

بررسی نقش همزیستی میکوریزی در روابط آبی و برخی ترکیبات اسمولیت سه پایه پسته (سرخس، بنه باغی و ابارقی) در شرایط تنش شوری

مسعود فتاحی^۱ و محمد حسین شمشیری^{۲*}

تاریخ دریافت: ۱۳۹۳/۲/۱۹ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۴/۸/۱۰

چکیده

به منظور بررسی تاثیر همزیستی قارچ میکوریز آربسکولار (*Glomus mosseae*) و مقایسه سه پایه پسته از نظر مقایسه روابط آبی و تجمع برخی از ترکیبات اسمولیت تحت سطوح مختلف تنش شوری، آزمایشی گلخانه‌ای در قالب طرح کاملا تصادفی و به صورت فاکتوریل با سه فاکتور میکوریز در دو سطح (میکوریز و بدون میکوریز)، شوری آب آبیاری در چهار سطح (۵، ۱۰ و ۱۵ دسی‌زیمنس بر متر) و پایه در سه سطح (سرخس، ابارقی و بنه باغی) به اجرا درآمد. نتایج نشان داد با کاهش محتوای آب گیاه (پتانسیل اسمزی برگ و محتوای نسبی آب برگ) غلظت تنظیم‌کننده‌های اسمزی (قندهای محلول، پرولین و گلاسیسین بتائین) افزایش یافت. تفاوت بین پایه‌های استفاده شده در این آزمایش ممکن است به دلیل متفاوت بودن آستانه تحمل پایه‌های مختلف در برابر تنش شوری و تفاوت در همزیستی آن‌ها با قارچ میکوریز آربسکولار (*Glomus mosseae*) باشد. پایه بنه باغی نسبت به دو پایه دیگر دارای محتوای آب نسبی برگ بالاتر و پتانسیل اسمزی بیشتری (کمتر منفی) بود و از نظر تحمل به شوری آب آبیاری در وضعیت بهتری قرار داشت.

واژگان کلیدی: پسته، روابط آبی، شوری، میکوریز

^۱ دانشجوی سابق کارشناسی ارشد علوم باغبانی، دانشگاه ولی عصر (عج) رفسنجان، ایران.

^۲ دانشیار گروه علوم باغبانی، دانشگاه ولی عصر (عج) رفسنجان، ایران.

* ایمیل نویسنده مسئول: (shamshiri88@gmail.com)

مقدمه

حدود یک پنجم از اراضی کشاورزی جهان در معرض شوری قرار دارد که با تاثیرات منفی بر رشد و فیزیولوژی گیاهان در این مناطق، سبب کاهش عملکرد و باروری آن‌ها می‌گردد (۴۴). شوری ممکن است باعث ایجاد تنش اسمزی و کمبود آب گردد که در نتیجه باعث کاهش آب و مواد مغذی و باعث تغییر در نسبت سدیم به پتاسیم و تجمع یون‌های سمی سدیم و کلر می‌شود (۴۴). عدم تعادل یونی و تجمع یون‌های سمی سدیم و کلر به نوبه خود می‌تواند منجر به تنش اسمزی و تولید گونه‌های فعال اکسیژن از جمله سوپراکسید، پراکسید هیدروژن و رادیکال‌های هیدروکسیل شود (۲۰). برای کاهش آسیب‌های ناشی از گونه‌های اکسیژن فعال، گیاهان دارای سیستم‌های اکسیدانی پیچیده و تکامل‌یافته‌ای مانند تولید ترکیبات با وزن مولکولی کم (پرولین و گلیسین بتائین) می‌باشند (۲۰). در شرایط تنش شوری این ترکیبات گیاهان را در برابر تنش‌های اکسیداتیو ناشی از تنش شوری محافظت می‌کنند. از اثرات مستقیم شوری بر رشد گیاهان کاهش در پتانسیل اسمزی محلول خاک است که مقدار آب قابل دسترس گیاه را کاهش می‌دهد و منجر به خشکی فیزیولوژیکی در گیاه می‌شود و گیاه باید برای جلوگیری از حرکت آب از ریشه‌ها به سمت خاک پتانسیل اسمزی داخلی خود را با تولید ترکیبات اسمولیتی سازگار کاهش دهد (۱۷، ۱۲). تجمع اسیدآمین پرولین در گیاهان یکی از تغییراتی است که اغلب ناشی از تنش شوری می‌باشد. پرولین در بسیاری از گیاهان تحت شرایط تنش شوری به عنوان یک اسمولیت غیر سمی و حفاظتی برای حفظ پتانسیل اسمزی در شرایطی که پتانسیل آب کم می‌باشد تجمع می‌یابد (۱۱). ترکیبات با وزن مولکولی کم مانند گلیسین بتائین نیز در شرایط تنش شوری به میزان زیادی تجمع می‌یابند. این ترکیبات محلول سازگار، بیشتر در سیتوپلاسم انباشته می‌شوند تا اثرات اسمزی نامساعد، ناشی از غلظت‌های زیاد یون‌های غیر آلی، مانند کلر و سدیم که با سوخت‌وساز سیتوپلاسمی ناسازگارند را خنثی نمایند. گلیسین بتائین، آنزیم‌ها را از غیرفعال شدن به وسیله غلظت‌های زیاد سدیم و کلر و غشا را در برابر ناپایداری به وسیله این یون‌ها محافظت می‌کند (۴۲). به‌طور کلی دسینگ و کاناگراج (۹) تجمع اسمولیت‌های سازگار را زمانی که گیاه باتنش شوری مواجه می‌شود دلیلی برای محافظت از گیاه دانستند. آنان بیان داشتند که اسمولیت‌ها باعث ثبات در ساختار پروتئین‌ها و مهار گونه‌های فعال اکسیژن در شرایط تنش شوری شده و در حفظ آب گیاه نقش دارند و می‌توانند به عنوان یک تنظیم‌کننده آنزیمی در شرایط تنش عمل کنند. آن‌ها بیان کردند مقادیر بالای پرولین و گلیسین بتائین مبنی بر نقش کارآمد این متابولیت‌ها به عنوان تنظیم‌کننده اسمزی تحت تنش می‌باشند. حکم‌آبادی و همکاران (۱)

طی آزمایشات خود نشان دادند که در پسته با افزایش سطح شوری مقدار پرولین در برگ افزایش می‌یابد به گونه‌ای که بالاترین میزان پرولین در تیمار ۲۲۵ میلی‌مولار کلرید سدیم و کمترین تجمع آن در برگ گیاه شاهد بود. واکر و همکاران (۴۰) گزارش کردند که در دانه‌های پسته تحت تنش شوری ۱۷۵ میلی‌مولار از نمک کلرید سدیم غلظت قندهای محلول افزایش می‌یابد.

قارچ میکوریز آربسکولار به‌طور گسترده‌ای در خاک‌های شور وجود دارد و به تازگی محققان گزارش کرده‌اند که قارچ میکوریز می‌تواند باعث افزایش توانایی گیاه برای مقابله با تنش شوری گردد که ناشی از بهبود جذب عناصر غذایی گیاه، برقراری تعادل یونی، حفاظت از آنزیم‌ها و تسهیل جذب آب می‌باشد (۳۴). سایر مکانیسم‌های حفاظتی میکوریز آربسکولار ممکن است شامل تنظیم فشار اسمزی و در نتیجه حفظ فشار تورژسانس برگ، حفظ هدایت روزنه‌ای و در نتیجه ادامه فتوسنتز و تعرق در گیاه و همچنین افزایش کارایی استفاده از آب در گیاهان میزبان باشد (۴). قارچ‌های میکوریز باعث افزایش مقاومت گیاه در برابر تنش شوری می‌شوند به طوری که در برخی موارد قارچ میکوریز را به عنوان یک اصلاح کننده‌ی خاک‌های شور در نظر می‌گیرند (۲۹). در آزمایشی که به منظور بررسی اثر قارچ میکوریز آربسکولار *G. mosseae* بر مقاومت به شوری (۰ و ۱۰۰ میلی‌مولار کلرید سدیم) دانه‌های نارنگی صورت گرفت نتایج نشان داد که با تلقیح دانه‌ها با قارچ میکوریز میزان کارایی مصرف آب (WUE) به طور قابل توجهی نسبت به دانه‌هایی که با میکوریز تلقیح نشده بودند افزایش یافت که این ممکن است به دلیل بهبود روابط آبی به وسیله‌ی قارچ میکوریز آربسکولار باشد. (۴۳). بسیاری از محققان گزارش داده‌اند که گیاهان تلقیح شده با میکوریز، محتوای آب نسبی بالاتری در مقایسه با گیاهان تلقیح نشده دارند (۶،۱۷،۳۵). کولا و همکاران (۶) بهبود وضعیت آبی گیاهان میکوریزی کدومسمایی تحت تنش شوری را گزارش دادند که به علت بهبود هدایت هیدرولیکی ریشه بوده است.

