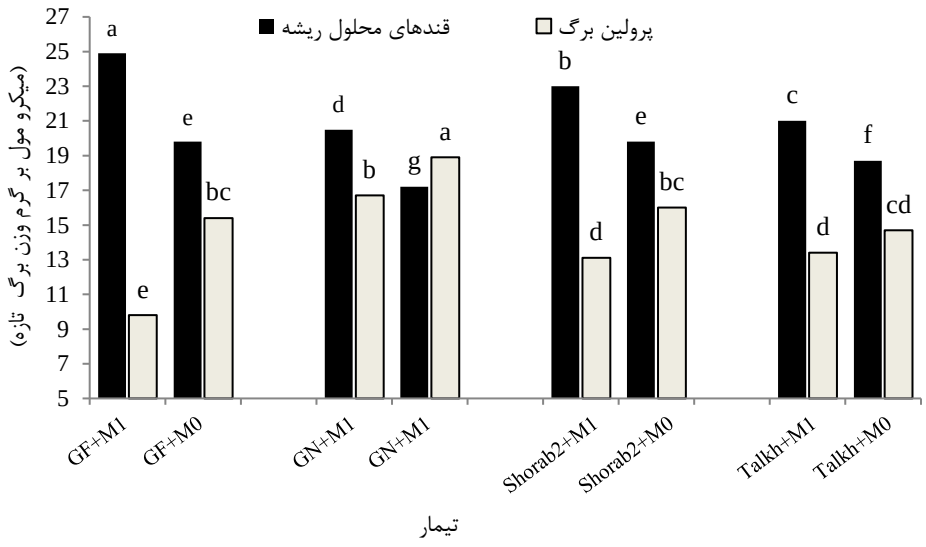
	قندهای محلول ریشه	پرولین ریشه	قندهای محلول برگ	پرولین برگ	کاتالاز	پراکسیداز
	میکرو مول بر گرم وزن برگ تازه				میکرو مول بر دقیقه در میلی گرم پروتئین	
GF	۲۲/۳a	۲۳a	۹/۱a	۱۲/۶ c	۳۵/۸a	۵۵/۸a
GN	۱۸/۸d	۱۹/۹c	۶/۳d	۱۷/۸ a	۳۰c	۵۰c
Shorab2	۲۱/۴b	۲۱/۵b	۷/۳c	۱۴/۶b	۳۵ab	۵۴/۵a
Talkh	۱۹/۸c	۲۱/۹ab	۸b	۱۴b	۳۳/۷b	۵۲/۹b
LSD	۰/۸۲	۱/۳۸	۰/۳۶	۱/۳۶	۱/۳۹	۱/۴۲
I_1	۱۸/۵c	۱۸/۹d	۶/۲c	۱۰/۴d	۳۱d	۵۰/۷d
I_2	۱۹/۵b	۲۰/۴c	۷/۲b	۱۴//۴c	۳۲/۵c	۵۲/۳c
I_3	۲۱/۸a	۲۲/۳b	۷/۵b	۱۶b	۳۴/۳b	۵۴b
I_4	۲۲/۶a	۲۴/۷a	۸a	۱۸a	۳۶/۷a	۵۶/۲a
LSD	۰/۸۲	۱/۳۸	۰/۳۶	۱/۳۶	۱/۳۹	۱/۴۲
M_1	۲۲/۳a	۲۳a	۷b	۱۳/۲b	۳۵a	۵۴/۷a
M_0	۱۸/۸b	۲۰b	۷/۳a	۱۶/۳ a	۳۲/۲b	۵۱/۸b
LSD	۰/۵۸	۰/۹۷	۰/۲۵	۰/۹۶	۰/۹۸	۱

در هر ستون میانگین‌هایی که حداقل دارای حرف مشترک هستند، فاقد اختلاف معنی‌دار بر اساس آزمون دانکن در سطح احتمال ۵ درصد می‌باشند

آبیاری I_4 افزایش ۳۱ درصدی مشاهده شد. با مصرف قارچ‌های میکوریزی میزان پرولین در مقایسه با تیمار شاهد ۱۱/۵ درصد افزایش نشان داد (جدول ۳). پرولین علاوه بر نقش آن در افزایش محتوای مواد حل شونده در سلول، تجمع آن در تحمل به آبزدایی مؤثر بوده و می‌تواند از پروتئین‌ها و ساختارهای غشا در شرایط کم آبی محافظت نماید. همچنین از پرولین به‌عنوان یک زداینده گروه‌های اکسیژن فعال در شرایط تنش نام برده شده است (علی اصغرزاده و همکاران، ۲۰۰۶). در خصوص اثر متقابل معنی‌دار پایه در تنش کم آبی، بیشینه و کمینه میزان پرولین از تیمارهای $GF+I_4$ و $GN+I_1$ به‌ترتیب به میزان ۲۵/۵ و ۱۶/۵ میکرومول بر گرم وزن تر تازه حاصل شد (جدول ۵). با افزایش شدت تنش کم آبی میزان پرولین ریشه افزایش یافت. این نتیجه با نتایج تحقیقات باقری و همکاران (۱۳۹۰)؛ میرزایی و همکاران (۱۳۹۲)؛ پورسل و ریزلوزانو، (۲۰۰۴)؛ علی‌اصغرزاد و همکاران (۲۰۰۶)؛ حیات[1] و همکاران (۲۰۱۲) مطابقت دارد. همچنین با توجه به معنی‌دار شدن تنش کم آبی در قارچ میکوریز بیشینه و کمینه میزان پرولین از تیمارهای I_4+M_1 و I_1+M_0 به ترتیب به میزان ۲۷/۳ و ۱۸/۶ میکرومول بر گرم وزن تر تازه بدست آمد (جدول ۴). افزایش پرولین ریشه با افزایش تنش آبی می‌تواند از مکانیسم‌های تنظیم اسمزی و تحمل به خشکی در پایه‌های مورد مطالعه باشد. با مصرف قارچ‌های میکوریزی میزان پرولین ریشه افزایش یافت. احتمالاً قارچ میکوریز با افزایش پرولین در ریشه باعث کاهش پتانسیل آب در سلول‌های ریشه شده و باعث افزایش جذب آب می‌شود که در نتیجه گیاهان کمتر دچار تنش کم آبی می‌شوند. این نتایج با نتایج تحقیقات زارعی و همکاران (۱۳۹۲)، پورسل و ریزلوزانو (۲۰۰۴) و باقری و همکاران (۱۳۹۰) مطابقت دارد. پورسل و ریزلوزانو (۲۰۰۴) گزارش نمودند علت افزایش غلظت پرولین با مصرف قارچ میکوریز می‌تواند ناشی از کاهش شرایط تنش در گیاه باشد. اثر تنش کم آبی در قارچ میکوریز بر قندهای محلول برگ معنی‌دار شد (جدول ۲).

