نشریه علمی پژوهشی دانش کشاورزی و تولید پایدار
جلد ۳۴ شماره ۳ / پاییز ۱۴۰۳/ صفحات ۳۲۵-۳۰۹

The effect of Symbiosis with mycorrhizal fungi on the Physiological Properties and Nutrient Uptake of 'Supernova' almonds grafted on GN15 rootstocks under Salt Stress Conditions

Shabnam Mostafavi [1*], Jafar Hajilou [2], Sahebali Bolandnazar[2]

Received: 27 February 202 Accepted: 13 June 2024
1-PhD Student of Horticultural Science and Engineering, Faculty of Agriculture, Univ. of Tabriz, Iran.
2-Prof. of Horticultural Science and Engineering, Faculty of Agriculture, Univ. of Tabriz, Iran.
[*]Corresponding Author Email: mostafavi.shabnam@yahoo.com

Abstract

Background and Objective: Cultivating salt-tolerant species and inoculating them with beneficial soil microorganisms can be an effective solution to alleviate the salinity problems. The aim of this experiment was to investigate the physiological responses and nutrient uptake of the almond cultivar 'Supernova' grafted on GN15 rootstock when inoculated with mycorrhizal fungi at different salinity levels.

Material and Methods: The current study followed a factorial design in the form of a randomized complete block design with two factors: (1) inoculation with fungi at two levels (non-inoculated and inoculated with *Rhizophagus intraradices*) and (2) salinity at three levels (0, 60 and 120 mM) with three replicates under greenhouse conditions.

Results: The results showed that inoculation with mycorrhizal fungi improved growth indices, F_v/F_m and chlorophyll content under high salt stress. Inoculation with *R. intraradices* significantly reduced H_2O_2 and MDA content, while antioxidant capacity and proline content increased compared to non-inoculated plants under high salinity conditions. Inoculated plants showed significantly higher phosphorus and potassium content in the leaves at all salinity levels and in the roots at medium salinity compared to non-inoculated plants. Under salt stress, the sodium content of leaves in inoculated plants was significantly lower than in non-inoculated plants, while the opposite was observed for root sodium content.

Conclusion: The use of mycorrhizal fungi in combination with a tolerant rootstock can be an effective and environment-friendly approach to mprove the salt tolerance of almond trees. In this regard, it seems necessary to conduct more experiments with different almonds genotypes under garden conditions.

Keywords: Almond, Mycorrhizal Fungi, Nutrient Uptake, Physiological Properties, Salt Stress

CC BY NC

DOI: 10.22034/saps.2024.60735.3188

اثر همزیستی با قارچ میکوریزا بر ویژگی‌های فیزیولوژیک و جذب عناصر غذایی بادام رقم 'سوپرنوا' پیوند شده روی پایه GN15 تحت تنش شوری

شبنم مصطفوی [۱*]، جعفر حاجی‌لو [۲] ، صاحبعلی بلندنظر [۲]

تاریخ دریافت: ۱۴۰۲/۱۲/۸ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۳/۳/۲۴

۱-دانشجوی دکترای علوم و مهندسی باغبانی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز
۲-استاد گروه علوم و مهندسی باغبانی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز
*مسئول مکاتبه: mostafavi.shabnam@yahoo.com

چکیده

اهداف: کشت گونه‌های متحمل به شوری به همراه تلقیح آن‌ها با ریزجانداران مفید خاک، می‌تواند یک راهکار موثر برای کاهش مشکلات شوری باشد. هدف از این آزمایش، بررسی پاسخ‌های فیزیولوژیک و جذب عناصر غذایی بادام رقم 'Supernova' پیوند شده روی پایه GN15 به تلقیح با قارچ میکوریزا در سطوح مختلف شوری است.

مواد و روش‌ها: مطالعه حاضر بصورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با دو فاکتور (۱) تلقیح با قارچ در دو سطح (تلقیح نشده و تلقیح شده با *Rhizophagus intraradices*) و (۲) شوری در سه سطح (صفر، ۶۰ و ۱۲۰ میلی‌مولار) با سه تکرار در شرایط گلخانه انجام شد.

یافته‌ها: نتایج نشان داد تلقیح با قارچ میکوریزا باعث بهبود شاخص‌های رشدی، نسبت فلورسانس متغیر به حداکثر و محتوای کلروفیل در تنش شوری بالا گردید. تلقیح با *R. Intraradices* بطور معنی‌داری باعث کاهش محتوای پراکسید هیدروژن و مالون‌دی‌آلدهید و افزایش ظرفیت آنتی‌اکسیدانی و محتوای پرولین در مقایسه با گیاهان تلقیح نشده در سطح بالای شوری شد. در گیاهان تلقیح شده محتوای فسفر و پتاسیم در برگ در تمام سطوح شوری و در ریشه در شوری متوسط بطورمعنی‌داری بیشتر از گیاهان تلقیح نشده بود. تحت تنش شوری، محتوای سدیم برگ گیاهان تلقیح شده بطور معنی‌داری کمتر از گیاهان تلقیح نشده بود، درحالیکه در مورد سدیم ریشه برعکس بود.

نتیجه‌گیری: استفاده از قارچ میکوریزا به همراه پایه متحمل می‌تواند یک روش کارآمد و سازگار با محیط زیست برای افزایش تحمل بادام به شوری باشد. در این راستا انجام آزمایشات بیشتر با ژنوتیپ‌های مختلف بادام در شرایط باغ ضروری بنظر میرسد.

واژه‌های کلیدی: تنش شوری، بادام، قارچ میکوریزا، ویژگی‌های فیزیولوژیک، جذب عناصر

مقدمه

شوری خاک یک چالش بسیار جدی است که باعث تخریب زمین‌های کشاورزی در بسیاری از نقاط جهان بویژه مناطق خشک و نیمه‌خشک می‌شود و بطور پیوسته در حال افزایش است. افزایش شوری در زمین‌های قابل کشت دارای پیآمدهای مخرب در سطح جهانی می‌باشد (مونس و تستر ۲۰۰۸).

بادام با نام علمی (*Prunus dulcis* Miller.)

یکی از قدیمی‌ترین و مهم‌ترین میوه‌های خشک در جهان بوده و بومی ایران می‌باشد (لادیزینسکی ۱۹۹۹). از لحاظ حساسیت به شوری، بادام مانند سایر درختان هسته‌دار جزو گیاهان حساس به شوری طبقه‌بندی می‌شود و غلظت نمک بالای $1/5\ dS.m^{-1}$ در محلول خاک بتدریج باعث کاهش رشد و تولید محصول در آن می‌شود (اوتمن و برن ۱۹۸۸). بنابراین شوری را می توان یکی از مهم‌ترین عوامل محدود کننده تولید بادام در سطح جهان دانست (زریگ و همکاران ۲۰۱۶).

روش‌های مختلفی برای کاهش اثرات مخرب شوری بر گیاهان پیشنهاد شده است که میزان کارایی و هزینه بکارگیری آن‌ها در مقیاس کلان حائز اهمیت می‌باشد. استفاده از پایه‌های متحمل به شوری در درختان میوه یک راهکار مناسب و عملی برای کاهش اثرات نامطلوب شوری می‌باشد (گراتن و گریو ۱۹۹۸). پایه‌های متحمل بادام با تجمع کمتر Na^+ و Cl^- در اندام‌های هوایی باعث بهبود تحمل به تنش شوری می‌شوند (مسی و همکاران ۲۰۰۴). طبق مطالعات انجام شده استفاده از هیبریدهای درون گونه‌ای *Prunus* مانند GN15 (*P.amygdalus* cv. Garfi × *P.persica* cv. Nemared) باعث افزایش تحمل به تنش‌های خشکی و شوری می‌شود (حاتمی و همکاران ۲۰۱۸).

در سال‌های اخیر، استفاده از روش‌های زیستی مانند استفاده از قارچ‌ها و باکتری‌های همیار جهت غلبه بر تنش شوری توجه زیادی را در سرتاسر جهان به خود جلب کرده است که گسترش فزاینده تحقیقات در این زمینه نشان‌دهنده میزان اهمیت این موضوع در کشاورزی می‌باشد. درمیان میکروارگانیسم‌های همزیست، قارچ‌های میکوریز آربوسکولار از اهمیت ویژه‌ای برخوردارهستند (میرانصاری ۲۰۱۰). این قارچ‌ها با بکارگیری مکانیسم‌های مختلفی از جمله افزایش جذب مواد غذایی، بیوسنتز هورمون‌های رشد گیاه، بهبود وضعیت ریزوسفر و خاک وتغییر خصوصیات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی میزبان باعث افزایش تحمل به تنش شوری می‌شوند (رویز-لوزانو و همکاران ۲۰۱۲).

تنش شوری با اختلال در فتوسنتز و ایجاد شرایط خشکی فیزیولوژیک در گیاهان منجر به کاهش تولید محصول می‌شود. تجمع غلظت‌های بالا Na^+ و Cl^- در کلروپلاست برگ‌های جوان باعث کاهش فتوسنتز و محتوای کلروفیل و کاروتنوئید در گیاه می‌شود (چینوسامی و همکاران ۲۰۰۵). مطالعات انجام شده در بادام، مرکبات، گوجه‌فرنگی و گندم نشان داده است که همزیستی با قارچ میکوریزا باعث افزایش رنگیزه‌های فتوسنتزی و تعدیل اثرات تنش شوری بر میزان فتوسنتز گیاه میزبان در شرایط تنش شوری و خشکی می‌شود (شهوالی و همکاران ۲۰۲۰؛ ناوارو و همکاران ۲۰۱۴؛ حاجی‌بلند و همکارن ۲۰۱۰؛ یعقوبیان و همکاران ۲۰۱۴).