پسته (*Pistacia vera* L.) یکی از محصولات مهم اقتصادی در مناطق خشک و نیمه‌خشک ایران می‌باشد که بزرگترین مرکز تولید آن، منطقه رفسنجان واقع در استان کرمان است (۵). استفاده بی‌رویه از منابع آب زیر زمینی در این منطقه و کاهش نزولات آسمانی، طی دهه‌های گذشته سبب افزایش شدید شوری آب و خاک گردیده است. با توجه به موارد ذکر شده، هدف از انجام این پژوهش، مقایسه روابط آبی و تجمع برخی از ترکیبات اسمولیت در سه پایه میکوریزی پسته (سرخس، بنه باغی و ابارقی) تحت سطوح مختلف تنش شوری بود.

مواد و روش‌ها

این آزمایش بر روی پایه‌های پسته سرخس، ابارقی و بنه‌باغی انجام و از یک گونه‌ی قارچ میکوریز آربسکولار به نام *Glomus mosseae* استفاده گردید. قارچ مورد نظر با استفاده از ذرت به عنوان گیاه تله به مدت ۴ ماه در گلخانه تکثیر گردید سپس اندام هوایی ذرت قطع شد، ریشه‌ها قطعه قطعه و با خاک گلدان مخلوط گردید که در نهایت مخلوط یکنواختی از قطعات ریشه آلوده، اسپور و خاک ناحیه ریشه تهیه شد که در مراحل بعد از آن به عنوان مایه قارچ استفاده گردید. خاک مورد استفاده به نسبت دو به یک به ترتیب خاک مزرعه و ماسه مخلوط گردید. برای استریل کردن خاک، نمونه‌های خاک به مدت یک ساعت در دمای ۱۲۰ درجه و فشار ۱/۵ اتمسفر قرار گرفتند. خاک شنی‌لومی اتوکلاو شده دارای ۱۵/۲ درصد رس، ۱۴/۶ درصد سیلت، ۷۰/۲ درصد شن، پهاش ۷/۲ و قابلیت هدایت الکتریکی ۱/۷ دسی‌زیمنس بر متر بود. از آنجا که بذور بنه باغی دارای رکود فیزیولوژیکی می باشند، برای شکسته شدن این رکود، بذورهای بنه باغی قبل از کشت به مدت ۶۵ روز در شرایط چینه‌سرمایی قرار گرفتند و بذورهای دو پایه سرخس و ابارقی پس از ضدعفونی با هیپوکلریت سدیم ۱۰ درصد در پارچه مرطوب و در دمای مناسب برای جوانه زنی در انکوباتور با دمای ۲۵ درجه سلسیوس به مدت یک هفته قرار داده شدند. در مرحله بعد، شش عدد از بذورهای جوانه دار در گلدان‌های حاوی ۳/۵ کیلوگرم خاک اتوکلاو شده کشت و همزمان مایه کوبی با افزودن صد گرم از مایه قارچ به گلدان انجام شد و پس از گذشت سه هفته، تعداد نهال‌ها در هر گلدان به چهار عدد کاهش داده شد. نهال‌ها به مدت ۱۵۰ روز تا آغاز تیمار شوری رشد کردند و طی این مدت هر دو روز یکبار تا حد ظرفیت مزرعه (FC) آبیاری شدند. قبل از آغاز تنش شوری و به منظور اطمینان از آلودگی ریشه‌ها به میکوریز، نمونه‌هایی به صورت تصادفی از ریشه گیاهان گرفته شد و پس از رنگ‌آمیزی و مشاهده‌ی میکروسکوپی، میزان آلودگی ریشه‌ها به قارچ میکوریز مورد استفاده در پایه سرخس، ابارقی و بنه‌باغی به ترتیب ۸۵، ۸۰ و ۹۰ درصد ثبت گردید. تیمار شوری در چهار سطح بر اساس قابلیت هدایت الکتریکی آب آبیاری (۵/۰، ۵، ۱۰ و ۱۵ دسی‌زیمنس بر متر) و با استفاده از نمک کلرید سدیم انجام شد. در طول انجام تیمار شوری، دمای گلخانه 32 ± 5 درجه سلسیوس و میانگین رطوبت نسبی ۳۰/۱ درصد و شدت نور میانه روز 10 ± 50 کیلولوکس ثبت شد. گیاهان به مدت ۷۵ روز تحت تنش شوری قرار داشتند و طی این مدت گلدان‌ها به فاصله هر سه روز یکبار تا ۳۰ درصد بیش از ظرفیت مزرعه جهت ممانعت از تجمع نمک در خاک به صورت وزنی آبیاری شدند.

پارامترهای مربوط به روابط آبی گیاه

محتوای آب نسبی برگ (RWC)

برای اندازه‌گیری میزان آب نسبی برگ، ابتدا ۱۰ عدد دیسک به قطر ۰/۵ سانتی‌متر از پهنک برگ بالغ و جوان به صورت تصادفی گرفته شد و پس از توزین وزن تازه (FW) داخل شیشه‌های حاوی ۱۰ میلی‌لیتر آب مقطر به مدت ۴ ساعت در دمای صفر تا چهار درجه سلسیوس در تاریکی قرار داده شدند تا سلول‌های برگ به حالت تورژسانس کامل درآیند. سپس آن‌ها را بر روی کاغذ صافی قرار داده تا رطوبت آن‌ها گرفته شد، سپس وزن تورژسانس (TW) ثبت و نمونه‌ها در آون با دمای ۷۰ درجه سلسیوس به مدت ۴۸ ساعت خشک شدند و وزن خشک دیسک‌ها (DW) نیز اندازه‌گیری شد. RWC با استفاده از رابطه ۱ محاسبه گردید (۵):

$$RWC = [(FW - DW) / (TW - DW)] \times 100 \quad (1)$$

کارایی استفاده از آب (WUE)

برای محاسبه کارایی استفاده از آب (میلی‌گرم بر میلی‌لیتر)، مجموع میزان آب مصرفی برای هر گلدان در مدت زمان رشد گیاه و وزن خشک کل گیاه ثبت و با استفاده از رابطه ۲ محاسبه گردید (۳۹):

$$WUE = DW/UW \quad (2)$$

کل ماده خشک تولید شده در پایان فصل رشد (گرم) = DW

میزان آب مصرف شده در طول دوره رشد (میلی‌لیتر) = UW

پتانسیل فشار آوندهای چوبی ساقه

پتانسیل فشار آوندهای چوبی ساقه توسط دستگاه محفظه فشار اندازه‌گیری شد. به این منظور ۵ سانتی‌متر از انتهای شاخه همراه با برگ در دستگاه محفظه فشار قرار داده شد و میزان فشار آوندهای چوب ساقه بر حسب بار به دست آمد (۳۳).