در میان پایه‌های آزمایش شده بیشینه قندهای محلول برگ به میزان ۹/۱ میکرومول بر گرم وزن تر از پایه GF حاصل شد. نتایج بررسی‌های مختلف نشان می‌دهد ارقام دارای میزان قندهای محلول برگ بیشتر نسبت به خشکی مقاوم‌تر می‌باشند (باقری و همکاران، ۱۳۹۰؛ مشایخی و همکاران، ۱۳۹۳؛ زکائی‌خسروشاهی و همکاران، ۱۳۹۲؛ سیرسلج[2] و همکاران، ۲۰۰۷؛ لیو[3] و همکاران، ۲۰۱۱). با افزایش شدت تنش خشکی از تیمار I_1 به تیمار I_4 قندهای محلول برگ

1. Hayat
2. Sircelj
3. Liu



شکل ۱- مقایسه میانگین اثرات متقابل پایه در قارچ میکوریز بر برخی از خصوصیات فیزیولوژیک پایه‌های بادام. میانگین‌های با حروف مشترک در سطح احتمال ۵٪ بر اساس آزمون دانکن اختلاف معنی‌داری ندارند.

افزایش یافتند. بیشینه میزان این پارامتر از تیمار I_4 حاصل شد که نسبت به تیمار کمینه (تیمار I_1) ۳۰ درصد افزایش نشان داد (جدول ۳). قندهای محلول از تنظیم کننده‌های اسمزی در سلول‌های گیاهی محسوب می‌شوند. افزایش غلظت آنها نقش مهمی در کاهش پتانسیل اسمزی سلول‌ها و افزایش شیب پتانسیل آب بین سلول‌های گیاهی و خاک ایفا کرده و جذب آب توسط ریشه‌ها را بهبود می‌بخشد. افزایش قندهای محلول در شرایط تنش خشکی ممکن است به دلیل کاهش میزان فتوسنتز، تجزیه کربوهیدرات‌های مرکب نظیر نشاسته به قندهای ساده‌تر و یا ناشی از تولید بیشتر سوکروز و کاهش انتقال آن به بیرون از برگ‌ها باشد (پاتاکاس[1] و همکاران، ۲۰۰۲؛ لیو و همکاران، ۲۰۰۴، کریمی[2] و همکاران، ۲۰۱۳). در خصوص اثر متقابل معنی‌دار پایه درتنش کم آبی بیشینه و کمینه میزان قندهای محلول برگ به‌ترتیب به میزان ۹/۷ و ۵/۸ میکرومول بر گرم وزن تر تازه از تیمارهای $GF+I_4$ و $GN+I_1$ حاصل شد (شکل ۱). در خصوص اثر متقابل معنی‌دار تنش کم آبی در قارچ میکوریز بیشینه و کمینه میزان قندهای محلول برگ از تیمارهای I_4+M_0 و I_1+M_1 به ترتیب به میزان ۸/۸ و ۶/۱ میکرومول بر گرم وزن تر تازه حاصل شد (جدول ۴). در خصوص اثرات متقابل سه گانه معنی‌دار، بیشینه و کمینه میزان قندهای محلول برگ از تیمارهای $GF+I_4+M_0$ و $GN+I_1+M_1$ به ترتیب به میزان ۱۰/۵ و ۵/۷ میکرومول بر گرم وزن تر حاصل شد. در این تحقیق تلقیح پایه‌های بادام با قارچ میکوریز، میزان قندهای محلول برگ را نسبت به تیمار شاهد فاقد میکوریز، کاهش داد (جدول ۳). با افزایش میکوریزی شدن، افزایش قندهای محلول برگ در تیمارهای میکوریزی کمتر از تیمارهای غیرمیکوریزی (شاهد) می‌باشد. این نتایج با نتایج تحقیقات باقری و همکاران (۱۳۹۰)؛ بهرامی‌نژاد و همکاران (۱۳۹۳)؛ پورسل و ریزلوزانو (۲۰۰۴)؛ کریمی و همکاران (۲۰۱۱) مطابقت دارد. در واقع میکوریزی شدن از افزایش قندهای محلول برگ جلوگیری می‌کند. در ارتباط با نقش میکوریز بر میزان پرولین و قندهای محلول در تنش خشکی برخی از محققین بر این باورند که تنش خشکی باعث افزایش میزان این مواد در برگ گیاهان می‌شود اما این روند در گیاهان شاهد بیشتر از گیاهان میکوریزی است. علت این تفاوت ناشی از این می‌باشد که گیاهان میکوریزی شده با استفاده از مکانیسم‌هایی از قبیل افزایش مؤثر سطح جذب ریشه، طول ریشه، تعداد ریشه‌های جانبی، کلونیزاسیون ریشه، تولید پروتون، ترشح اسیدهای آلی، سیدروفورها، ترکیبات کلات کننده و فسفاتاز اسیدی جذب آب و مواد غذایی بیشتری انجام داده و کمتر تحت تأثیر صدمات ناشی از خشکی قرار می‌گیرند (پورسل و ریزلوزانو، ۲۰۰۴).