تنش شوری نیز مانند سایر تنش‌ها باعث القاء تنش اکسیداتیو در گیاهان می‌شود. گونه‌های فعال اکسیژن مانند پراکسید هیدروژن و سوپراکسید قادرند با واکنش و آسیب اکسیداتیو به مولکول‌های زیستی مانند پراکسیداسیون لیپیدها، دناتوره کردن پروتئین‌ها و جهش در اسیدهای نوکلئیک، متابولیسم طبیعی سلول را مختل نمایند (بولر و همکاران ۱۹۹۲). مطالعات نشان داده است که قارچ‌های میکوریزا با افزایش فعالیت ترکیبات آنتی‌اکسیدانی باعث کاهش محتوای گونه‌های فعال اکسیژن و در نهایت کاهش تنش اکسیداتیو و بهبود تحمل به تنش شوری می‌شوند. کاهش شاخص‌های مهم تنشی مانند محتوای مالون‌دی‌آلدهید (محصول اصلی پراکسیداسیون لیپیدهای غشا)، پراکسید هیدروژن و نشت الکترولیت در گیاهان همزیست در معرض تنش شوری نشان دهنده این موضوع می‌باشد (حاجی‌بلند و همکاران ۲۰۱۰؛ وو و همکاران ۲۰۱۰؛ چانگ و همکاران ۲۰۱۸؛ آیت‌المختار و همکاران ۲۰۱۹؛ شهوالی و همکاران ۲۰۲۰).

در خاک‌های شور، کشت گونه‌های متحمل به شوری به همراه تلقیح آن‌ها با ریزجانداران مفید خاک، می‌تواند یک راهکار موثر برای کاهش مشکلات شوری باشد (بنچریف و همکاران ۲۰۱۹). در این تحقیق از رقم بادام سوپرنوا (یک رقم دیرگل و خودسازگار) پیوند شده بر پایه GN15 که یکی از پایه‌های مهم و تجاری هیبرید بادام- هلو می‌باشد در شرایط هیدروپونیک استفاده شد.

هدف از این آزمایش، بررسی پاسخ‌های فیزیولوژیک و جذب عناصر غذایی این ترکیب پیوندی بادام به تلقیح با قارچ *Rhizophagus intraradices* در سطوح مختلف شوری می‌باشد. بدین منظور پارامترهای مختلفی از جمله رنگیزه‌های فتوسنتزی، ظرفیت آنتی‌اکسیدانی کل، محتوای پرولین ، پراکسیداسیون لیپیدها ، پراکسید هیدروژن و محتوای عناصر معدنی مورد ارزیابی قرار گرفتند.

مواد و روش‌ها

تهیه نهال و اعمال تیمارها

این آزمایش در گلخانه گروه علوم باغبانی دانشکده کشاورزی دانشگاه تبریز انجام شد. نهال‌های بادام دو ساله از مؤسسه تولید نهال «رویان پژوهش آذربایجان» تهیه شد. نهال‌ها به گلدان‌های پلاستیکی ۵ لیتری حاوی پرلیت و پیت ماس به نسبت حجمی ۵:۱ منتقل شدند. قبل از انتقال نهال، ۸۰ گرم زادمایه قارچ میکوریزا که مخلوطی از هاگ، هیف، قطعات ریشه میکوریزی و بستر کشت بود در زیر محل قرارگیری ریشه‌ها اضافه شد. ۶۰ روز پس از تلقیح با قارچ میکوریزا، تیمار تنش شوری به مدت ۳۰ روز اعمال شد. تیمارهای شوری به همراه محلول غذایی نیم‌هوگلند با نصف مقدار فسفر، هر ۴ روز یکبار به مقدار حدود ۶۵۰ میلی‌لیتر برای هر گلدان به صورت دستی انجام شد (هوگلند و آرنون ۱۹۵۰). در هر بارمحلول‌دهی، مقداری محلول از زهکش گلدان‌ها خارج می‌شد. همچنین برای جلوگیری از تجمع املاح در بستر کشت، شستشوی گلدان‌ها هر۷ روز یکبار با آب لوله‌کشی صورت گرفت. به منظور جلوگیری از شوک اسمزی، تیمار تنش شوری با افزایش روزانه ۳۰ میلی‌مولار سدیم کلرید تا رسیدن به غلظت نهایی در هر سطح شوری انجام شد.

طرح آزمایشی

این آزمایش بصورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با دو فاکتور: (۱) تلقیح با قارچ در دو سطح (شامل تلقیح نشده و تلقیح شده با قارچ میکوریزا) و (۲) شوری حاصل از سدیم کلرید در سه سطح (شامل صفر (بدون تنش)، ۶۰ (تنش شوری متوسط) و ۱۲۰ میلی‌مولار (تنش شوری بالا)) با ۳ تکرار انجام شد. بنابراین در مجموع ۱۸ گلدان (یک نهال در هر گلدان) برای این آزمایش در نظر گرفته شد.

تکثیر قارچ میکوریزا

زادمایه قارچ *Rhizophagus intraradices* از گروه علوم و مهندسی خاک دانشکده کشاورزی دانشگاه تبریز تهیه گردید. تکثیر این قارچ در گلخانه و به روش گلدانی در بستر ماسه استریل با گیاه سورگوم بعنوان میزبان صورت گرفت. درصد کلونیزاسیون قارچی ریشه‌ها در زادمایه ۸۰/۱ درصد بود ودرصد کلونیزاسیون قارچی ریشه‌ها در زادمایه بعنوان شاخص پتانسیل زادمایه درنظر گرفته شد (علی‌اصغرزاد و همکاران ۲۰۰۱).

صفات اندازه‌گیری شده

درصد کلونیزاسیون ریشه

قطعات ریشه گرفته شده از قسمت میانی سیستم ریشه طبق روش فیلیپس و هیمن (۱۹۷۰) رنگ آمیزی شدند. درصد کلونیزاسیون ریشه با استفاده از روش تلاقی خطوط شبکه تعیین شد (مک‌گونیگل و همکاران ۱۹۹۰).

شاخص‌های رشدی

ارتفاع پیوندک با متر نواری و سطح برگ با دستگاه اندازه‌گیری سطح برگ (Model Li1300,USA LI,Cor)، ۳۰ روز پس از اعمال تیمار شوری اندازه‌گیری شد.

رنگیزه‌های فتوسنتزی

اندازه‌گیری کلروفیل و کاروتنوئید با استفاده از ۰/۱ گرم برگ (منجمد در نیتروژن مایع) به ترتیب طبق روش آرنون (۱۹۵۰) و لیختنتالر (۱۹۸۷) انجام شد. به منظور تعیین مقدار کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و

کاروتنوئیدها، جذب نمونه‌ها در طول موج های ۶۴۵، ۶۶۳ و ۴۷۰ نانومتر خوانده شد.

نسبت فلورسانس متغیر به حداکثر (F_v/F_m) و شاخص سبزینگی برگ (SPAD)

نسبت فلورسانس متغیر به حداکثر با دستگاه کلروفیل فلوریمتر (Hansatech Instruments Ltd, King's Lynn, UK) و با اتصال گیره‌های مخصوص دستگاه به سطح برگ مورد نظر و قرارگیری در تاریکی به مدت ۲۰ دقیقه به دست آمد. شاخص سبزینگی برگ (SPAD) نیز با استفاده از دستگاه کلروفیل‌متر (CL-01, Hansatech) ارزیابی شد. برای هر دو صفت، از هر تکرار سه برگ جوان و توسعه یافته انتخاب شد و میانگین کل به عنوان عدد مورد نظر یادداشت گردید. هر دو شاخص ۳۰ روز پس از اعمال تنش شوری مورد اندازه‌گیری قرار گرفتند.

محتوای پرولین برگ

کل محتوای پرولین آزاد با استفاده از روش بیتس و همکاران (۱۹۷۳) اندازه گیری شد. جذب نمونه‌ها در طول موج ۵۲۰ نانومتر قرائت شد و محتوای پرولین با استفاده از منحنی استاندارد تهیه شده با مقدار مشخص پرولین محاسبه شد و برحسب $\mu mol\ g^{-1}\ FW$ بیان شد.

محتوای مالون‌دی‌آلدهید برگ (MDA)

پراکسیداسیون لیپیدها با اندازه‌گیری محتوای مالون‌دی‌آلدهید به روش هث و پکر (۱۹۶۸) انجام شد. جذب نمونه‌ها در طول موج ۵۲۳ و ۶۰۰ نانومتر خوانده شد. محتوای MDA با استفاده از اختلاف طول موج‌های جذبی و ضریب خاموشی $155\ mM^{-1}\ cm^{-1}$ محاسبه شد و برحسب $\mu mol\ MDA\ g^{-1}\ FW$ بیان شد.

محتوای پراکسید هیدروژن برگ (H_2O_2)

سنجش پراکسید هیدروژن با روش ولیکووا و همکاران (۲۰۰۰) انجام گرفت. میزان جذب نمونه‌ها در طول موج ۳۹۰ نانومتر قرائت گردید. محتوای هیدروژن پراکسید بر اساس منحنی استاندارد و برحسب $\mu mol\ g^{-1}\ FW$ محاسبه شد.

ظرفیت آنتی‌اکسیدانی کل

ظرفیت آنتی‌اکسیدانی کل با استفاده از خاصیت خنثی‌کنندگی رادیکال آزاد دی‌فنیل‌پیکریل‌هیدرازیل (DPPH) طبق روش بلویس (۱۹۵۸) و با قرائت جذب نمونه‌ها در طول موج ۵۱۷ نانومتر ارزیابی شد.

عناصر غذایی

نمونه های برگ و ریشه پس از شستشو، به مدت ۲ روز در آون روی کاغذ صافی در دمای ۷۲ درجه سانتی‌گراد خشک شدند و پس از خشک شدن، نمونه‌ها با آسیاب برقی پودر شدند. ۰/۵گرم از هر نمونه برای آنالیز استفاده شد. نمونه ها جهت هضم در مخلوطی از نیتریک اسید (HNO_3) و پرکلریک اسید ($HClO_4$) غلیظ روی هیتر در دمای ۱۰۰ درجه سانتی‌گراد قرار گرفتند. محتوای فسفر کل با روش رنگ سنجی وانادات-مولیبدات اندازه‌گیری شد (چپمن و پرت، ۱۹۶۲). محتوای عناصر سدیم (Na) و پتاسیم (K) توسط دستگاه جذب اتمی مدل Varian AAS 240 مورد سنجش قرار گرفت.

تجزیه و تحلیل آماری

تجزیه و تحلیل آماری داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SPSS 16.0 و مقایسه‌های میانگین نیز با آزمون چند دامنه‌ای دانکن ($P\leq ۰/۰۵$) انجام گرفت.