پتانسیل اسمزی سلول

برای اندازه گیری پتانسیل اسمزی سلول، یک گرم از بافت برگ بالغ را در ۲۵ میلی لیتر آب مقطر همگن کرده و سپس در دمای ۲۵ درجه سلسیوس قابلیت هدایت الکتریکی محلول اندازه گیری شد. یک گرم از بافت برگ بالغ در آون قرار داده شد و مقدار رطوبت آن به دست آمد. سپس با استفاده از روابط زیر میزان پتانسیل اسمزی (بار) محاسبه گردید (۱۹):

$$OP \text{ (bars)} = EC \text{ (at } 25^{\circ}\text{C)} \times 0.36 \times df / 0.987 \quad (3)$$

میزان رطوبت موجود در نمونه (g) / وزن نمونه (g) × حجم آب مقطر = df

OP = پتانسیل اسمزی

EC = قابلیت هدایت الکتریکی (دسی زیمنس بر متر) در دمای ۲۵ درجه سلسیوس

0.36 = ثابتی برای تبدیل EC به OP

0.987 = ثابتی برای تبدیل واحد اتمسفر به بار

df = فاکتور رقت

تنظیم کننده های اسمزی

پرولین

برای استخراج پرولین، ۰/۵ گرم بافت (برگ و ریشه) را با ۵ میلی لیتر اتانول ۹۵ درصد در هاون چینی کوبیده و عمل استخراج دو بار و هر بار با ۵ میلی لیتر اتانول ۷۰٪ تکرار گردید. محلول به دست آمده به مدت ۱۰ دقیقه با دور ۳۵۰۰ rpm سانتریفیوژ شد. پس از جداسازی فاز مایع از جامد، قسمت مایع برای استخراج پرولین مورد استفاده قرار گرفت. برای تعیین غلظت پرولین یک میلی لیتر از عصاره الکلی فوق را با ۱۰ میلی لیتر آب مقطر رقیق کرده و ۵ میلی لیتر معرف ناین هیدرین (مخلوط ۱/۲۵ گرم ناین هیدرین در ۳۰ میلی لیتر اسید استیک گلاسیال و ۲۰ میلی لیتر اسید فسفریک ۶ مولار) و ۵ میلی لیتر اسید استیک گلاسیال به آن اضافه کرده سپس این محلول به مدت ۴۵ دقیقه در حمام آب گرم (۹۵ درجه سلسیوس) قرار گرفت. پس از خارج کردن نمونه ها از حمام آب گرم و خنک کردن آن ها، ۱۰ میلی لیتر بنزن به آن ها اضافه کرده و با همزن مکانیکی مخلوط شدند تا پرولین وارد فاز بنزن شود. نمونه ها ۳۰ دقیقه به حال سکون رها شده، سپس میزان جذب با اسپکتروفتومتر (PG Instruments, T80 UV/VIS) در طول موج ۵۱۵

نانومتر اندازه‌گیری شد (۲۷). استانداردهای پرولین با استفاده از ال پرولین در غلظت‌های ۰، ۳۱/۲۵، ۶۲/۵، ۱۲۵، ۲۵۰ و ۵۰۰ میلی‌گرم در لیتر تهیه و جذب آن‌ها اندازه‌گیری شد.

قندهای محلول

به‌منظور تعیین قندهای محلول، ۰/۱ میلی‌لیتر از عصاره تهیه شده در اتانول (عصاره الکلی تهیه شده برای پرولین) با ۳ میلی‌لیتر از آنترون تازه تهیه شده (۲۰۰ میلی‌گرم آنترون به علاوه ۱۰۰ میلی‌لیتر اسید سولفوریک ۷۲ درصد) مخلوط شد. سپس به مدت ۱۰ دقیقه در حمام آب گرم قرار داده شد و پس از خنک شدن، جذب آن در طول موج ۶۲۵ نانومتر قرائت گردید. (۱۶).

گلایسین بتائین

برای اندازه‌گیری میزان گلایسین بتائین، ابتدا نمونه‌های گیاهی در دمای ۵۵ تا ۶۵ درجه سلسیوس به مدت ۷۲ ساعت خشک شدند. سپس ۰/۵ گرم از بافت (برگ و ریشه) توزین شد و ۲۰ میلی‌لیتر آب مقطر به آن اضافه گردید و به مدت ۴۸ ساعت در دمای ۲۵ درجه سلسیوس روی شیکر قرار داده شد. پس از تهیه اسید سولفوریک ۲ نرمال، یک میلی‌لیتر از عصاره گیاهی را با یک میلی‌لیتر اسید مخلوط (نسبت ۱:۱) و سپس مقدار ۰/۵ میلی‌لیتر از ترکیب حاصله را در لوله آزمایش ریخته و روی یخ به مدت ۱ ساعت قرار داده و در نهایت پس از تهیه مخلوط ید در یدید پتاسیم (۱۵/۷ گرم ید خالص به‌علاوه ۲۰ گرم یدید پتاسیم) مقدار ۰/۲ میلی‌لیتر از ید در یدید پتاسیم را به لوله آزمایش اضافه کرده و ورتکس شد. در این مرحله نمونه‌ها به مدت ۱۶ ساعت در دمای ۰ تا ۴ درجه سلسیوس نگهداری و بعد از آن نمونه‌ها به مدت ۱۵ دقیقه در دمای صفر درجه سلسیوس با دور ۱۰۰۰۰rpm سانتریفیوژ شد. در هر لوله آزمایش فاز محلول رویی جدا و فقط کریستال موجود در کف لوله نگهداشته شد. این مراحل روی یخ انجام شد تا خطا کاهش پیدا کند. سپس کریستال‌های موجود را در ۹ میلی‌لیتر از محلول ۱ و ۲ دی‌کلرواتان حل کرده و پس از همزدن و گذشت ۲ تا ۲/۵ ساعت مقدار جذب آن در ۳۶۵ نانومتر قرائت گردید (۱۴). استانداردهای گلایسین بتائین با استفاده از گلایسین بتائین در غلظت‌های ۰، ۵۰۰، ۱۰۰۰، ۱۵۰۰، ۲۰۰۰ و ۲۵۰۰ میکروگرم در میلی‌لیتر تهیه و اندازه‌گیری گردید.

آزمایش حاضر به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با تیمارهای میکوریز (با میکوریز و بدون میکوریز) شوری آب آبیاری (۰/۵، ۵، ۱۰ و ۱۵ دسی‌زیمنس بر متر) و پایه (سرخس، ابارقی و بنه‌باغی) در سه تکرار انجام شد. تجزیه

آماری داده‌ها با استفاده از نرم افزار MSTATC و مقایسه میانگین‌ها با استفاده از آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح پنج درصد صورت گرفت.

نتایج

همان گونه که از نتایج جدول تجزیه واریانس (جدول ۱) مشخص است، کارایی مصرف آب تحت تاثیر اثرات مستقل تیمارها قرار گرفت در حالی که اثرات متقابل تیمارها تاثیر معنی داری بر این پارامتر نداشت. با افزایش سطوح شوری کارایی مصرف آب گیاه کاهش پیدا کرد و گیاهانی که تحت تنش نبودند (شاهد) بیشترین کارایی استفاده از آب را داشتند و همچنین کمترین کارایی استفاده از آب مربوط به گیاهان تحت تنش شدید شوری (EC_{15}) بود. کارایی مصرف آب در سطح EC_1 نسبت به شاهد ۴۶ درصد کاهش پیدا کرد (شکل ۱-الف). اثر پایه بر کارایی استفاده از آب معنی دار بود به طوری که حداکثر کارایی استفاده از آب در پایه ابارقی ($5/8$ میلی گرم در میلی لیتر) به دست آمد (شکل ۱-ب). استفاده از میکوریز در این آزمایش کارایی استفاده از آب را نسبت به گیاهان بدون میکوریز افزایش داد ($15/2$ درصد) که این افزایش با احتمال ۹۹٪ معنی دار بود (شکل ۱-ج، جدول ۱).