پرولین برگ

اثر اصلی پایه، تنش کم آبی، قارچ میکوریزا و اثر متقابل

1. Patakas

2. Karimi

جدول ۴- مقایسه میانگین اثرات متقابل معنی‌دار تنش کم آبی در قارچ میکوریز بر خصوصیات فیزیولوژیک پایه‌های بادام

تنش	میکوریزا	قندهای محلول ریشه	پرولین ریشه	قندهای محلول برگ
		میکرو مول بر گرم وزن برگ تازه		
I1	M_1	۱۹/۷d	۱۹/۲۵de	۷/۲۰c
	M_0	۱۷/۲e	۱۸/۶e	۶/۱۱d
I2	M_1	۲۱/۲c	۲۱/۷dc	۷/۱۶c
	M_0	۱۷/۹e	۱۹/۲de	۸/۲۱ab
I3	M_1	۲۳/۵b	۲۴/۲b	۷/۶۳bc
	M_0	۲۰/۲dc	۲۰/۵cde	۸/۴۵a
I4	M_1	۲۵a	۲۷/۳a	۸/۳۷a
	M_0	۲۰/۲dc	۲۲/۲bc	۸/۸۰a
LSD		۱/۲۴	۲/۳۲	۰/۶

در هر ستون میانگین‌هایی که کمینه در یک حرف مشترک هستند فاقد اختلاف معنی‌دار بر اساس آزمون دانکن در سطح احتمال ۵ درصد می‌باشند.

دوگانه پایه در تنش کم آبیاری و اثر متقابل دوگانه پایه در میکوریزا بر پرولین برگ معنی‌دار شد (جدول ۲). در میان پایه‌ها بیشینه و کمینه میزان پرولین برگ از پایه بادام GN و GF به‌ترتیب به میزان ۱۷/۸ و ۱۲/۶ میکرومول بر گرم وزن تر تازه حاصل شد (جدول ۳). نتایج تحقیقات نشان می‌دهد که رقم مقاوم به خشکی دارای میزان کمتر پرولین برگ می‌باشد (بهرامی‌نژاد و همکاران، ۱۳۹۳؛ باقری و همکاران، ۱۳۹۰؛ پانوار[1]، ۱۹۹۳؛ ارزانی[2] و همکاران، ۲۰۱۰). با افزایش شدت تنش خشکی میزان پرولین برگ افزایش یافت به گونه‌ای که در تیمار آبیاری I_4 افزایش ۷۱ درصدی نسبت به تیمار آبیاری I_1 مشاهده شد (جدول ۳). در این تحقیق افزایش تجمع پرولین برگ با افزایش تنش خشکی با نتایج تحقیقات باقری و همکاران (۱۳۹۰)؛ زکائی-خسروشاهی (۱۳۹۲)؛ امرایی‌تبار و همکاران (۱۳۹۵)؛ مرادی و همکاران (۱۳۹۸)؛ ارزانی و همکاران (۲۰۱۰) مطابقت دارد. این محققین گزارش نمودند در شرایط تنش خشکی میزان پرولین برگ افزایش پیدا می‌کند. این افزایش به دلیل نقش حفاظتی پرولین و کاهش آسیب سلولی می-باشد. در این تحقیق میزان پرولین برگ در تیمارهای مصرف قارچ میکوریز کمتر بود (جدول ۳). این تغییرات نشان می-دهد که پایه‌های حاوی قارچ میکوریز با مقدار تجمع کمتر پرولین برگ، کمتر تحت تأثیر تنش خشکی نسبت به گیاهان فاقد قارچ میکوریز قرار گرفتند. در خصوص نقش قارچ میکوریز بر میزان پرولین و قندهای محلول در تنش خشکی، تحقیقات متعددی وجود دارد. بعضی از محققین معتقدند که قارچ میکوریز باعث افزایش پرولین و قندهای محلول در برگ گیاهان میزبان می‌شود و دلیل این امر را ناشی از کاهش پتانسیل آبی برگ در اثر تجمع این ترکیبات در سلول می‌دانند که باعث محافظت گیاه از صدمات ناشی از تنش خشکی می‌شود (وو و همکارن، ۲۰۰۷؛ خلفلاه و ابوغلیا[3]، ۲۰۰۸). برخی دیگر از محققین بر این عقیده هستند که قارچ میکوریز میزان پرولین و قندهای محلول را در برگ گیاهان میزبان نسبت به گیاهان بدون میکوریز در شرایط تنش خشکی کاهش می‌دهد. معمولاً گیاهان میکوریزی شده با استفاده از مکانیسم‌های خاص در جذب آب و مواد غذایی قادر هستند از شرایط تنش خشکی به طور موقت فرار کنند و کمتر دچار آسیب شوند و در نتیجه میزان پرولین و قندهای محلول نسبت به گیاهان فاقد میکوریز، افزایش کمتری نشان می‌دهد. در حقیقت پرولین را می توان به عنوان یک نشانه بالقوه از صدمه ناشی از کمبود آب در نظر گرفت. در افزایش مقاومت به خشکی میزان پرولین ریشه بسیار مهم‌تر از پرولین برگ است (پورسل و ریزلوزانو، ۲۰۰۴؛ اسلانپور و همکاران، ۲۰۱۶). در خصوص اثر متقابل معنی‌دار پایه در تنش کم آبیاری بیشینه و کمینه میزان پرولین برگ از تیمارهای $GN+I_4$ و $GF+I_1$ به ترتیب به میزان ۲۰ و ۶/۸ میکرومول بر گرم وزن تر تازه حاصل شد (جدول ۵). همچنین با توجه به معنی‌دار شدن اثر رقم در قارچ میکوریز بیشینه و کمینه میزان پرولین برگ از تیمارهای $GN+M_0$ و $GF+M_1$ به ترتیب به میزان ۱۸/۹ و ۹/۸ میکرومول بر گرم وزن تر تازه بدست آمد (شکل ۱).