نتایج و بحث

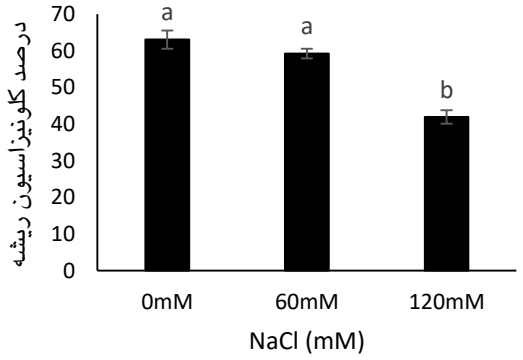
درصد کلونیزاسیون ریشه

بررسی‌های میکروسکوپی نشان داد که کلونیزاسیون قارچ *R. Intraradices* در تمامی گیاهان تلقیح شده و در تمام سطوح شوری صورت گرفته است و هیچ کلونیزاسیونی در ریشه گیاهان بادام تلقیح نشده مشاهده نشد. اثر تنش شوری بر درصدکلونیزاسیون قارچ میکوریزا در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار بود (جدول ۱) . سطح شوری ۶۰ میلی‌مولار تاثیر معنی‌داری بر درصد کلونیزاسیون ریشه نداشت. درحالیکه شوری ۱۲۰ میلی‌مولار باعث کاهش معنی‌دار و ۳۳/۵ درصدی

درصد کلونیزاسیون قارچ میکوریزا در مقایسه با شرایط بدون تنش گردید (شکل ۱). کاهش درصد کلونیزاسیون در شرایط تنش شوری را می‌توان به ممانعت از جوانه‌زنی هاگ و رشد هیف یا کاهش گسترش کلونیزاسیون قارچ میکوریزا نسبت داد (جونیپر و ابوت ۲۰۰۶؛ حاجی‌بلند و همکاران ۲۰۱۰). همچنین مشخص شده است که شوری با افزایش تجمع پراکسید هیدروژن در ریشه‌های میکوریزی باعث تخریب آربوسکول‌ها می‌شود (هاوس و فستر ۲۰۰۵).

جدول ۱- تجزیه واریانس اثر شوری بر درصد کلونیزاسیون ریشه بادام با قارچ *R. Intraradices*

منابع تغییر	درجه آزادی	میانگین مربعات
		درصد کلونیزاسیون
بلوک	۲	۰/۲۲۸ ns
شوری	۲	۳۸۱/۰۲ **
اشتباه آزمایشی	۴	۱۷/۰۱



شکل ۱-مقایسه میانگین درصد کلونیزاسیون ریشه بادام با قارچ *R. intraradices* تحت سطوح مختلف شوری

شاخص‌های رشدی

اثر ساده شوری و تلقیح با قارچ میکوریزا بر ارتفاع گیاه، تعداد برگ و مساحت تک برگ در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار بود. درحالیکه اثر متقابل آن‌ها بر شاخص‌های فوق معنی‌دار نبود (جدول ۲). افزایش شوری تا غلظت ۶۰ میلی‌مولار تاثیر معنی‌داری بر هیچ یک از شاخص‌های رشدی نداشت، در حالیکه سطح شوری ۱۲۰ میلی‌مولار باعث کاهش معنی‌دار شاخص‌های رشدی گردید. همچنین ارتفاع، تعداد و سطح تک برگ گیاهان تلقیح شده بطور معنی‌داری بیشتر از گیاهان تلقیح نشده بود (به ترتیب ۱۰، ۱۳/۵ و ۱۹ درصد) (جدول ۳). کاهش شاخص‌های رشدی در شرایط تنش شوری در ژنوتیپ‌های مختلف بادام توسط مومن‌پور و همکاران (۲۰۱۵) و انگوتی و همکاران (۲۰۱۹) گزارش شده است. تنش شوری با تغییر در ویژگی‌های دیواره سلولی باعث کاهش تورژسانس برگ، کاهش میزان فتوسنتز و در نهایت کاهش سطح برگ می‌شود. علاه بر این رشد ساقه در غلظت‌های بالای نمک کاهش می‌یابد که به همراه کاهش برگ در مجموع باعث کاهش اندازه و ارتفاع گیاهان تحت تنش میگردد (مونس و تستر ۲۰۰۸). در اغلب مطالعات انجام شده تحریک رشد در گیاهان تلقیح شده را همواره به بهبود و افزایش جذب عناصر معدنی به ویژه فسفر نسبت داده می‌شود (آیت‌المختار و همکاران ۲۰۱۹؛ میرانصاری ۲۰۱۳) که در آزمایش ما نیز همینطور بود (شکل ۴ الف و ب).

جدول ۲- تجزیه واریانس اثر شوری و قارچ میکوریزا بر برخی صفات رشدی، شاخص سبزینگی برگ (SPAD)، نسبت فلورسانس متغیر به حداکثر (F_v/F_m) و ظرفیت آنتی‌اکسیدانی کل (DPPH) بادام

منابع تغییر	درجه آزادی	میانگین مربعات					
		ارتفاع گیاه	تعداد برگ	سطح تک برگ	شاخص سبزینگی برگ	نسبت فلورسانس متغیر به حداکثر	ظرفیت آنتی‌اکسیدانی کل
بلوک	۲	۱۷/۰۴۵ ns	۲۸/۶۶۷ ns	۰/۲۳۳ ns	۰/۳۲۶ ns	۰/۰۰۰۱ ns	۴/۳۸۳ ns
شوری	۲	۷۷۹/۵۰۲ **	۳۱۸/۵ **	۶۳/۱۴۳ **	۲۰/۰۶ **	۰/۰۲۴ **	۶۶/۵۴ **
قارچ	۱	۳۲۲/۵۸ **	۳۹۲ **	۴۳/۴۶۹ **	۳/۰۰۱ *	۰/۰۰۸ **	۶۳/۱۳۶ **
شوری×قارچ	۲	۲۵/۸۶۵ ns	۸/۱۶۷ ns	۰/۶۲۳ ns	۳/۵۰۳ **	۰/۰۰۳ *	۳۶/۲۵۴ **
اشتباه آزمایشی	۱۰	۳۵/۲۷۶	۴/۹۳۳	۱/۲۳۸	۰/۳۹	۰/۰۰۰۱ ns	۳/۲۵۸

ns، * و ** بترتیب بیانگر اختلاف غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد می‌باشد.

جدول ۳ – مقایسه میانگین برخی از شاخص‌های رشدی بادام تحت سطوح مختلف شوری و تلقیح با قارچ میکوریزا

شوری (میلی‌مولار)	قارچ	ارتفاع گیاه (cm)	تعداد برگ	سطح تک برگ (cm^2)
صفر	تلقیح نشده	۹۰/۵ ± ۳/۷ ab	۷۳ ± ۳/۷ abc	۱۷/۴ ± ۰/۶ cd
	تلقیح شده	۹۴/۲ ± ۲/۱ a	۸۴/۶ ± ۲/۹ a	۲۰/۶ ± ./۳ ab
۶۰	تلقیح نشده	۸۰/۹ ± ۳/۱ bc	۸۰ ± ۴/۶ bc	۱۹/۲ ± ۰/۳ bc
	تلقیح شده	۹۲/۲ ± ۳/۵ a	۶۱/۳ ± ۳/۷ ab	۲۱/۶ ± ۰/۳ a
۱۲۰	تلقیح نشده	۶۵/۱ ± ۲/۴ d	۶۸/۳ ± ۳/۷ c	۱۲/۳ ± ۰/۹ e
	تلقیح شده	۷۵/۵ ± ۴ cd	۶۸/۳ ± ۲/۶ bc	۱۶/۱ ± ۰/۶ d

حروف غیر مشابه نشان‌دهنده تفاوت معنی‌دار در سطح ۵ درصد می‌باشد.

شاخص سبزینگی برگ (SPAD) و نسبت فلورسانس متغیر به حداکثر (F_v/F_m)

اثر متقابل شوری و تلقیح با قارچ مایکوریزا بر شاخص سبزینگی برگ در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار بود (جدول ۲). در تنش شوری شدید شاخص سبزینگی برگ گیاهان تلقیح شده بطور معنی‌داری بیشتر از گیاهان تلقیح نشده بود(۲۰/۶ درصد). بعلاوه، کمترین داده مربوط به شاخص سبزینگی برگ در گیاهان تلقیح نشده در سطح شوری ۱۲۰ میلی‌مولار مشاهده شد (شکل ۲ الف). شاخص سبزینگی برگ ارتباط نزدیکی با محتوای کلروفیل و نیتروژن برگ دارد (نتو و همکاران ۲۰۰۵). نتایج حاصل نشان داد مشابه کلروفیل کل، گیاهان تلقیح شده شاخص سبزینگی برگ بیشتری در مقایسه با گیاهان تلقیح نشده در تنش شوری بالا داشتند که نشان‌دهنده این امر است که گیاهان تلقیح شده پتانسیل فتوسنتزی بیشتری را درشرایط تنش شوری دارا هستند.

اثر متقابل شوری و تلقیح با قارچ مایکوریزا بر نسبت فلورسانس متغیر به حداکثر گیاه بادام در سطح احتمال ۵ درصد معنی‌دار بود (جدول ۲). تمامی سطوح شوری باعث کاهش معنی‌دار فلورسانس متغیر به حداکثر در گیاهان تلقیح نشده گردید، در حالیکه کاهش معنی‌دار آن در گیاهان تلقیح شده تنها در سطح شوری ۱۲۰ میلی‌مولار مشاهده شد. نسبت فلورسانس متغیر به حداکثر در گیاهان تلقیح شده در سطوح شوری ۶۰ و ۱۲۰ میلی‌مولار بطور معنی‌دار و بترتیب ۱۰ و ۷/۹

درصد بیشتر از گیاهان تلقیح نشده بود (شکل ۲ ب). نسبت فلورسانس متغیر به حداکثر یک معیار مناسب جهت بیان و برآورد راندمان فتوشیمیایی فتوسیستم II می‌باشد. کاهش قابل توجه در کارایی فتوسیستم II ، زنجیره انتقال الکترون و میزان جذب CO_2 تحت تنش شوری مشاهده شده است (استپین و کلوبوس ۲۰۰۵). بالا بودن نسبت فلورسانس متغیر به حداکثر در برگ گیاهان تلقیح شده در مقایسه با گیاهان تلقیح نشده در شرایط تنش شوری نشان دهنده این امر است که تلقیح با قارچ میکوریزا می‌تواند باعث تقلیل اثرات مضر شوری بر فتوسیستم II شود. افزایش فلورسانس متغیر به حداکثر در برگ گیاهان تلقیح شده نسبت به گیاهان تلقیح نشده در مطالعات حاجی‌بلند و همکاران (۲۰۱۰) و زای و همکاران (۲۰۲۱) نیز گزارش شده است.