میزان فشار آوند چوب ساقه در پایه‌های مختلف با هم متفاوت بود و با افزایش در غلظت شوری آب آبیاری مقدار آن نیز افزایش پیدا کرد. بیشترین میزان افزایش در پایه ابارقی دیده شد که این افزایش نسبت به شاهد ۱۷۳ درصد بود. در کل صرف نظر از سطوح شوری فشار آوند چوب در پایه ابارقی به ویژه در سطح EC_{15} بیشتر از پایه‌های سرخس و بنه‌باغی بود (شکل ۲-الف). نتایج حاصل از مقایسه میانگین‌ها در گیاهان میکوریز و بدون میکوریز نشان داد که در هر دو تیمار با افزایش سطوح شوری میزان پتانسیل فشار آوند چوب بیشتر شد. در سطوح شوری $EC_{0.5}$ (شاهد)، EC_5 و EC_{10} از نظر آماری تفاوتی بین گیاهان میکوریزی و غیرمیکوریزی مشاهده نشد اما شوری EC_{15} باعث ایجاد تفاوتی معنی دار از نظر آماری در گیاهان میکوریز و غیرمیکوریز در سطح احتمال ۱٪ گردید (شکل ۲-ب).

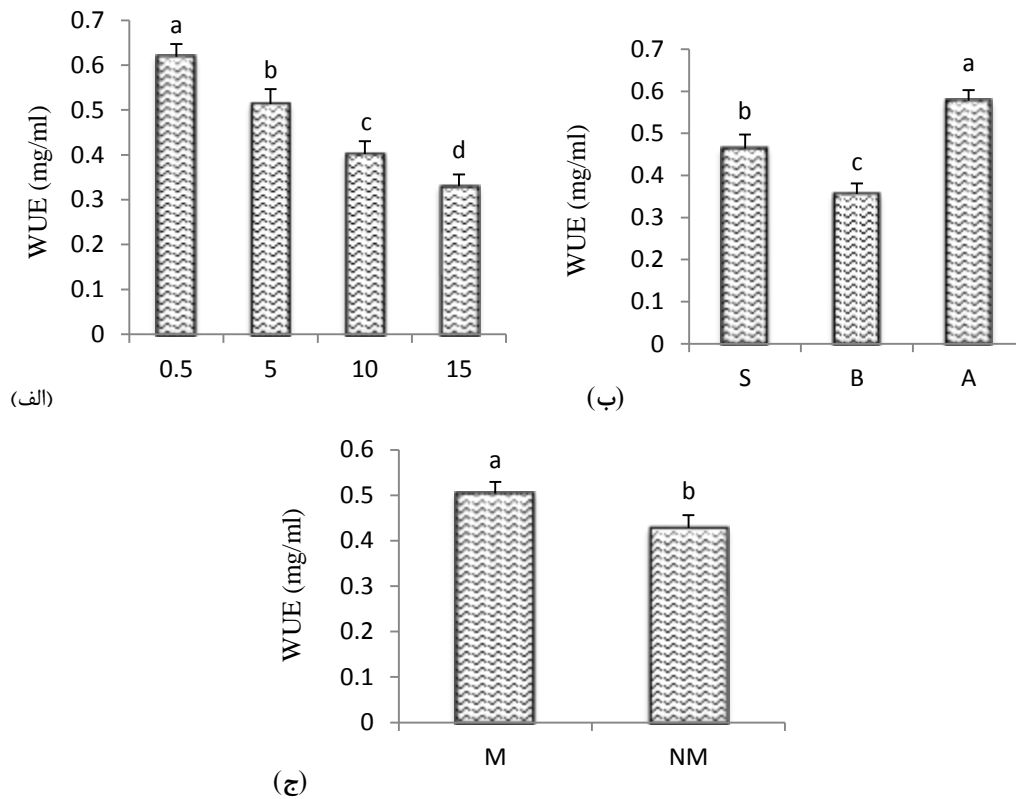
جدول ۱: تجزیه واریانس صفات اندازه گیری شده در سه پایه پسته سرخس، ابارقی و بنه باغی

میانگین مربعات										درجه	منابع تغییرات
WUE	RWC	P	OP	LP	RP	LGB	RGB	LSSh	RSSh	آزادی	
۰/۵۹ ^{**}	۱۰۰۵/۶ ^{**}	۲۴۲/۰۳ ^{**}	۸۴/۷۹ ^{**}	۴۴۳۴۳/۴ ^{**}	۵۵۰۴/۵ ^{**}	۲۳۸۵۲۳۷/۸ ^{**}	۱۴۶۴۴/۳ ^{**}	۹۸۹۷/۱ ^{ns}	۱۸۰۲۰۶/۶ ^{**}	۲	رقم
۰/۱۰۴ ^{**}	۷۱۲/۷۹ ^{**}	۲/۰ ^{ns}	۳۳/۱۵ ^{**}	۲۰۷۵۵۱/۶ ^{**}	۱۲۳/۹ ^{ns}	۶۱۰۵۲۴۱/۲ ^{**}	۱۱۱۹۸/۳ ^{**}	۵۱۱۱۰۲/۶ ^{**}	۴۰۴۸۵۰/۱ ^{**}	۱	میکوریز
۰/۰۰۳ ^{ns}	۱۹۵/۱۸ ^{ns}	۱۹/۰۸ ^{ns}	۸/۳۳ ^{ns}	۸۶۷/۷ ^{ns}	۶۵/۴ ^{ns}	۳۱۶۱۱۹/۹ ^{ns}	۲۱۵۲/۴ ^{ns}	۷۰۹۶۱/۶ ^{ns}	۷۷۵۳۴/۱ ^{**}	۲	رقم×میکوریز
۰/۸۶۲ ^{**}	۱۴۸۳۸/۶ ^{**}	۱۱۹۰/۵۰ ^{**}	۳۱۹/۳۷ ^{**}	۲۵۹۶۳۳/۶ ^{**}	۳۵۸۸۱/۶ ^{**}	۸۹۷۸۵۲۰۴/۹ ^{**}	۵۴۱۷۸/۵ ^{**}	۴۳۳۵۱۹۶/۶ ^{**}	۱۰۵۱۱۵۹/۱ ^{**}	۳	شوری
۰/۰۱۸ ^{ns}	۲۵۶۱/۰۳ ^{**}	۱۳۹/۰۸ ^{**}	۷۱/۳۳ ^{**}	۲۰۴۶۳/۶ ^{**}	۱۰۹۵/۴ [*]	۷۱۱۹۲۷۸/۱ ^{**}	۳۹۹۲/۷ ^{ns}	۵۷۱۴۳۹/۴ [*]	۶۱۳۷۰/۷ ^{ns}	۶	رقم×شوری
۰/۰۰۴ ^{ns}	۱۶۵/۹۹ ^{ns}	۲۹/۸۹ ^{ns}	۲۴/۶۶ ^{**}	۱۳۳۲۵/۹ ^{**}	۱۱۰۶/۶ ^{**}	۳۲۵۲۳۵۷/۱ ^{**}	۵۳۶۸/۶ ^{**}	۱۶۵۹۹۹/۴ ^{ns}	۲۱۷۸۶۸/۸ ^{**}	۳	میکوریز×شوری
۰/۰۲۶ ^{ns}	۲۱۰/۷۸ ^{ns}	۲۰/۰۳ ^{ns}	۲۱/۰۰ [*]	۴۷۳۱/۵ ^{**}	۹۵۴/۴ [*]	۱۳۳۳۴۵۴/۶ [*]	۹۳۴۳/۴ ^{**}	۱۸۷۳۶۰/۶ ^{ns}	۲۵۳۷۲۵/۱ ^{**}	۶	رقم×میکوریز×شوری
۰/۳۲	۱۷۰۲/۶۳	۱۸۷/۳۳	۶۶/۶۰	۱۲۵۷۳/۸	۳۸۴۷/۷	۴۱۶۷۸۰۰/۹	۱۹۲۲۷/۲	۱۸۳۰۱۹/۶	۳۷۵۵۰۱/۵	۴۸	خطا
۱۷/۶۱	۱۰/۳۹	۱۵/۸۴	۱۸/۸۹	۱۶/۹۱	۱۷/۰۵	۱۴/۸۶	۱۶/۵۱	۱۷/۷۱	۱۹/۴		Cv