1. Panvar
2. Arzani
3. Khalafallah and Abo-Ghalia

مصرف میکوریز باعث افزایش کمتر پرولین برگ در مقایسه با عدم مصرف قارچ میکوریز می‌شود (پورسل و ریزلوزانو، ۲۰۰۴). نقش همزیستی میکوریزی در شرایط تنش کم آبی در جذب عناصر غذایی از نقش همزیستی میکوریزی درشرایط بدون تنش مهم تر است (وو و زو، ۲۰۰۹). از دلایل کمتر بودن میزان پرولین برگ در رقم GF کارآیی بالاتر قارچ میکوریز مقایسه با دیگر پایه‌های مورد آزمایش می‌باشد.

مقدار کاتالاز و پراکسیداز از تیمار I_4 حاصل شد که در مقایسه با تیمار کمینه (تیمار I_1) به ترتیب افزایش ۱۸/۵ و ۱۱ درصدی نشان داد. با افزایش شدت تنش کم آبی روند افزایشی در میزان این دو آنزیم مشاهده شد. با مصرف قارچ میکوریز صرف‌نظر از پایه و سطوح تنش افزایش میزان کاتالاز و پراکسیداز مشاهده شد. در خصوص اثر متقابل معنی‌دار پایه در تنش کم آبی بیشینه مقدار کاتالاز و پراکسیداز از تیمار $GF+I_4$ حاصل شد که نسبت به تیمار کمینه ($GN+I_1$)، به‌ترتیب ۴۳ و ۲۴/۶ درصد افزایش نشان داد (جدول ۵). در خصوص اثر متقابل تنش کم آبی در قارچ میکوریز، بیشینه میزان کاتالاز و پراکسیداز از تیمار I_4+M_1 که نسبت به تیمار کمینه (I_1+M_0) به‌ترتیب افزایش ۲۳/۵ و ۱۲ درصدی را نشان داد (شکل ۲).