ظرفیت آنتی‌اکسیدانی کل (DPPH)[۱]

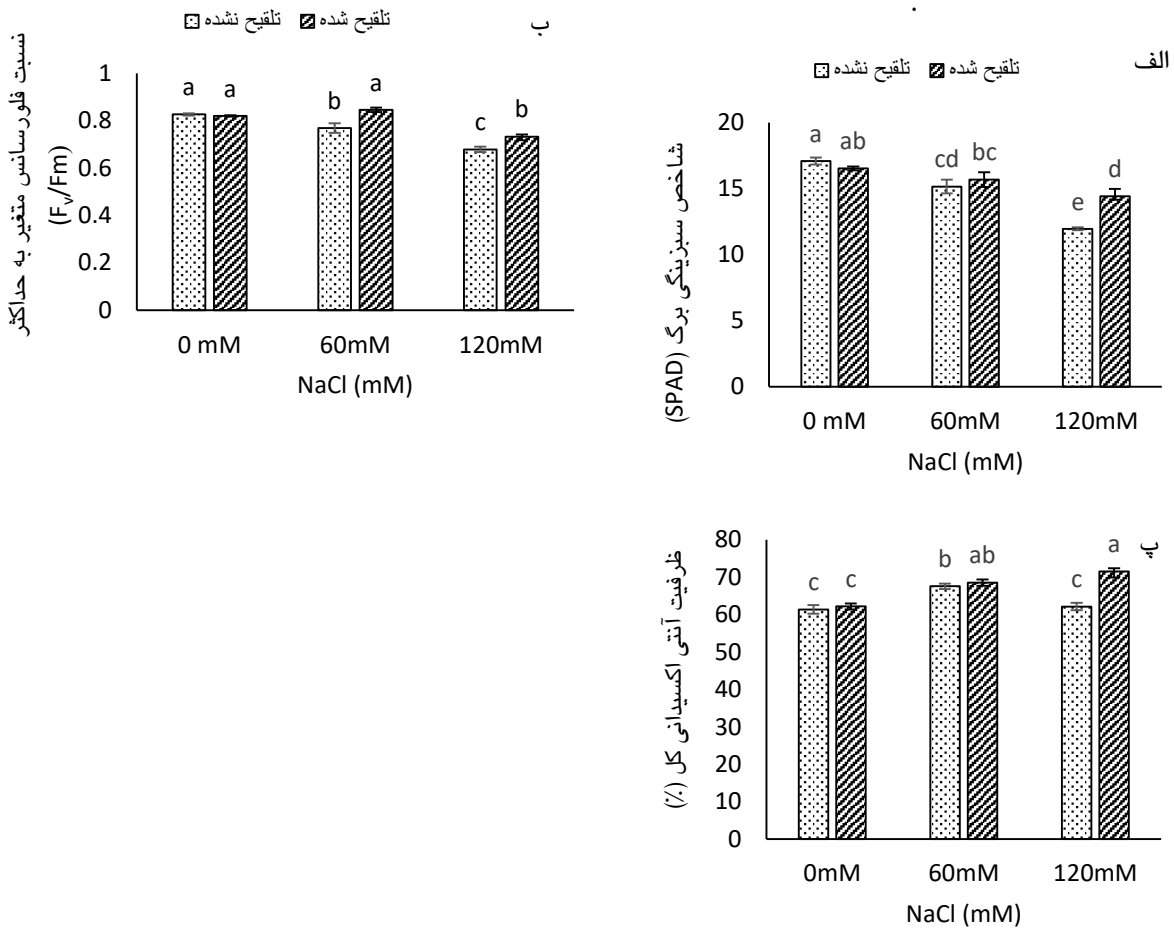
اثر متقابل تیمار شوری و تلقیح با قارچ میکوریزا بر ظرفیت آنتی‌اکسیدانی کل در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار بود (جدول ۲). افزایش شوری تا غلظت ۶۰ میلی‌مولار باعث افزایش معنی‌دار ظرفیت آنتی‌اکسیدانی کل در گیاهان تلقیح نشده و تلقیح شده گردید. با این وجود، سطح شوری ۱۲۰ میلی‌مولار باعث کاهش معنی‌دار ظرفیت آنتی‌اکسیدانی کل در گیاهان تلقیح نشده گردید ولی تاثیر معنی‌داری بر ظرفیت آنتی‌اکسیدانی کل در گیاهان تلقیح شده نداشت (شکل ۲ پ). بطورکلی در شرایط تنش شوری بخصوص تنش شوری بالا، ظرفیت آنتی‌اکسیدانی کل در گیاهان تلقیح شده در مقایسه با گیاهان تلقیح نشده بیشتر بود. استفاده از رادیکال آزاد DPPH یک روش رایج برای ارزیابی اثر آنتی اکسیدانی می‌باشد (بلویس ۱۹۵۸). جدول ۴)

مطالعات متعددی نشان داده‌اند که همزیستی بین گیاه میزبان و قارچ میکوریزا می‌تواند باعث افزایش فعالیت آنتی‌اکسیدانت‌های غیرآنزیمی مانند ترکیبات فنلی و فلاونوئیدی و آنتی‌اکسیدانت‌های آنزیمی می‌شود (بلیلو و همکاران ۲۰۰۰؛ بونانومی و همکاران ۲۰۰۱؛ شارما و همکاران ۲۰۱۹؛ شهوالی و همکاران ۲۰۲۰؛ مارزی‌زاده و همکاران ۲۰۲۱). از این رو، درصد بالای ظرفیت آنتی‌اکسیدانی کل در گیاهان تلقیح شده به ویژه در تنش بالای شوری می‌تواند نشان‌دهنده کارایی بالای آنتی‌اکسیدانت‌های غیرآنزیمی و آنزیمی در دفع موثر گونه‌های فعال اکسیژن در مقایسه با گیاهان تلقیح نشده باشد.

رنگیزه‌های فتوسنتزی

اثرات ساده شوری و تلقیح با قارچ مایکوریزا بر محتوای کلروفیل a،b و کل و کاروتنوئید در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار بود درحالیکه اثر متقابل آنها فقط بر محتوای کلروفیل کل در سطح احتمال ۵ درصد معنی‌دار بود (جدول ۵). حداقل محتوای کلروفیل a و b در شوری ۱۲۰ میلی‌مولار مشاهده شد که بطور معنی‌دار و بترتیب ۲۹/۲ و ۲۷/۶ درصد کمتر از گیاهان در شرایط بدون تنش بود. همچنین محتوای کلروفیل a و b در گیاهان تلقیح شده بطور معنی‌دار و بترتیب ۱۸/۵ و ۱۳/۱ درصد بیشتر از گیاهان تلقیح نشده بود. محتوای کلروفیل کل گیاهان تلقیح شده در سطوح شوری ۶۰ و ۱۲۰ میلی‌مولار بطور معنی‌دار و بترتیب ۲۴ و ۲۳/۶ درصد بیشتر از گیاهان تلقیح نشده بود. همچنین، افزایش شوری باعث کاهش معنی‌دار محتوای کارتنوئید گردید. گیاهان تلقیح شده بطور معنی‌داری محتوای کارتنوئید بیشتری در مقایسه با گیاهان تلقیح نشده (۱۸/۹ درصد) داشتند (

[۱] 2,2-diphenyl-1-picrylhydrazyl (DPPH)



شکل ۲-مقایسه میانگین (الف) شاخص سبزینگی برگ (SPAD)، (ب) نسبت فلورسانس متغیر به حداکثر (F_v/F_m) و (پ) ظرفیت آنتی‌اکسیدانی کل (DPPH) بادام تحت سطوح مختلف شوری و تلقیح با قارچ میکوریزا

کاهش غلظت کلروفیل در شرایط شوری را می توان با مهار آنزیم های خاصی که در تولید رنگدانه‌های فتوسنتزی شرکت می‌کنند مرتبط دانست (موركوته و همکاران ۲۰۰۹). علاوه بر این، در غلظت بالای Na^+، تأثیر آنتاگونیستی Na^+ بر Mg^{2+} منجر به کاهش بیوسنتز و فتوسنتز کلروفیل می شود (گیری و همکاران ۲۰۰۳). بعلاوه، بهبود جذب فسفر در گیاهان تلقیح شده با قارچ میکوریزا با کمک به حفظ یکپارچگی غشای سلولی، کاهش نشت یون و کده‌بندی یون های سمی در واکوئل، تحمل به تنش شوری را افزایش می دهد (ایولین و همکاران ۲۰۱۲). براساس نتایج بدست آمده از این مطالعه ،غلظت بالاتر کلروفیل در گیاهان تلقیح شده تحت تنش شوری را می‌توان عمدتاً به کاهش انتقال سدیم از ریشه به اندام هوایی و بهبود تغذیه فسفرنسبت داد. از آنجاییکه شدت تغییرات محتوای کلروفیل در پاسخ به شوری می تواند به عنوان شاخصی از تحمل گیاه به تنش شوری عمل کند (اشرف و هریس ۲۰۱۳). بنابراین، می‌توان نتیجه گرفت گیاهان تلقیح شده نسبت به گیاهان تلقیح نشده تحمل بیشتری به تنش شوری دارند.

محتوای پرولین

اثر متقابل فاکتورهای آزمایشی بر محتوای پرولین برگ در سطح احتمال ۵ درصد معنی‌داری بود (جدول ۵). افزایش شوری باعث افزایش معنی‌دار محتوای پرولین برگ در گیاهان تلقیح نشده و تلقیح شده گردید. در سطوح شوری ۶۰ و ۱۲۰ میلی‌مولار محتوای پرولین برگ گیاهان تلقیح شده بطور معنی‌دار و بترتیب ۳۰/۹ و ۲۶/۸ درصد بیشتر از گیاهان تلقیح نشده بود.