* و ** به ترتیب معنی دار در سطح ۵ و ۱ درصد آزمون دانکن و ns: غیر معنی دار می باشد. WUE: کارایی استفاده از آب، RWC: محتوای نسبی آب برگ، P: فشار آوند

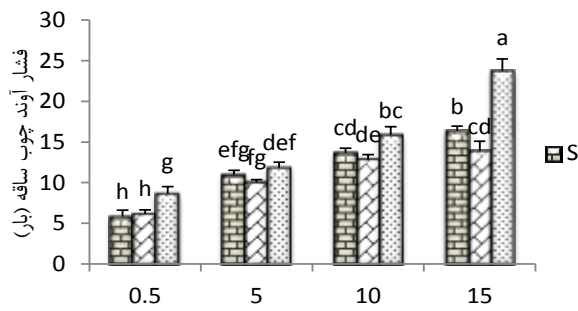
چوبی ساقه OP: پتانسیل اسمزی برگ، LP: پرولین برگ، RP: پرولین ریشه، LGB: گلایسین بتائین برگ، RGB: گلایسین بتائین ریشه، LSSh: قندهای محلول برگ و

RSSh: قندهای محلول ریشه

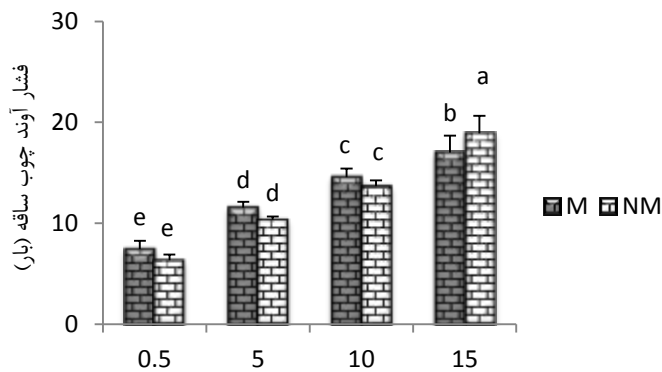


شکل ۱- تاثیر شوری آب آبیاری بر اساس قابلیت هدایت الکتریکی (۵/۰، ۵، ۱۰ و ۱۵ دسی‌زیمنس بر متر)، میکوریز (M: با میکوریز و NM: بدون میکوریز) و پایه (S: سرخس، B: بنه‌باغی، A: ابارقی) بر کارایی استفاده از آب

در پایه‌های مختلف از نظر محتوای آب نسبی برگ تفاوت معنی‌داری در سطح احتمال ۱٪ وجود داشت (جدول ۱). چنانچه واضح است تیمار شوری باعث کاهش در محتوای آب نسبی برگ نسبت به شاهد گردید به طوری که با افزایش سطوح تیمار شوری محتوای آب نسبی برگ به شدت کاهش پیدا کرد، سطح EC_{15} شوری نسبت به شاهد در پایه سرخس، بنه‌باغی و ابارقی به ترتیب ۴۲/۳، ۳۷/۸ و ۷۱/۵ درصد محتوای آب نسبی برگ را کاهش داد. تیمار میکوریز جدا از فاکتورهای پایه و شوری تاثیر معنی‌داری بر این پارامتر داشت به طوری که محتوای آب نسبی برگ در گیاهان میکوریزی حدود ۱۱ درصد بیشتر از گیاهان غیرمیکوریز بود (شکل ۳-ب).



(الف)

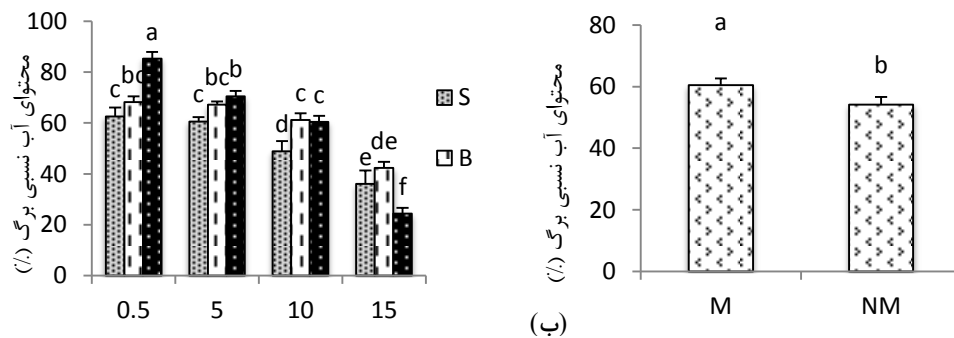


(ب)

شکل ۲- تاثیر شوری آب آبیاری بر اساس قابلیت هدایت الکتریکی (۵/۰، ۵، ۱۰ و ۱۵ دسی‌زیمنس بر متر)،

میکوریز (M: با میکوریز و NM: بدون میکوریز) و پایه (S: سرخس، B: بنه‌باغی، A: ابارقی) بر فشار آوند چوبی ساقه

(بار)



(الف)

(ب)

شکل ۳- تاثیر شوری آب آبیاری بر اساس قابلیت هدایت الکتریکی (۵/۰، ۵، ۱۰ و ۱۵ دسی‌زیمنس بر متر)،

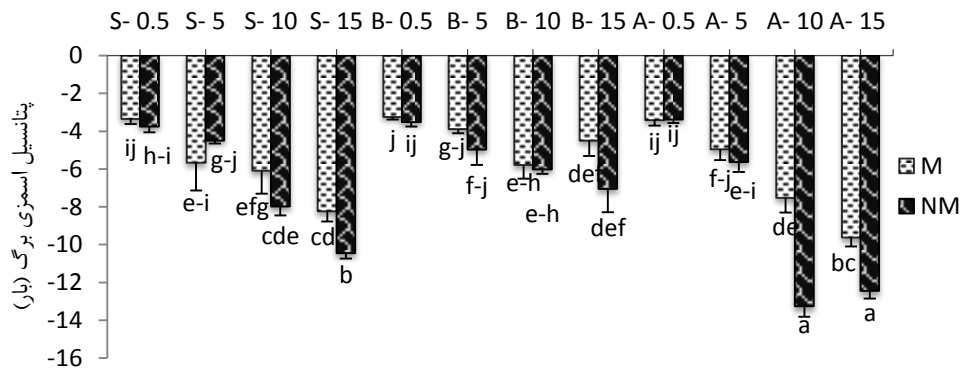
میکوریز (M: بامیکوریز و NM: بدون میکوریز) و پایه (S: سرخس، B: بنه‌باغی، A: ابارقی) بر محتوای آب نسبی

برگ

با افزایش سطوح شوری پتانسیل اسمزی برگ کاهش یافت که باعث ایجاد اختلاف معنی‌دار بین سطوح مختلف

شوری با شاهد گردید که بیشترین میزان کاهش در پتانسیل اسمزی برگ در پایه ابارقی (به‌خصوص سطح EC_{10} و