بررسی‌ها نشان می‌دهد علت زیاد شدن فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در گیاه ناشی از افزایش رادیکال‌های فعال اکسیژن هنگام تنش آبی می‌باشد. هنگامی که گیاهان در معرض تنش کم آبی قرار می‌گیرند تعامل بین تولید و مهار اکسیژن به هم می‌خورد. در نتیجه تجمع اکسیژن‌های فعال سبب آسیب به پروتئین، DNA و لیپیدها می‌شود. آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی از قبیل کاتالاز و سوپر اکسید دیسموتاز باعث مهار اکسیژن‌های فعال می‌شوند (اپل و هیرت، ۲۰۰۴). رابطه بین تحمل به خشکی و فعالیت بالای آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در انجیر (غلامی، ۲۰۱۲)، انگور (طلایی و همکاران، ۱۳۹۰) و زیتون (ضرابی و همکاران، ۱۳۸۹) به اثبات رسیده است. تحقیقات نشان می‌دهد گیاهان مقاوم به خشکی سیستم آنتی‌اکسیدانی کارآمدتری دارند، به طوری که همبستگی مثبتی بین تحمل به تنش‌های اکسایشی و افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت در گیاهان وجود دارد (ضرابی و همکاران، ۱۳۸۹؛ زکانی‌خسروشاهی و همکاران، ۱۳۹۲؛ مشایخی و همکاران، ۱۳۹۳؛ غلامی و همکاران، ۲۰۱۲؛ حسین[1] و همکاران، ۲۰۱۸). زکائی خسروشاهی و همکاران (۱۳۹۲) پاسخ‌های فیزیولوژیکی پنج گونه بادام با تنش خشکی را بررسی و گزارش نمودند فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی از جمله کاتالاز و پراکسیداز در برگ‌های دانهال‌های *Prunus dulcis* تنش دیده به طور معنی‌داری بیشتر است. مشایخی و همکاران (۱۳۹۳) گزارش نمودند با افزایش سطوح تنش در پایهٔ GF677 میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانت افزایش یافت و یکی از عوامل در بالا بردن میزان مقاومت پایهٔ GF677 به تنش خشکی را افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت گزارش نمودند. افزایش میزان آنزیم‌های کاتالاز و پراکسیداز در این تحقیق با افزایش تنش آبی با نتایج تحقیقات ضرابی و همکاران (۱۳۸۹)؛ زکائی‌خسروشاهی و همکاران (۱۳۹۲)؛ مشایخی و همکاران (۱۳۹۳)؛ غلامی و همکاران (۲۰۱۲) و حسین و همکاران (۲۰۱۸) مطابقت دارد. گیاهان موقعی که تحت تأثیر تنش خشکی قرار می‌گیرند با فعال کردن آنزیم‌های آنتی‌اکسیدکننده از قبیل کاتالاز، پراکسیداز و سوپراکسیددیسموتاز و تجمع تنظیم کننده‌های اسمزی از قبیل پرولین واکنش می‌دهند. بررسی‌ها نشان می‌دهد قارچ‌های میکوریزی قادرند با افزایش فعالیت آنتی اکسیدان‌های آنزیمی و غیرآنزیمی اثرات نامطلوب تنش کم آبی را در گیاهان تعدیل کنند (وو و زو، ۲۰۰۹؛ آجای[2] و همکاران، ۲۰۰۲؛ وو و همکاران، ۲۰۰۷). بررسی‌های وو و همکاران (۲۰۰۷) افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز و سوپراکسید پراکسیداز را در شرایط کم آبی با مصرف قارچ‌های میکوریزی گونه *Golumus* نشان می‌دهد. همچنین گزارش نمودند فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانی در برگ گیاهان میکوریزی بالاتر است و آسیب‌های سلولی با کلونیزه شدن ریشه‌ها کاهش می‌یابد. تاکنون مکانیسمی که به‌وسیله آن قارچ فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان را افزایش می‌دهد، ناشناخته است. یکی از این مکانیسم‌ها را به افزایش جذب عناصر غذایی توسط قارچ‌های میکوریزی ربط می‌دهند. ساختمان شیمیایی آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان مانند کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز دارای ایزوآنزیم‌های فلزی مس و روی و منگنز است. فاکتورهای هورمونی ارسالی از طرف سلول به ژن‌ها برای بیان و ساخت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان نیز حاوی عناصر روی و کلسیم است. قارچ‌های میکوریزی با افزایش جذب عناصر

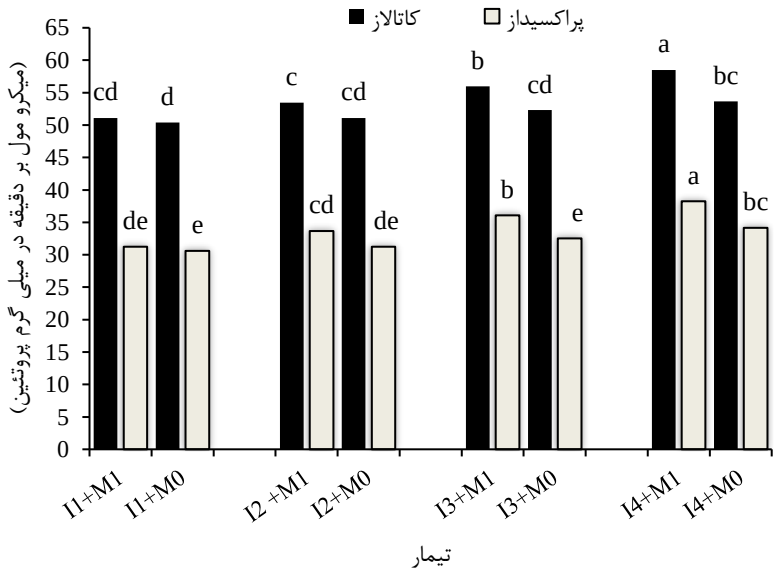
1. Hussain

2. Ajay

جدول ۵- مقایسه میانگین اثرات متقابل پایه در سطوح تنش کم آبی بر خصوصیات فیزیولوژیک پایه‌های بادام مورد بررسی

پایه	تنش	پرولین ریشه	پرولین برگ	قندهای محلول برگ	کاتالاز	پراکسیداز
		میکرومول بر گرم برگ تازه			میکرو مول بر دقیقه در میلی گرم پروتئین	
GF	I1	۱۸/۸def	۶/۸g	۵/۸h	۳۲/۹cdef	۵۲/۹۳cd
	I2	۱۹/۸cde	۱۲/۸ef	۶/۲gh	۳۵/۶abcd	۵۵/۶۰abc
	I3	۲۳/۵ab	۱۵cdef	۶/۴gh	۳۶/۹ab	۵۶/۹۳ab
	I4	۲۵/۵a	۱۵/۸bcde	۷/۲fg	۳۷/۹a	۵۷/۹۳a
GN	I1	۱۶/۵f	۱۴/۷def	۷/۴ef	۲۶/۵h	۴۶/۵۳f
	I2	۲۱/۵bcd	۱۸/۷ab	۹/۵ab	۳۱/۵ef	۵۱/۵۴ed
	I3	۱۷/۳ef	۱۷/۸abc	۹/۷a	۲۷/۴gh	۴۷/۳۶f
	I4	۲۴/۳ab	۲۰a	۹/۷a	۳۴/۴bcde	۵۴/۳۷bcd
شوراب ۲	I1	۲۰/۲cde	۱۲/۳f	۶/۱gh	۳۱/۸ef	۵۱/۸۶de
	I2	۱۷/۷ef	۱۲/۸ef	۷/۲fg	۳۲/۹cdef	۵۲/۸۷cd
	I3	۲۴/۴ab	۱۴/۸cdef	۷/۶def	۳۶/۵Ef	۵۶/۵۴ab
	I4	۲۳/۸ab	۱۸/۵ab	۸/۵bcd	۳۷ab	۵۶/۹۴ab
تلخ	I1	۲۰/۲cde	۸g	۷/۲۰fg	۳۲/۳def	۵۱/۵۷de
	I2	۲۲/۸abc	۱۳/۳ef	۷/۹cdef	۲۹/۹fg	۴۹/۰۱ef
	I3	۲۴/۲ab	۱۶/۸bcd	۸/۳cde	۳۶/۵ab	۵۵/۷۴abc
	I4	۲۵/۱a	۱۸/۲ab	۸/۹abc	۳۶abc	۵۵/۲۴abc
LSD		۲/۹۶	۲/۷۸	۰/۹۶	۲/۹۲	۳