جدول ۴- مقایسه میانگین محتوای رنگیزه‌های فتوسنتزی بادام تحت سطوح مختلف شوری و تلقیح با قارچ میکوریزا

شوری (میلی‌مولار)	قارچ	کلروفیل a (mg. g^{-1} FW)	کلروفیل b (mg. g^{-1} FW)	کلروفیل کل (mg. g^{-1} FW)	کاروتنوئید (mg. g^{-1} FW)
صفر	تلقیح نشده	۱/۳۵ ± ۰/۰۸ a	۱/۳۴ ± ۰/۰۶ a	۲/۷ ± ۰/۰۷ ab	۰/۲۲ ± ۰/۰۱ab
	تلقیح شده	۱/۴۲ ± ۰/۰۵ a	۱/۳۹ ± ۰/۰۵ a	۲/۸۱ ± ۰/۰۴ a	۰/۲۵ ± ۰/۰۰۷ a
۶۰	تلقیح نشده	۱/۰۵ ± ۰/۰۵ b	۱/۰۴ ± ۰/۰۵ c	۲/۱ ± ۰/۰۴ c	۰/۱۸ ± ۰/۰۱ cd
	تلقیح شده	۱/۳۴ ± ۰/۰۳ a	۱/۲۵ ± ۰/۰۴ ab	۲/۶ ± ۰/۰۴ b	۰/۲۲ ± ۰/۰۰۸ ab
۱۲۰	تلقیح نشده	۰/۸۶ ± ۰/۰۵ c	۰/۹ ± ۰/۰۴ c	۱/۷۵ ± ۰/۰۵ d	۰/۱۶ ± ۰/۰۰۸ d
	تلقیح شده	۱/۱۹ ± ۰/۰۴ d	۱/۰۷ ± ۰/۰۴ bc	۲/۱ ± ۰/۰۵ c	۰/۲۱ ± ۰/۰۱ bc

حروف غیر مشابه نشان‌دهنده تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال ۵ درصد می‌باشد.

بنابراین حداکثر محتوای پرولین برگ (µmol.g^{-1} FW ۲۲/۳۸) در گیاهان تلقیح شده در سطح شوری ۱۲۰ میلی‌مولار مشاهده شد (شکل ۳ الف). تحقیقات نشان داده‌اند که گونه‌های متحمل به شوری اغلب پس از مواجه با تنش پرولین بیشتری را تجمع می‌دهند (مونس و تستر ۲۰۰۸). مطالعات نشان داده است که قارچ‌های میکوریز آربوسکولار با افزایش فعالیت آنزیم‌های دخیل در بیوسنتز پرولین، مانند پرولین-۵-کربوکسیلات سنتتاز (P-5-CS) و گلوتامات دهیدروژناز (GDH) به همراه محدود کردن فعالیت آنزیم پرولین دهیدروژناز، باعث تجمع پرولین در گیاهان تلقیح شده با قارچ میکوریزا در شرایط تنش شوری می‌شوند (گرگ و باهر ۲۰۱۳). گزارشات متعددی مبنی بر افزایش محتوای پرولین در شرایط تنش شوری در گیاهان تلقیح شده با *R. intraradices* نسبت به گیاهان تلقیح نشده وجود دارد (تایگی و همکاران ۲۰۱۷؛ حاجی‌بلند و همکاران ۲۰۱۰).

جدول ۵- تجزیه واریانس اثر شوری و قارچ میکوریزا بر محتوای رنگیزه‌های فتوسنتزی، پرولین، مالون‌دی‌آلدهید و پراکسید هیدروژن بادام

منابع تغییر	درجه آزادی	میانگین مربعات					
		کلروفیل a	کلروفیل b	کلروفیل کل	کارتنوئید	پرولین	مالون‌دی‌آلدهید	پراکسید هیدروژن
بلوک	۲	۰/۰۰۵ ns	۰/۰۰۴ ns	۰ ns	۰/۰۰۰۰۳ ns	۰/۷۹۹ ns	۱/۸۰۹ ns	۰/۰۰۱ ns
شوری	۲	۰/۲۴۹ **	۰/۲۱۵ **	۰/۹۲۵ **	۰/۰۰۰۴ **	۱۶۹/۴۲ **	۲۱/۵۸ **	۰/۰۱۵ **
قارچ	۱	۰/۱۸۵ **	۰/۰۹۴ *	۰/۵۴۲ **	۰/۰۰۶ **	۳۲/۲۰ **	۱۲/۲۳ **	۰/۰۰۵ **
شوری×قارچ	۲	۰/۰۲ ns	۰/۰۱۱ ns	۰/۰۶۱ *	۰/۰۰۰۰۷ ns	۱۱/۴۳ *	۱/۶۱۲ ns	۰/۰۰۳ *
اشتباه آزمایشی	۱۰	۰/۰۰۹	۰/۰۱	۰/۰۱۱	۰	۲/۰۱	۰/۸۰۸	۰

ns، * و ** بترتیب بیانگر اختلاف غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد می‌باشد.

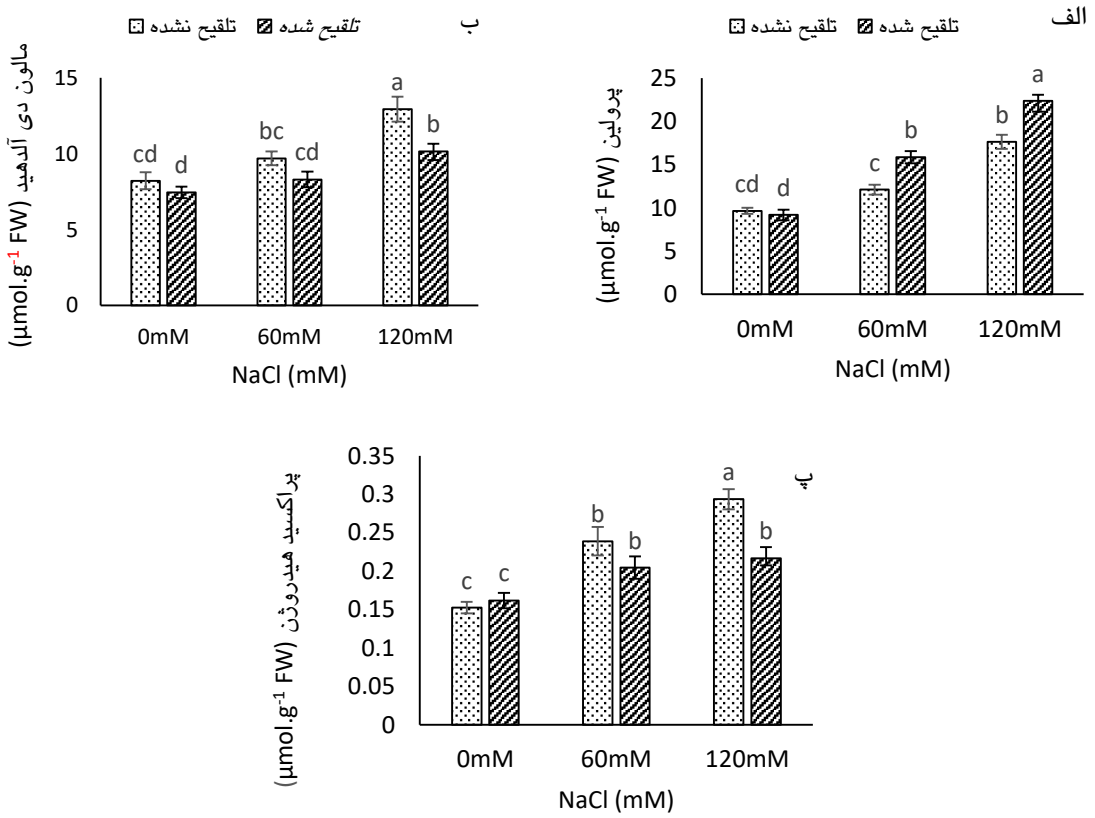
محتوای مالون‌دی‌آلدهید (MDA)

اثرات ساده شوری و تلقیح با قارچ بر محتوای مالون‌دی‌آلدهید برگ در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار بود، اما اثر متقابل معنی‌دار نبود (جدول ۵). تشدید تنش شوری با افزایش معنی‌دار محتوای مالون‌دی‌آلدهید برگ همراه بود. شوری در سطوح ۶۰ و ۱۲۰ میلی‌مولار بترتیب باعث افزایش معنی‌دار و ۱۴/۸ و ۴۷/۳ درصدی محتوای مالون‌دی‌آلدهید برگ در مقایسه با شرایط

بدون تنش شد. بعلاوه محتوای مالون‌دی‌آلدهید برگ گیاهان تلقیح نشده بطور معنی‌داری و حدود ۱۹ درصد بیشتر از گیاهان تلقیح شده بود (شکل ۳ ب). نتیجه این مطالعه مشابه نتایج شهوالی و همکاران (۲۰۲۰) می‌باشد که گزارش کردند تلقیح پایه GF677 با *R. intraradices* و *F. mosseae* تاثیر معنی‌داری بر محتوای مالون‌دی‌آلدهید برگ در شرایط تنش شوری نداشت. کاهش محتوای مالون‌دی‌آلدهید در برگ و ریشه گیاهان تلقیح شده با قارچ میکوریزا تحت تنش شوری در بسیاری از مطالعات نیز گزارش شده است (حاجی‌بلند و همکاران ۲۰۱۰؛ وو و همکاران ۲۰۱۰؛ ناوارو و همکاران ۲۰۱۴؛ آیت‌المختار و همکاران ۲۰۱۹)

محتوای پراکسید هیدروژن برگ (H_2O_2)

اثر متقابل فاکتورهای آزمایشی بر محتوای پراکسید هیدروژن برگ در سطح احتمال ۵ درصد معنی‌دار بود (جدول ۵). افزایش شوری باعث افزایش معنی‌دار محتوای پراکسید هیدروژن برگ در گیاهان تلقیح نشده و تلقیح شده گردید. بیشترین محتوای پراکسید هیدروژن برگ، در گیاهان تلقیح نشده در سطح شوری ۱۲۰ میلی‌مولار مشاهده شد که بطور معنی‌دار و ۳۵/۴ درصد بیشتر از گیاهان تلقیح شده بود (شکل ۳ پ). تجمع کم‌تر محتوای پراکسید هیدروژن برگ در گیاهان تلقیح شده در تنش شوری بالا نشان‌دهنده تجمع کم‌تر گونه‌های فعال اکسیژن و در نهایت آسیب اکسیداتیو کم‌تر در گیاهان تلقیح شده می‌باشد. کاهش محتوای پراکسید هیدروژن برگ در گیاهان تلقیح شده با قارچ میکوریزا را می‌توان با افزایش قابل توجه فعالیت آنتی اکسیدانی و متابولیسم فسفات مرتبط دانست (هی و همکاران ۲۰۰۷).