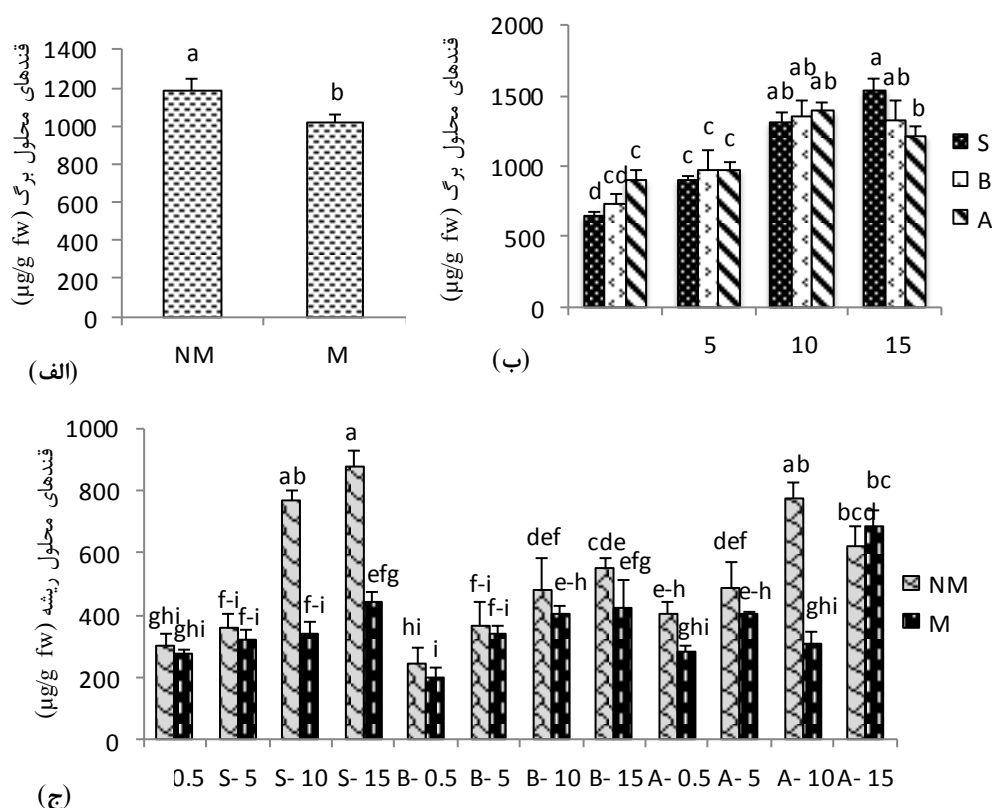
EC₁₅ شوری) مشاهده شد. کاربرد میکوریز باعث افزایش پتانسیل اسمزی برگ در مقایسه با گیاهان بدون میکوریز گردید به طوری که بیشترین پتانسیل اسمزی مربوط به گیاهان میکوریزی و در سطح شاهد بود. در مقایسه پایه‌ها، در سطوح مختلف شوری بنه‌باغی بیشترین پتانسیل اسمزی را نسبت به سرخس و ابارقی دارا بود اما در سطح شاهد هر سه پایه استفاده شده تفاوت معنی‌داری از نظر پتانسیل اسمزی نداشتند (شکل ۴).



شکل ۴- تاثیر شوری آب آبیاری بر اساس قابلیت هدایت الکتریکی (۵/۰، ۵، ۱۰ و ۱۵ دسی‌زیمنس بر متر)،

میکوریز (M): بامیکوریز و (NM): بدون میکوریز) و پایه (S: سرخس، B: بنه‌باغی، A: ابارقی) بر پتانسیل اسمزی برگ

همان‌طور که در شکل (۵-الف) مشخص شده است نتایج نشان داد میزان قندهای محلول در دانه‌های بدون میکوریز (۱/۱۹ میلی‌گرم در گرم) تحت تنش نسبت به دانه‌های میکوریزی (۱/۰۲ میلی‌گرم در گرم) بیشتر بود که سبب ایجاد اختلافی معنی‌دار در سطح احتمال ۱٪ شد. همچنین شوری در سه پایه استفاده شده منجر به افزایش در قندهای محلول شد به طوری که در پایه سرخس با افزایش تنش شوری قندهای محلول نیز افزایش پیدا کرد و بیشترین میزان آن در بالاترین سطح شوری مشاهده شد که این میزان نسبت به شاهد ۱۳۶ درصد افزایش نشان داد. در بنه‌باغی و ابارقی با افزایش شوری ابتدا افزایش در قندهای محلول برگ مشاهده شد ولی در ادامه، افزایش شوری سبب کاهش در مقدار قندهای محلول آن‌ها گردید (شکل ۵-ب). تجمع قندهای محلول در ریشه نیز تحت تاثیر برهمکنش تیمارهای آزمایش قرار گرفت (شکل ۵-ج). در ریشه نیز همانند برگ تنش شوری باعث افزایش قندهای محلول گردید که این افزایش در گیاهان غیرمیکوریز بسیار بیشتر از گیاهان میکوریزی بود که این امر در سطوح بالای شوری و به‌ویژه در پایه سرخس کاملاً واضح بود و همچنین سبب ایجاد اختلافی بسیار زیاد با گیاهان شاهد شد. در



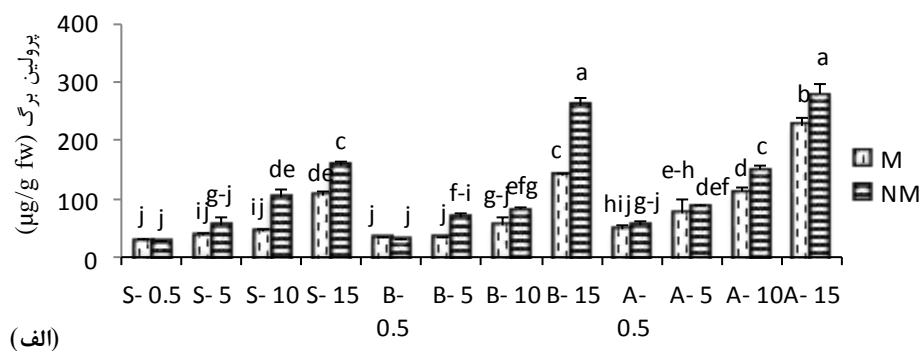
شکل ۵- تاثیر شوری آب آبیاری بر اساس قابلیت هدایت الکتریکی (۵/۰، ۵، ۱۰ و ۱۵ دسی‌ریمس بر متر)،

میکوریز (M: با میکوریز و NM: بدون میکوریز) و پایه (S: سرخس، B: بنه‌باغی، A: ابارقی) بر قندهای محلول برگ

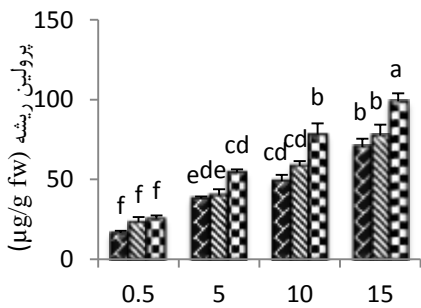
و ریشه

گیاهان شاهد و هم‌چنین پایین‌ترین سطح شوری تفاوتی بین گیاهان میکوریزی و غیرمیکوریز از نظر فاکتور مورد بحث وجود نداشت (شکل ۵-ج). تنش شوری سبب افزایش میزان پرولین در برگ دانه‌های پسته گردید. همان‌طور که نتایج نشان می‌دهد بین سطوح شاهد و EC_5 تفاوتی از این نظر وجود نداشت در صورتی که در تنش شدید شوری (EC_{15}) میزان پرولین به‌طور چشم‌گیری افزایش پیدا کرد. با کاربرد میکوریز هرچند که با افزایش سطوح شوری پرولین نیز افزایش پیدا کرد اما این افزایش نسبت به گیاهان بدون میکوریز به‌ویژه در بیشترین سطح شوری (EC_{15}) به‌طور قابل توجهی کمتر بود. هم‌چنین میزان پرولین تولید شده تحت تنش شوری در پایه بدون میکوریز ابارقی نسبت به سرخس و بنه‌باغی به‌ویژه در سطح EC_{15} شوری (به‌ترتیب ۴۳/۷ و ۷ درصد) بیشتر بود. در رابطه با پرولین ریشه نتایج برهمکنش پایه و شوری (شکل ۶-ب) نشان داد که شوری، مقدار پرولین را در هر سه پایه مورد استفاده نسبت به شاهد افزایش داد که این افزایش در تمام سطوح شوری با شاهد اختلاف معنی‌دار داشت. از نظر نوع پایه، تفاوت معنی‌داری بین سرخس و بنه‌باغی در سطوح شوری و شاهد وجود نداشت اما در پایه ابارقی شرایط متفاوت بود

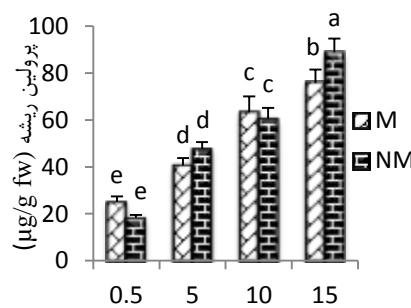
به طوری که با سرخس و بنه‌باغی در تمام سطوح شوری اختلافی معنی‌دار در سطح احتمال ۵٪ داشت اما در سطح شاهد بین این پایه و دو پایه دیگر از نظر آماری اختلافی مشاهده نشد. میزان افزایش در مقدار پرولین ریشه در سطح EC₁₅ شوری نسبت به شاهد در پایه ابارقی، سرخس و بنه‌باغی به ترتیب ۷۴/۳، ۷۶/۷ و ۷۰/۱ میکروگرم در گرم وزن تر بود. در تقابل میکوریز با شوری تاثیر میکوریز در بالاترین سطح شوری آشکار شد، همان‌طور که نتایج نشان می‌دهد میکوریز میزان پرولین ریشه را نسبت به گیاهان غیرمیکوریز کاهش داد. در سایر سطوح تفاوتی بین گیاهان میکوریزی و بدون میکوریزی مشاهده نشد (شکل ۶-ج).