در هر ستون میانگین‌هایی که حداقل در یک حرف مشترک هستند، فاقد اختلاف معنی‌دار بر اساس آزمون دانکن در سطح احتمال ۵ درصد می‌باشند



شکل ۲- مقایسه میانگین اثرات متقابل معنی‌دار تنش کم آبی در قارچ میکوریز بر میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی پایه‌های بادام.
میانگین‌های با حروف مشترک در سطح احتمال ۵٪ بر اساس آزمون دانکن اختلاف معنی‌داری ندارند.

غذایی سبب ارسال بیشتر فاکتورهای هورمونی و افزایش فعالیت آنزیم‌ها می‌شوند (آجای و همکاران، ۲۰۰۲). قارچ-های میکوریزآربوسکولی با افزایش جذب عناصر غذایی می-توانند سبب ارسال بیشتر فاکتورهای هورمونی و افزایش فعالیت آنزیم‌ها شوند. همچنین قارچ‌های میکوریزی بر بیان ژن‌ها ممکن است اثر مستقیم داشته باشند. در ساختمان اندام‌های قارچ مانند اسپور و هیف‌ها آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان شناسایی شده‌اند که همگی در افزایش میزان

فعالیت آنتی‌اکسیدان می‌توانند مؤثر باشند (پالما[1] و همکاران، ۱۹۹۳). افزایش مقاومت در پایه GF در این تحقیق در مقایسه با دیگر پایه‌های آزمایش شده می‌تواند ناشی از افزایش آنزیم‌های کاتالاز و پراکسیداز، رشد و گسترش بیشتر ریشه، فتوسنتز و جذب آب و مواد غذایی بیشتر و تنظیم‌کننده‌های اسمزی بالاتر باشد.

نتیجه‌گیری کلی

نتایج این پژوهش نشان داد با افزایش تنش کم آبی تنظیم کننده‌های اسمزی پرولین و قندهای محلول و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی کاتالاز و پراکسیداز افزایش یافت. مقاومت در برابر تنش خشکی در پایه GF به دلیل مقدار پرولین و قندهای محلول ریشه و برگ و فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و پراکسیداز بیشتر ناشی از داشتن سیستم ریشه‌ای انبوه و با سرعت رشد بالاتر بیشتر بود. تلقیح قارچ میکوریز در تیمارهای تنش خشکی منجر به افزایش تنظیم‌کننده-های اسمزی، افزایش جذب آب و فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و پراکسیداز گردید. تلقیح قارچ‌های میکوریز آربسکولار می‌تواند از طریق افزایش جذب آب و مواد غذایی منجر به افزایش فتوسنتز، پرولین و قندهای محلول و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی کاتالاز و پراکسیداز شده و باعث افزایش مقاومت پایه‌های بادام در برابر تنش کم آبی شود.

سپاسگزاری

این پژوهش با حمایت و کمک مالی صندوق حمایت از پژوهشگران و فن‌آوران کشور با کد ۹۴۰۰۳۱۳۹ انجام شده است که بدینوسیله از همکاری صندوق تشکر به‌عمل می‌آید.

منابع

احمدی، ک.، قلی‌زاده، ح.ا.، عبادزاده، ح.ر.، حاتمی، ف.، حسین‌پور، ر.، کاظمی، ر. و عبدشاه، ه. ۱۳۹۶. آمار نامه کشاورزی در سال ۹۵-۱۳۹۴، جلد ۳ محصولات باغی. انتشارات وزارت جهاد کشاورزی، معاونت برنامه‌ریزی و اقتصادی، مرکز فناوری اطلاعات و ارتباطات، ۲۴۰ ص.

امامی، ع. ۱۳۷۵. روش‌های تجزیه گیاه. جلد اول. موسسه تحقیقات آب و خاک. نشریه شماره ، ۹۸۲ ص.

امرایی‌تبار، س.، ارشادی، ا. و رباطی، ت. ۱۳۹۵. تأثیر پوترسین و اسپرمین بر تحمل به خشکی بادام و هلو. به زراعی کشاورزی. ۱۸(۱): ۲۰۳-۲۱۸.