شکل ۳- مقایسه میانگین (الف) محتوای پرولین، (ب) مالون‌دی‌آلدهید و (پ) پرواکسید هیدروژن بادام تحت سطوح مختلف شوری و تلقیح با قارچ میکوریزا

محتوای فسفر برگ و ریشه

اثر متقابل فاکتورهای آزمایشی بر محتوای فسفربرگ در سطح احتمال ۵ درصد معنی‌دار بود، درحالیکه در مورد فسفر ریشه فقط اثرات ساده شوری و تلقیح با قارچ میکوریزا در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار بود (جدول ۶). بدون در نظر گرفتن تلقیح با قارچ میکوریزا، افزایش شوری با کاهش محتوای فسفر برگ و ریشه همراه بود. در تمامی سطوح شوری محتوای فسفر برگ گیاهان تلقیح شده بطورمعنی‌دار و قابل توجهی بیشتر از گیاهان تلقیح نشده بود، بطوریکه در سطوح شوری صفر، ۶۰ و ۱۲۰ میلی‌مولار محتوای فسفر در برگ گیاهان تلقیح شده بطور معنی‌دار و بترتیب ۵۳، ۷۷/۴ و ۴۱/۵ درصد بیشتر از گیاهان تلقیح نشده بود. محتوای فسفر ریشه در سطوح شوری ۶۰ و ۱۲۰ میلی‌مولار بطور معنی‌دار و بترتیب ۱۷/۵ و ۴۳/۵ درصد کاهش یافت. از طرفی محتوای فسفر در ریشه گیاه تلقیح شده بطور معنی‌دار و ۵۸/۵ درصد بیشتر از گیاهان تلقیح نشده بود (شکل ۴ الف و ب). کاهش رشد ریشه و رسوب آنیون $H_2PO_4^{-1}$ با کاتیون های Ca^{+2} دو مانع اساسی در جذب فسفر در شرایط تنش شوری می‌باشند (مارچنر و همکاران ۱۹۹۶). در میان عناصر پرنیاز و کم نیاز، جذب فسفر بیشتر تحت تاثیر قارچ‌های مایکوریزا قرار میگیرد (میرانصاری ۲۰۱۳) در مطالعات زیادی بهبود جذب فسفر در گیاهان همزیست با قارچ میکوریزا را در شرایط بدون تنش و تنش شوری گزارش شده است (حاجی بلند و همکاران ۲۰۱۰؛ آیت‌المختار و همکاران ۲۰۱۹؛ امانی‌فر و طغرانگر ۲۰۲۰؛ مارزی‌زاده و همکاران ۲۰۲۱). از آنجاییکه فسفر جز عناصر بی تحرک می‌باشد گسترش شبکه هیف‌های قارچی در گیاه میزبان، سطح جذب ریشه را افزایش داده و ریشه گیاه را قادر می‌سازد تا به نقاط بیشتر و عمیق‌تری از ریزوسفر نفوذ کرده و در نهایت آب و مواد غذایی بیشتری جذب کند (رویز-لوزانو و آزکون ۲۰۰۰). همچنین در گیاهان تلقیح شده با قارچ میکوریزا ، ترشح فسفاتازهای قلیایی و اسیدها توسط هیف های قارچی با افزایش هیدرولیز فسفر آلی باعث بهبود تغذیه گیاه با فسفر به ویژه در شرایط کمبود فسفر را می شود (گویکوچه و همکاران ۲۰۰۴).

محتوای سدیم و پتاسیم برگ و ریشه

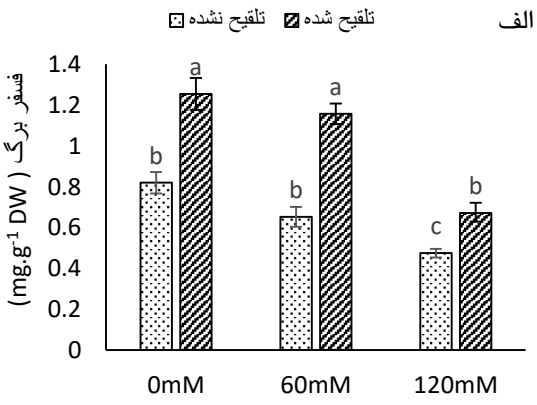
اثر متقابل شوری و تلقیح با قارچ میکوریزا بر محتوای سدیم برگ و ریشه به ترتیب در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد معنی‌دار بود (جدول ۶). صرف نظر از تلقیح با قارچ میکوریزا، افزایش شوری با افزایش معنی‌دار محتوای سدیم در برگ و ریشه گیاهان بادام همراه بود. محتوای سدیم در برگ گیاهان تلقیح شده در سطوح شوری ۶۰ و ۱۲۰ میلی‌مولار بطور قابل توجهی و معنی‌داری کمتر از گیاهان تلقیح نشده بود (بترتیب ۳۹/۷ و ۳۶/۳ درصد). برخلاف برگ، محتوای سدیم در ریشه‌های تلقیح شده بطور معنی‌داری بیشتر از ریشه‌های تلقیح نشده بود. محتوای سدیم در ریشه‌های تلقیح شده در سطوح شوری ۶۰ و ۱۲۰ میلی‌مولار بطور معنی‌دار و بترتیب ۴۵/۵ و ۲۷ درصد بیشتر از ریشه‌های تلقیح نشده بود (شکل ۴ پ و ت). اثرات متقابل فاکتورهای آزمایشی بر محتوای پتاسیم برگ وریشه در سطح ۱ درصد معنی‌دار بود (جدول ۶). در سطوح شوری صفر، ۶۰ و ۱۲۰ میلی‌مولار محتوای پتاسیم برگ گیاهان تلقیح شده بطور معنی‌دار و بترتیب ۴۴/۳، ۷۰/۸ و ۳۶/۸ درصد بیشتر از گیاهان تلقیح نشده بود. سطوح شوری متوسط و بالا باعث کاهش معنی‌دار محتوای پتاسیم ریشه گیاهان تلقیح نشده گردید. درحالیکه کاهش معنی‌دار محتوای پتاسیم ریشه گیاهان تلقیح شده فقط در تنش شوری بالا مشاهده شد. محتوای پتاسیم ریشه گیاهان تلقیح شده در سطوح شوری ۶۰ و ۱۲۰ میلی‌مولار بطور معنی‌دار و بترتیب ۶۳/۹ و ۲۳/۷ درصد بیشتر از گیاهان تلقیح نشده بود (شکل ۴ ج و چ). نتایج انگوتی و همکاران (۲۰۱۹) نشان داد افزایش تنش شوری با افزایش محتوای سدیم در برگ و ریشه پایه GN15 همراه است. تحقیقات نشان داده است که غشای میسلیوم قارچ‌های میکوریز آربوسکولار قادر به کاهش

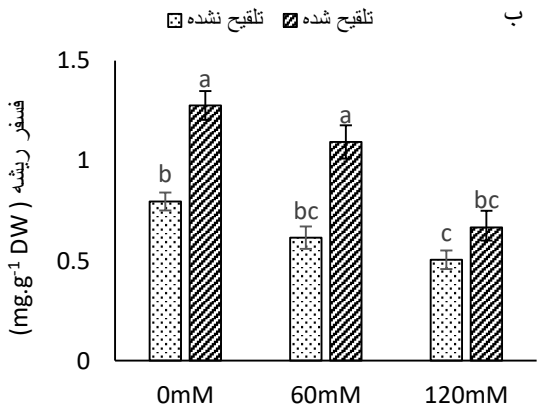
اثرات نامطلوب تنش شوری از طریق جذب انتخابی یون‌های K^+ و Ca^{+2} و جلوگیری از ورود یون‌های Na^+ می‌باشد. از طرفی غشای پری‌آربوسکولار دارای نفوذپذیری انتخابی نسبت به تمام یون‌ها است. بنابراین، در نتیجه‌ی نفوذپذیری انتخابی مضاعف ایجاد شده توسط غشای میسلیوم و غشای پری آربوسکولار کاهش جذب Na^+ و افزایش جذب K^+ در گیاهان تلقیح شده با قارچ میکوریزا مشاهده می‌شود (حاجی‌بلند ۲۰۱۳). از طرفی نشان داده شده است که تخصیص Na^+ در هیف‌ها و یا وزیکول‌های درون ریشه‌ای و کده‌بندی Na^+ در واکوئل‌های سلول‌های ریشه مانع از انتقال Na^+ از ریشه به قسمت‌های هوایی گیاه تلقیح شده با قارچ میکوریزا می‌شود (کانترل و لیندرمن ۲۰۰۱). همچنین قارچ‌های میکوریزا آربوسکولار با بیش بیان ژن‌های پروتئین‌های ناقل غشای پلاسمایی باعث خروج Na^+ به فضای آپوپلاستی سلول و کنترل بارگیری Na^+ در آوند چوبی ریشه می‌شوند (پورسل و همکاران ۲۰۱۶). بنابراین طبق نتایج بدست آمده از این مطالعه بنظر می‌رسد تجمع Na^+ در هیف و یا وزیکول‌های درون ریشه‌ای و واکوئل‌های ریشه و جلوگیری از انتقال آن به قسمت‌های هوایی باعث تجمع Na^+ در ریشه گیاهان تلقیح شده و در عین حال کاهش محتوای آن در برگ‌های این گیاهان شده است.