(الف)



(ب)



(ج)

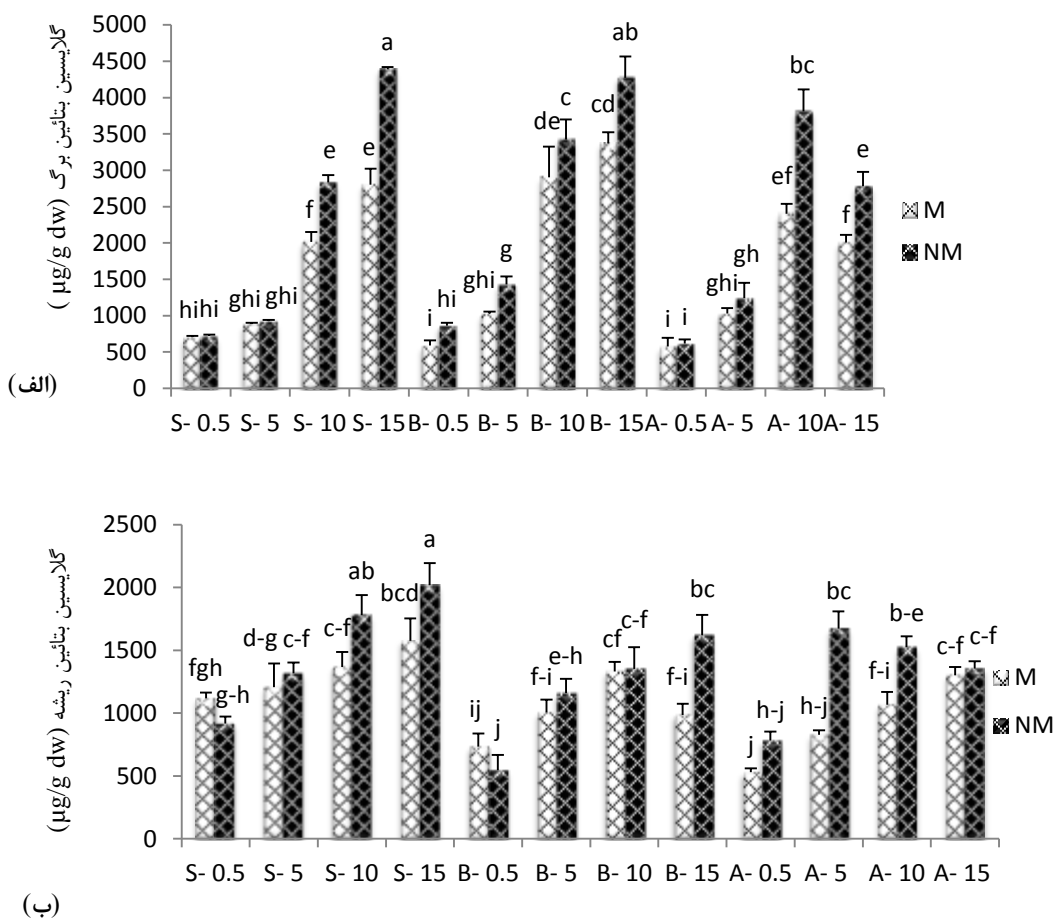
شکل ۶- تاثیر شوری آب آبیاری بر اساس قابلیت هدایت الکتریکی (۵/۰، ۵، ۱۰ و ۱۵ دسی‌زیمنس بر متر)،

میکوریز (M: با میکوریز و NM: بدون میکوریز) و پایه (S: سرخس، B: بنه‌باغی، A: ابارقی) بر محتوای پرولین برگ

و ریشه

در ارتباط مقدار گلاسیسین بتائین برگ بین تیمار شوری در سطح اول (EC₅) و شاهد با وجود افزایش در میزان گلاسیسین بتائین نسبت به شاهد تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد. همان‌طور که در شکل (الف-۷) مشخص می‌باشد نتایج نشان داد صرف نظر از اثر میکوریز و پایه پسته تنش شوری موجب افزایش مقدار گلاسیسین بتائین در برگ دانه‌های پسته شد. همچنین نتایج بیان کننده این بود که میکوریز در سطوح EC₁₀ و EC₁₅ شوری و همچنین در هر سه پایه

استفاده شده در این آزمایش باعث شد که میزان گلايسين بتائين کمتری نسبت به دانه‌های پسته غیرمیکوریزی تولید شود. در پایه سرخس و بنه‌باغی با افزایش شوری میزان گلايسين بتائين نیز افزایش پیدا کرد که بیشترین مقدار آن در بالاترین سطح شوری (۴۳۹۱/۳۹ و ۴۲۶۹/۶۶ میکروگرم در گرم وزن خشک) مشاهده شد اما در پایه ابارقی با افزایش شوری میزان گلايسين بتائين افزایش و در ادامه در بالاترین سطح شوری کاهش پیدا کرد که در این پایه بیشترین گلايسين بتائين تولید شده در شوری EC₁₅ و در گیاهان بدون میکوریز مشاهده شد (شکل ۷- الف).



شکل ۷- تاثیر شوری آب آبیاری بر اساس قابلیت هدایت الکتریکی (۵/۰، ۵، ۱۰ و ۱۵ دسی‌زیمنس بر متر)،

میکوریز (M): با میکوریز و NM: بدون میکوریز) و پایه (S: سرخس، B: بنه‌باغی، A: ابارقی) بر محتوای گلايسين بتائين

برگ و ریشه

در ارتباط با تغییرات گلايسين بتائين در ریشه پایه‌های استفاده شده، برهمکنش میکوریز، شوری و پایه معنی‌دار بود. بر اساس نتایج به دست آمده با افزایش تنش شوری به‌طور کلی میزان گلايسين بتائين افزایش پیدا کرد که این

افزایش در سطوح بالای تنش بیشتر بود. میزان گلاسیسین بتائین تولید شده در پایه‌های مختلف متفاوت بود به طوری که بیشترین گلاسیسین بتائین تولید شده در پایه سرخس و شوری EC_{15} بود. میکوریز نیز باعث کاهش تولید گلاسیسین بتائین در گیاهان تحت تنش نسبت به گیاهان غیرمیکوریزی شد. در بنه‌باغی تا شوری EC_{10} تفاوتی بین گیاهان میکوریز و غیرمیکوریز مشاهده نشد و در پایه ابارقی با وجود اینکه در سطوح EC_5 و EC_{10} این تفاوت معنی‌دار بود اما در بالاترین سطح شوری اختلافی مشاهده نشد (شکل ۷-ب).