باقری، و.، شمشیری، م.ح.، شیرانی، ح. و روستا، ح. ۱۳۹۰. اثر قارچ میکوریزآربسکولار و تنش خشکی بر رشد، روابط آبی، تجمع پرولین و قندهای محلول در نهال‌های دو رقم پایه‌ای پسته اهلی (*Pistacia vera* L.). مجله علوم باغبانی ایران، ۴۲(۴): ۳۶۵-۳۷۷.

بهرامی‌نژاد، م.، صداقتی، ا.، شمشیری، م.ح. و بهرامی‌نژاد، ا. ۱۳۹۳ . بررسی نقش همزیستی میکوریزایی در افزایش مقاومت به خشکی دو پایه تجاری بادام. اولین همایش یافته‌های نوین در محیط زیست و اکوسیستم‌های کشاورزی. تهران، ایران.

زارعی، م.، پیمانه، ز. رونقی، ع. کامکار حقیقی، ع.ا. و شهسوار، ع. ۱۳۹۲. اثر قارچ میکوریز آربسکولار بر رشد و پارامترهای فیزیولوژیک پایه رافلمون در شرایط تنش کم‌آبی. نشریه آب و خاک (علوم و صنایع کشاورزی). ۲۷: ۴۸۵-۴۹۴.

زکائی‌خسروشاهی، م.، اثنی‌عشری، م.، ارشادی، ا. و ایمانی، ع. ۱۳۹۲. پاسخ‌های فیزیولوژیکی پنج گونه بادام به تنش خشکی ناشی از پلی‌اتیلن گلایکول. ۱۳(۲): ۷۳-۸۸.

ضرابی، م.م.، طلایی، ع.، سلیمانی، ع. و حداد، ر. ۱۳۸۹. نقش فیزیولوژیکی و تغییرات بیوشیمیائی شش رقم زیتون (*Oleaeur* L. *opaea*) در برابر تنش خشکی. ۲۴(۲): ۲۳۴-۲۴۴.

طلایی، ع.، قادری، ن.، عبادی، ع. و لسانی، ح. ۱۳۹۰. پاسخهای بیوشیمیایی دو رقم انگور شاهانی و بیدانه سفید به تغییرات پتانسیل آب خاک. علوم باغبانی ایران. ۴۲(۳): ۳۰۱-۳۰۸.

علیزاده، ا. ۱۳۹۴. رابطه آب و خاک و گیاه. انتشارات دانشگاه فردوسی مشهد. چاپ چهارم، ۴۷۲ ص.

1. Palma

مرادی، م.، اثنی‌عشری، م. و ارشادی، ا. ۱۳۹۸. ارزیابی برخی از پاسخ‌های فیزیولوژیکی پایه‌های پیوند شده و غیرپیوندی بادام به تنش خشکی. علوم باغبانی ایران. ۵(۲): ۳۱۱-۳۲۳.

مشایخی، م.، حبیبی، ف. و امیری، م.ا. ۱۳۹۳. سازوکار تحمل تنش خشکی پایه GF677 (هیبرید هلو و بادام) در شرایط درون شیشه‌ای. به‌زراعی کشاورزی. ۱۶(۳): ۷۰۷-۷۱۶.

میرزایی، م.، معینی، ا. و قناتی، ف. ۱۳۹۲. اثر تنش خشکی بر میزان پرولین و قندهای محلول گیاهچه‌های کلزا (*Brassica napus*). زیست‌شناسی ایران. ۲۶(۱): ۹۰-۹۸.

Ajay, A., Sairam, R.K. and Srivastava, G.C. 2002. Oxidative stress and antioxidative system inplants, Current Science, 82(10): 1227-1238.

Aliasgharzad, N., Neyshabouri, M.R. and Salimi, G.H. 2006. Effects of *arbuscular mycorrhizal* fungi and *Bradyrhizobium japonicum* on drought stress of soybean. Biologia, 61(19): 324-328.

Apel, K. and Hirt, H., 2004. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. Annual Review Plant Biology, 55: 373-399.

Arzani, K., Yadollahi, A., Ebadi, A. and Wirthensohn, M. 2010. The relationship between bitterness and drought resistance of almond (*Prunus dulcis* Mill.). African Journal of Agricultural Research, 5(9): 861-866.

Aslanpour, M., Dolati Baneh, H., Tehranifar, A. and Shoor, M. 2016. The effect of mycorrhizal fungion the amount of glycine betaine, soluble sugar, proline, leaf water content and leaf chlorophyll of the white seedless grape under drought stress conditions. International Journal of Advanced Biotechnology and Research, 7(3), 1119-1133

Bárzana, G., Aroca, R. and Ruiz-Lozano, J.M. 2015. Localized and nonlocalized effects ofarbuscular mycorrhizal symbiosis on accumulation of osmolytes and aquaporins and on antioxidant systems in maize plants subjected to total or partial root drying. Plant, Cell and Environment, 38(8): 1613–1627.

Bates, L.S., Waldren, R.P. and Teare, I.D. 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. Plant and Soil, 39(1): 205-207.

Brundrett, M., Bougher, N., Dell, B., Grove, T. and Malajczuk, N. 1996. Working with mycorrhizas in forestry and agriculture. Australian centre for international agricultural research, Canberra, 32: 374.

Buysse, J. and Merckx, R. 1993. An improved colorimetric method to quantify sugar content of plant tissue. Journal of Experimental Botany, 44(267): 1627-1629.

Chance, B. and Maehly, A.C. 1955. Assay of catalases and peroxidase. In: Colowick and SP and Kaplan NO (Eds.), Methods in Enzymology. New York Academic Press, 764- 775.