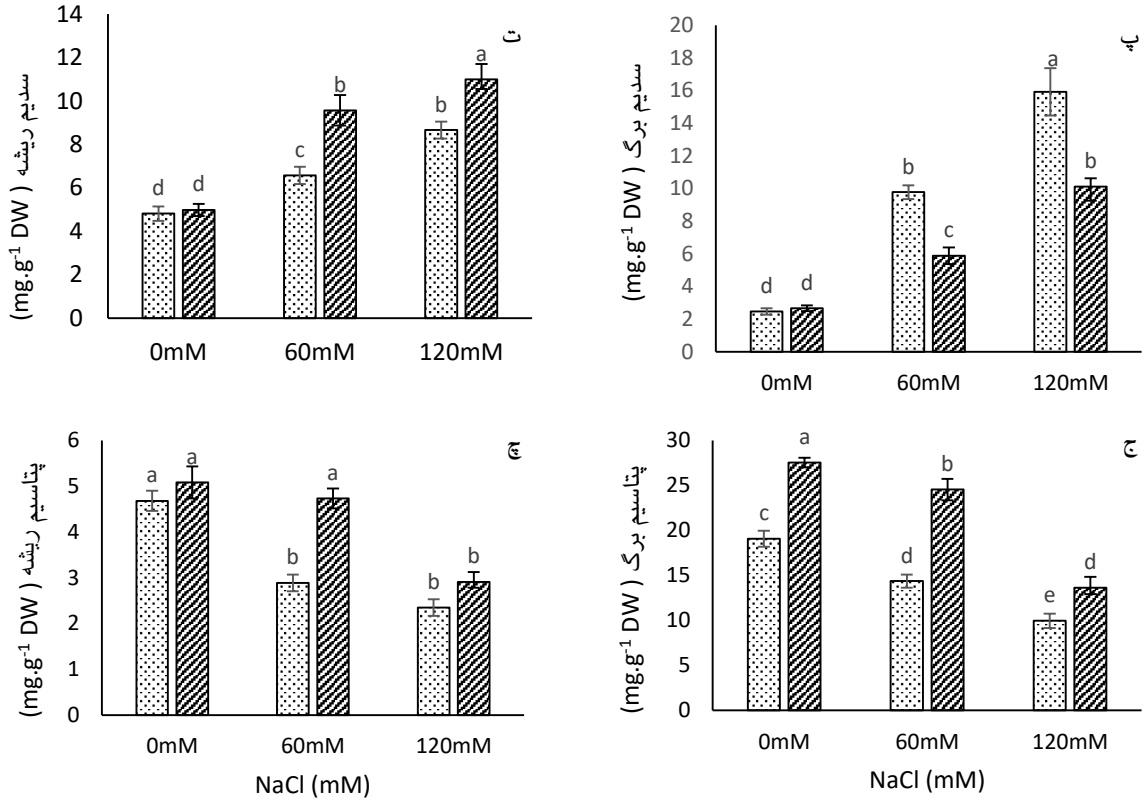
جدول ۶- تجزیه واریانس اثر شوری و قارچ میکوریزا بر محتوای عناصر فسفر، سدیم و پتاسیم برگ و ریشه بادام

منابع تغییر	درجه آزادی	میانگین مربعات					
		برگ			ریشه		
		فسفر	سدیم	پتاسیم	فسفر	سدیم	پتاسیم
بلوک	۲	۰/۰۰۱ ns	۳/۰۵۲ ns	۰/۱۵۴ ns	۰/۰۰۲ ns	۰/۶۶۴ ns	۰/۰۸۶ ns
شوری	۲	۰/۳۴۳ **	۱۶۳/۷۴۵ **	۲۰۵/۴۵۹ **	۰/۳۰۹ **	۳۷/۴۶۵ **	۷/۵۹۹ **
قارچ	۱	۰/۶۴۷ **	۴۴/۹۴۱ **	۲۴۸/۷۷۷ **	۰/۶۲۸ **	۱۵/۱۰۶ **	۳/۹۴۳ **
شوری× قارچ	۲	۰/۰۳۹ *	۱۳/۹۹ **	۱۷/۰۴۲ *	۰/۰۵ ns	۳/۲۸۷ *	۰/۹۳۷ *
اشتباه آزمایشی	۱۰	۰/۰۰۹	۱/۴۱۱	۲/۵۰۴	۰/۰۱۴	۰/۵۸۲	۰/۱۶۴

ns، * و ** بترتیب بیانگر اختلاف غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد می‌باشد.







شکل ۴- مقایسه میانگین محتوای (الف) فسفر، (پ) سدیم و (ج) پتاسیم در برگ و محتوای (ب) فسفر، (ت) سدیم و (چ) پتاسیم در ریشه بادام تحت سطوح مختلف شوری و تلقیح با قارچ میکوریزا

نتیجه‌گیری کلی

نتایج حاصل از این مطالعه نشان داد که تلقیح با قارچ میکوریز آربوسکولار با بهبود فتوسنتز، افزایش تجمع پرولین، کاهش تنش اکسیداتیو، افزایش فعالیت آنتی‌اکسیدانت‌های آنزیمی و غیرآنزیمی، بهبود جذب عناصر فسفر و پتاسیم و کاهش محتوای سدیم در برگ‌ها که مهم‌ترین اندام فتوسنتزی‌اند باعث افزایش تحمل به تنش شوری در بادام می‌شود. بنابراین می‌توان نتیجه گرفت استفاده از قارچ‌های میکوریزی به همراه پایه متحمل می‌تواند یک روش کارآمد و سازگار با محیط زیست برای افزایش تحمل بادام به شوری باشد. در این راستا انجام آزمایشات بیشتر با ژنوتیپ‌های مختلف بادام در شرایط باغ ضروری بنظر میرسد.

سپاسگزاری

در پایان از تلاش تمامی اساتید گروه علوم و مهندسی دانشگاه تبریز، مسئول محترم آزمایشگاه بیولوژی گلدهی و فیزیولوژی رشد و نمو میوه و گلخانه و دوستان عزیزم کمال تشکر و قدردانی را دارم.

منابع مورد استفاده

Ait-El-Mokhtar M, Laouane RB, Anli M, Boutasknit A, Wahbi S and Meddich A, 2019. Use of mycorrhizal fungi in improving tolerance of the date palm (*Phoenix dactylifera* L.) seedlings to salt stress. Scientia Horticulturae, 253: 429-438. http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2019.04.066

Aliasgharzad N, Rastin SN, Towfighi H and Alizadeh A, 2001. Occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi in saline soils of Tabriz Plain of Iran in relation to some physical and chemical properties of soil. Mycorrhiza, 11, 119-122. https://doi.org/10.1007/s11738-014-1546-4

Amanifar S and Toghranegar Z, 2020. The efficiency of arbuscular mycorrhiza for improving tolerance of *Valeriana officinalis* L. and enhancing valerenic acid accumulation under salinity stress. Industrial Crops and Products, 147: 112234. https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2020.112234

Angooti A, Hajilou J, Hajali E and Fathi H, 2019. Effect of different levels of salinity on growth indices, mineral absorption, antioxidant enzymes activity and some physiological traits of roots and leaf in GN15 hybrid rootstocks. Iranian Journal of Horticaltural Sciences, 50(2): 483-500. (In Persian). https://doi.org/10.22059/ijhs.2018.254151.1420

Arnon DI, 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. Plant physiology, 24(1): 1. https://doi.org/10.1104/pp.24.1.1

Ashraf M and Harris PJ, 2013. Photosynthesis under stressful environments: An overview. Photosynthetica, 51: 163-190. https://doi.org/10.1007/s11099-013-0021-6

Bates LS, Waldren RA and Teare I, 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. Plant and Soil, 39: 205-207. https://doi.org/10.1007/BF00018060

Bencherif K, Dalpé Y and Lounès Hadj-Sahraoui A, 2019. Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate soil salinity stress in arid and semiarid areas. Microorganisms in Saline Environments: Strategies and Functions, 375-400. https://doi.org/10.1007/978-3-030-18975-4_16

Blilou I, Ocampo JA and García-Garrido JM, 2000. Induction of Ltp (lipid transfer protein) and Pal (phenylalanine ammonia-lyase) gene expression in rice roots colonized by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. Journal of Experimental Botany, 51(353): 1969-1977. https://doi.org/10.1093/jexbot/51.353.1969

Blois MS, 1958. Antioxidant determinations by the use of a stable free radical. Nature, 181(4617):1199-200. https://doi.org/10.1038/1811199a0

Bonanomi A, Oetiker JH, Guggenheim R, Boller T, Wiemken A and Vögeli-Lange R, 2001. Arbuscular mycorrhiza in mini-mycorrhizotrons: first contact of *Medicago truncatula* roots with *Glomus intraradices* induces chalcone synthase .New Phytologist, 150(3): 573-582. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00135.x

Bowler C, Montagu MV and Inze D, 1992. Superoxide dismutase and stress tolerance. Annual Review of Plant Biology, 43(1): 83-116. https://doi.org/10.1146/annurev.pp.43.060192.000503

Cantrell IC and Linderman RG, 2001. Preinoculation of lettuce and onion with VA mycorrhizal fungi reduces deleterious effects of soil salinity. Plant Soil 233, 269–281. https://doi.org/10.1023/A:1010564013601

Chang W, Sui X, Fan XX, Jia TT and Song FQ, 2018. Arbuscular mycorrhizal symbiosis modulates antioxidant response and ion distribution in salt-stressed *Elaeagnus angustifolia* seedlings. Frontiers in Microbiology, 9: 652. https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00652

Chapman HD and Pratt PF, 1962. Methods of analysis for soils, plants and waters. Soil Science, 93(1): 68.