Flexas, J., Barón, M., Bota, J., Ducruet, J.M., Gallé, A., Galmés, J., Jiménez, M., Pou, A., Ribas-Carbó, M., Sajnani, C. and Tomàs, M. 2009. Photosynthesis limitations during water stress acclimation and recovery in the drought-adapted Vitis hybrid Richter-110 (*V. berlandieri*× *V. rupestris*). Journal of experimental Botany, 60(8): 2361-2377.

Gara, L.D., De Pinto, M.C. and Tommasi, F. 2003. The antioxidant systems vis-a- vis reactive oxygen species during plant-pathogen interaction, Plant Physiology and Biochemistry, 41(10): 863-870.

Gholami, M., Rahemi, M., Kholdebarin, B. and Rastegar, S. 2012. Biochemical responses in leaves of four fig cultivars subjected to water stress and recovery. Scientia Horticulturae, 148: 109-117.

Gonzalez, J.A., Gallardo, M., Hilal, M., Rosa, M. and Prado, F.E. 2009. Physiological responses of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) to drought and waterlogging stresses: dry matter partitioning. Botanical Studies, 50: 35-42.

Hayat, S., Hayat, Q., Alyemeni, M.N., Wani, A.S., Pichtel, J. and Ahmad, A., 2012. Role of proline under changing environments: a review. Plant signaling and behavior, 7(11): 1456-1466.

Hummel, I., Pantin, F., Sulpice, R., Piques, M., Rolland, G., Dauzat, M., Christophe, A., Pervent, M., Bouteillé, M., Stitt, M. and Gibon, Y. 2010. Arabidopsis plants acclimate to water deficit at low cost through changes of carbon usage: an integrated perspective using growth, metabolite, enzyme, and gene expression analysis. Plant physiology, 154(1): 357-372.

Hussain, S., Khalid, M.F., Saqib, M., Ahmad, S., Zafar, W., Rao, M.J., Morillon, R. and Anjum, M.A. 2018. Drought tolerance in citrus rootstocks is associated with better antioxidant defense mechanism. Acta Physiologiae Plantarum, 40(8): 1-10.

Karimi, S., Yadollahi, A. and Arzani, K. 2013. Responses of almond genotypes to osmotic stress induced *in vitro*. Journal of Nuts, 4(4): 1-7.

Khalafallah, A.A. and Abo-Ghalia, H.H. 2008. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on the metabolic products and activity of antioxidant system in wheat plants subjected to short-term water stress, followed by recovery at different growth stages. Journal of Applied Sciences Research, 4(5): 559-569.

Liu, C., Liu, Y., Guo, K., Fan, D., Li, G., Zheng, Y., Yu, L. and Yang, R. 2011. Effect of drought on pigments, osmotic adjustment and antioxidant enzymes in six woody plant species in Karst habitats of southwestern China. Environmental and Experimental Botany, 71(2): 174-183.

Liu, F., Jensen, C.R. and Andersen, M.N., 2004. Drought stress effect on carbohydrate concentration in soybean leaves and pods during early reproductive development: its implication in altering pod set. Field crops research, 86(1): 1-13.

Mardhiah, U., Caruso, T., Gurnell, A. and Rillig, M. 2016. Arbuscular mycorrhizal fungal hyphae reduce soil erosion by surface water flow in a greenhouse experiment. Applied Soil Ecology, 99: 137–140.

Marschner, H. and Dell, B. 1994. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. Plant and Soil, 159(1): 89–102.

Palma, J.M., Longa, M.A., del Río, L.A. and Arines, J., 1993. Superoxide dismutase in vesicular arbuscular-mycorrhizal red clover plants. Physiologia Plantarum, 87(1): 77-83.

Panwar, J.D.S. 1993. Response of VAM and Azospirillum inoculation to water status and grain yield in wheat under water stress conditions. Indian Journal of Plant Physiology, 36: 41-43.

Patakas, A., Nikolaou, N., Zioziou, E., Radoglou, K. and Niotsakis B. 2002. The role of organic solute and ion accumulation in osmotic adjustment in drought-stressed grapevines. Plant Science, 163(2): 361-367.

Porcel, R. and Ruiz-Lozano, J.M. 2004. Arbuscular myocrrhizal influence on leaf water potential, solute accumulation and oxidative stress in soybean plant subjected to drought stress. Journal of Experimental Botany, 55(403): 1743-1750.

Sircelj, H., Tausz, M., Grill, D. and Batic, F. 2007. Detecting different levels of drought stress in apple trees (*Malus domestica* Borkh.) with selected biochemical and physiological parameters. Scientia Horticulturae, 113(4), 362-369.

Smith, S.E. and Read, D.J. 2008. Mycorrhizal symbiosis, third ed. Academic Press, London. UK.

Wu, Q.S. and Zou, Y.N. 2009. Mycorrhiza has a direct effect on reactive oxygen metabolism of drought-stressed citrus, Plant Soil Environment, 55(10): 436–442.

Wu, Q.S., Zou, Y.N., Xia, R.X. and Wang, M.Y. 2007. Five *Glomus* species affect water relations of Citrus tangerine during drought stress, Botanical Studies, 48(2): 147-154.

Yin, N., Zhang, Z., Wang, L. and Qian, K. 2016. Variations in organic carbon, aggregation, and enzyme activities of gangue-fly ash-reconstructed soils with sludge and arbuscular mycorrhizal fungi during 6-year reclamation. Environmental Science and Pollution Research 23(17): 17840–17849.