Chinnusamy V, Jagendorf A and Zhu JK, 2005. Understanding and improving salt tolerance in plants. Crop Science, 45(2): 437-448. https://doi.org/10.2135/cropsci2005.0437

Evelin H, Giri B and Kapoor R, 2012. Contribution of *Glomus intraradices* inoculation to nutrient acquisition and mitigation of ionic imbalance in NaCl-stressed *Trigonella foenum-graecum*. Mycorrhiza, 22: 203-217. https://doi.org/10.1007/s00572-011-0392-0

Garg N and Baher N, 2013. Role of arbuscular mycorrhizal symbiosis in proline biosynthesis and metabolism of *Cicer arietinum* L.(chickpea) genotypes under salt stress. Journal of Plant Growth Regulation, 32: 767-778. https://doi.org/10.1007/s00344-013-9346-4

Giri B, Kapoor R and Mukerji K, 2003. Influence of arbuscular mycorrhizal fungi and salinity on growth, biomass, and mineral nutrition of *Acacia auriculiformis*. Biology and Fertility of Soils, 38: 170-175. https://doi.org/10.1007/s00374-003-0636-z

Goicoechea N, Sánchez-Diaz M, Sáez and Irañeta J, 2004. The Association of Barley with AM fungi can result

in similar yield and grain quality as a long term application of P or PK fertilizers by enhancing root phosphatase activity and sugars in leaves at tillering. Biological Agriculture & Horticulture, 22(1): 69-80. https://doi.org/10.1080/01448765.2004.9754989

Grattan S and Grieve C, 1998. Salinity–mineral nutrient relations in horticultural crops. Scientia Horticulturae, 78(1-4): 127-157. https://doi.org/10.1016/S0304-4238(98)00192-7

Hajiboland R, 2013. Role of arbuscular mycorrhiza in amelioration of salinity. Salt Stress in Plants: Signalling, Omics and Adaptations, 301-354. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-6108-1_13

Hajiboland R, Aliasgharzadeh N, Laiegh SF and Poschenrieder C, 2010. Colonization with arbuscular mycorrhizal fungi improves salinity tolerance of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants. Plant and Soil, 331: 313-327. https://doi.org/10.1007/s11104-009-0255-z

Hashem A, Alqarawi AA, Radhakrishnan R, Al-Arjani ABF, Aldehaish HA, Egamberdieva D and Abd-Allah EF, 2018. Arbuscular mycorrhizal fungi regulate the oxidative system, hormones and ionic equilibrium to trigger salt stress tolerance in *Cucumis sativus* L. Saudi Journal of Biological Sciences, 25(6): 1102-1114. https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2018.03.009

Hatami E, Shokouhian AA, Ghanbari AR and Naseri LA, 2018. Alleviating salt stress in almond rootstocks using of humic acid. Scientia Horticulturae, 237: 296-302. https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.03.034

Hause B and Fester T, 2005. Molecular and cell biology of arbuscular mycorrhizal symbiosis. Planta, 221: 184-196. https://doi.org/10.1007/s00425-004-1436-x

He Z, He C, Zhang Z, Zou Z and Wang H, 2007. Changes of antioxidative enzymes and cell membrane osmosis in tomato colonized by arbuscular mycorrhizae under NaCl stress. Colloids and Surfaces B: Biointerfaces, 59(2): 128-133. https://doi.org/10.1016/j.colsurfb.2007.04.023

Heath RL and Packer L, 1968. Photoperoxidation in isolated chloroplasts: I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. Archives of Biochemistry and Biophysics, 125(1): 189-198. https://doi.org/10.1016/0003-9861(68)90654-1

Hoagland DR and Arnon DI, 1950. The water-culture method for growing plants without soil. Circular. California Agricultural Experiment Station, 347 (2nd edit).

Juniper S and Abbott L, 2006. Soil salinity delays germination and limits growth of hyphae from propagules of arbuscular mycorrhizal fungi. Mycorrhiza, 16: 371-379. https://doi.org/10.1007/s00572-006-0046-9

Ladizinsky G, 1999. On the origin of almond. Genetic Resources and Crop Evolution, 46: 143-147. https://doi.org/10.1023/A:1008690409554

Lichtenthaler HK, 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. Methods in Enzymology, Elsevier, 148: 350-382. https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1

Marizadeh A, Bolandnazar S, Hajilou J and Lotfollahy A, 2021. The Effect of commercial rootstocks and inoculation with two species of mycorrhizal fungi on some element uptake and qualitative traits of greenhouse cucumber. Journal of Agricultural Science and Sustainable Production, 31(1): 145-161. (In Persian). https://doi.org/10.22034/saps.2021.12793

Marschner H, Kirkby E and Cakmak I, 1996. Effect of mineral nutritional status on shoot-root partitioning of photoassimilates and cycling of mineral nutrients. Journal of Experimental Botany, 47: 1255-1263. https://doi.org/10.1093/jxb/47.special_issue.1255

Massai R, Remorini D and Tattini M, 2004. Gas exchange, water relations and osmotic adjustment in two scion/rootstock combinations of *Prunus* under various salinity concentrations. Plant and Soil, 259: 153-162. https://doi.org/10.1023/B:PLSO.0000020954.71828.13

McGonigle TP, Miller MH, Evans D, Fairchild G and Swan JA, 1990. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular—arbuscular mycorrhizal fungi. New Phytologist, 115(3): 495-501. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1990.tb00476.x

Miransari M, 2010. Contribution of arbuscular mycorrhizal symbiosis to plant growth under different types of soil stress. Plant Biology, 12(4): 563-569. https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2009.00308.x

Miransari M, 2013. Arbuscular mycorrhizal fungi and uptake of nutrients. Springer, 253-270. https://doi.org/10.1007/978-3-642-39317-4_13

Momenpour A, Imani A, Bakhshi D and Rezaie H, 2015. Effect of Salinity stress on concentrations of nutrition elements in almond (*Prunus dulcis*) 'Shokofeh', 'Sahand' cultivars and '13-40' genotype budded on GF677 rootstock. Journal of Horticultural Science, 29(2): 255-268. https://doi.org/10.22067/jhorts4.v0i0.33416

Munns R and Tester M, 2008. Mechanisms of salinity tolerance. Annual Review of Plant Biology, 59: 651-681. https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911

Murkute AA, Sharma S, Singh S and Patel V, 2009. Response of mycorrhizal citrus rootstock plantlets to salt stress. Indian Journal of Horticulture, 66(4): 456-460.

Navarro JM, Pérez-Tornero O and Morte A, 2014. Alleviation of salt stress in citrus seedlings inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi depends on the rootstock salt tolerance. Journal of Plant Physiology, 171(1): 76-85. https://doi.org/10.1016/j.jplph.2013.06.006

Netto AT, Campostrini E, de Oliveira JG and Bressan-Smith RE, 2005. Photosynthetic pigments, nitrogen, chlorophyll a fluorescence and S PAD-502 readings in coffee leaves. Scientia Horticulturae, 104(2): 199-209. https://doi.org/10.1016/j.scienta.2004.08.013

Ottman Y and Byrne DH, 1988. Screening rootstocks of *Prunus* for relative salt tolerance. HortScience, 23(2): 375-378. https://doi.org/10.21273/HORTSCI.23.2.375

Phillips J and Hayman D, 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. Transactions of the British Mycological Society, 55(1): 158-IN118. https://doi.org/10.1016/s0007-1536(70)80110-3

Porcel R, Aroca R, Azcon R, Ruiz-Lozano JM, 2016. Regulation of cation transporter genes by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in rice plants subjected to salinity suggests improved salt tolerance due to reduced Na^+ root-to-shoot distribution. Mycorrhiza. 26, 673–684. https://doi.org/10.1007/s00572-016-0704-5

Ruiz-Lozano JM and Azcón R, 2000. Symbiotic efficiency and infectivity of an autochthonous arbuscular mycorrhizal *Glomus* sp. from saline soils and *Glomus deserticola* under salinity. Mycorrhiza, 10: 137-143. https://doi.org/10.1007/s005720000075

Ruiz-Lozano JM, Porcel R, Azcón C and Aroca R, 2012. Regulation by arbuscular mycorrhizae of the integrated physiological response to salinity in plants: new challenges in physiological and molecular studies. Journal of Experimental Botany, 63(11): 4033-4044. https://doi.org/10.1093/jxb/ers126

Shahvali R, Shiran B, Ravash R, Fallahi H and Deri BB, 2020. Effect of symbiosis with arbuscular mycorrhizal fungi on salt stress tolerance in GF677 (peach× almond) rootstock. Scientia Horticulturae, 272: 109535. https://doi.org/10.1016/j.scienta.2020.109535

Sharma A, Shahzad B, Rehman A, Bhardwaj R, Landi M and Zheng B, 2019. Response of phenylpropanoid pathway and the role of polyphenols in plants under abiotic stress. Molecules 24(13): 2452. https://doi.org/10.3390/molecules24132452

Stepien P and Klobus G, 2005. Antioxidant defense in the leaves of C3 and C4 plants under salinity stress. Physiologia Plantarum, 125(1): 31-40. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2005.00534.x

Tyagi J, Varma A and Pudake RN, 2017. Evaluation of comparative effects of arbuscular mycorrhiza (*Rhizophagus intraradices*) and endophyte (*Piriformospora indica*) association with finger millet (*Eleusine coracana*) under drought stress. European Journal of Soil Biology, 81: 1-10. https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2017.05.007

Velikova V, Yordanov I and Edreva A, 2000. Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain-treated bean plants: protective role of exogenous polyamines. Plant Science, 151(1): 59-66. https://doi.org/10.1016/S0168-9452(99)00197-1

Wu QS, Zou YN, Liu W, Ye X, Zai H and Zhao L, 2010. Alleviation of salt stress in citrus seedlings inoculated with mycorrhiza: changes in leaf antioxidant defense systems. Plant, Soil and Environment, 56(10): 470-475. https://doi.org/10.17221/54/2010-PSE

Yaghoubian Y, Goltapeh EM, Pirdashti H, Esfandiari E, Feiziasl V, Dolatabadi HK, Varma A and Hassim MH, 2014. Effect of *Glomus mosseae* and *Piriformospora indica* on growth and antioxidant defense responses of wheat plants under drought stress. Agricultural Research, 3: 239-245. https://doi.org/10.1007/s40003-014-0114-x

Zai XM, Fan JJ, Hao ZP, Liu XM and Zhang WX, 2021. Effect of co-inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi and phosphate solubilizing fungi on nutrient uptake and photosynthesis of beach palm under salt stress environment. Scientific Reports, 11(1): 5761. https://doi.org/10.1038/s41598-021-84284-9

Zrig A, Mohamed HB, Tounekti T, Khemira H, Serrano M, Valero D and Vadel A, 2016. Effect of rootstock on salinity tolerance of sweet almond (cv. Mazzetto). South African Journal of Botany, 102: 50-59. https://doi.org/10.1016/j.sajb.2015.09.001