بحث:

نتایج به دست آمده از این آزمایش نشان داد که وضعیت آبی دانه‌های پسته به شدت تحت تاثیر شوری قرار گرفت به طوری که شوری سبب کاهش محتوای آب نسبی برگ، پتانسیل اسمزی برگ و همچنین کارایی استفاده از آب گردید و فشار آوند چوبی ساقه در اثر شوری افزایش یافت. گیاهان میکوریز نسبت به گیاهان بدون میکوریز کارایی استفاده از آب و محتوای آب نسبی برگ بالاتری داشتند. همچنین در هر سه پایه پسته، شوری باعث کاهش این پارامترها در گیاهان میکوریز و بدون میکوریز گردید هر چند که پاسخ پایه‌ها نیز در ارتباط با روابط آبی گیاه متفاوت بود. گیاهان در خاک‌های شور با خشکی فیزیولوژیکی درونی مواجه می‌شوند، یون‌های سدیم و کلر آب را محصور می‌کنند در نتیجه، بسته به غلظت این یون‌ها، آب موجود از دسترس گیاه خارج می‌شود (۱۳). مطالعات نشان داده‌اند که تلقیح گیاه توسط قارچ میکوریز می‌تواند در چنین شرایطی به گیاه کمک کند. بسیاری از محققان گزارش داده‌اند که گیاهان تلقیح شده با میکوریز، محتوای آب نسبی بالاتری در مقایسه با گیاهان تلقیح نشده دارند (۶، ۱۷، ۳۰)، همچنین کولا و همکاران (۶) بهبود وضعیت آبی گیاهان میکوریزی کدومسمایی تحت تنش شوری را گزارش دادند که به علت بهبود هدایت هیدرولیکی ریشه می‌باشد. بر طبق گزارشات، هدایت پذیری ریشه با افزایش طول ریشه و تغییر مرفولوژی سیستم ریشه‌ای به وسیله قارچ میکوریز بهبود یافته است (۷، ۲۲). گیاهان میکوریزی به علت بالاتر بودن هدایت روزنه‌ای تعرق بیشتری دارند (۸، ۱۰، ۱۷، ۳۱، ۳۶). در گیاهان میکوریزی نشان داده شده که به علت جمع‌آوری املاح در ریشه‌های درونی قارچ، پتانسیل اسمزی کاهش می‌یابد و در نتیجه تنظیم اسمزی سلول‌های ریشه نسبت به محیط به خوبی صورت می‌گیرد و فشار تورژسانس بالاتر در این گیاهان میکوریز وضعیت ریشه‌ای را بهبود می‌بخشد (۲، ۳۶). همزیستی میکوریز گیاهان میزبان را قادر می‌سازد تا از آب به طور موثرتری استفاده کنند و کارایی استفاده از آب بالاتر رود (۱۱). هم‌چنین نتایج آزمایش پیش‌رو نشان داد که شوری آب آبیاری سبب کاهش محتوای آب نسبی برگ در دانه‌های میکوریز و بدون میکوریز شد. اورعی و همکاران (۲۶) نیز کاهش در محتوای آب نسبی برگ را در

دو پایه بادام تحت تنش شوری گزارش کردند. برخی محققین کاهش محتوای آب نسبی برگ در اثر شوری را ناشی از کاهش رشد ریشه، بسته شدن روزنه‌های هوایی و کاهش جذب و انتقال آب توسط ریشه می‌دانند و تیمار میکوریز با افزایش طول ریشه و بهبود جذب آب باعث افزایش محتوای نسبی آب می‌گردد (۱۵،۳۷،۳۸).

تفاوت بین پایه‌ها از نظر وضعیت آبی ممکن است به دلیل تفاوت در میزان همزیستی با میکوریز باشد به طوری که در پایه ابارقی، با افزایش شوری از میزان همزیستی میکوریزی به شدت کاسته شد و همچنین در این پایه، تنش شوری باعث شد که محتوای آب نسبی برگ نیز کاهش یابد. ممکن است یکی از دلایل برتری این دو پایه نسبت به ابارقی از نظر وضعیت آبی تجمع بیشتر اسمولیت‌ها در برگ‌های این گیاهان باشد.

نتایج این آزمایش نشان داد که تنش شوری سبب افزایش میزان قندهای محلول شد که این افزایش در دانه‌های بدون میکوریز نسبت به دانه‌های میکوریزی بیشتر بود و پایه‌های استفاده شده در این آزمایش نیز از نظر محتوای قند متفاوت بودند. در سطح EC₁₅، بیشترین میزان قند محلول در پایه سرخس و بنه‌باغی و کمترین میزان آن در پایه ابارقی مشاهده شد. علت تجمع قندهای محلول در طی تنش شوری این است که قندهای نامحلول (نشاسته) تجزیه و به قندهای محلول تبدیل می‌شود (۲۹). گروه‌های هیدروکسیل قندها ممکن است به منظور حفظ و ادامه واکنش‌های موجود در غشاها و نیز پروتئین‌های موجود در گیاه طی دهیدراسیون جایگزین آب شوند. از این رو قندها، از طریق پیوندهای هیدروژنی با پروتئین‌ها و غشاها واکنش نشان داده و از این طریق از تغییر پروتئین‌ها جلوگیری می‌کنند (۲۵). نتایج حاصل از این تحقیق نشان داد که تنش شوری باعث افزایش در میزان پرولین برگ و ریشه در دانه‌های میکوریز و بدون میکوریز گردید که میزان افزایش در محتوای پرولین در دانه‌های میکوریز نسبت به دانه‌های بدون میکوریز کمتر بود. همچنین میزان پرولین در پایه‌های پسته باهم متفاوت و میزان آن در پایه ابارقی به‌ویژه در ریشه بیشتر از سرخس و بنه‌باغی بود. برای افزایش پرولین در شرایط تنش دلایل مختلفی ارائه شده است، برخی آن را به علت اثر تنظیمی ABA بر فرایندهای نوری (فتوسنتز) در متابولیسم پرولین می‌دانند (۲۱)، یوشیبا و همکاران (۴۵) آن را به دلیل افزایش رونوشت mRNA مسئول سنتز آنزیم P5CS (پرولین ۵-کربوکسیلاز سنتتاز) که اولین آنزیم در مسیر بیوسنتز پرولین است (گلوتامیک اسید را به گلوتامیک-۵-سمی‌آلدئید تبدیل می‌کند)، می‌دانند (۲۰). پرولین در بسیاری از گیاهان تحت شرایط تنش شوری به عنوان یک اسمولیت غیر سمی و حفاظتی برای حفظ پتانسیل اسمزی در شرایطی که پتانسیل آب کم می‌باشد تجمع می‌یابد (۳،۱۸،۲۳،۲۷،۳۲،۳۷) که با نتایج پژوهش حاضر مطابقت دارد. رابی و المدنی (۲۹) گزارش دادند که میزان انباشتگی پرولین در گیاهان بدون میکوریز باقلا در سطوح مختلف شوری (۰ و ۶ دسی‌زیمنس بر متر) بالاتر از گیاهان میکوریزی بود که با نتایج پژوهش حاضر مطابقت

داشت. ونگ و همکاران (۴۲) پیشنهاد کردند که تجمع پرولین در گیاهان ممکن است از علائم بروز تنش در گیاهانی باشد که تحمل کمتری به شوری دارند و بنابراین در سازگاری اسمزی شرکت می‌کنند. تفاوت بین پایه‌ها از نظر میزان پرولین ممکن است نشان‌دهنده‌ی متفاوت بودن مقاومت پایه‌های مختلف پسته به شوری باشد به طوری که هر چقدر شدت تنش بیشتر باشد میزان تجمع پرولین برای بهتر شدن تنظیم اسمزی بیشتر می‌شود. نتایج نشان داد که تنش شوری باعث افزایش گلاسیسین بتائین در برگ و ریشه دانه‌های پسته شد که میزان افزایش آن در دانه‌های میکوریز کمتر از دانه‌های بدون میکوریز بود. هم‌چنین واکنش پایه‌های مختلف از نظر محتوای گلاسیسین بتائین متفاوت بود به طوری که در پایه سرخس و بنه‌باغی با افزایش شوری محتوای گلاسیسین بتائین افزایش یافت اما در پایه ابارقی بعد از افزایش در نهایت کاهش پیدا کرد. ترکیبات با وزن مولکولی کم مانند گلاسیسین بتائین در شرایط تنش شوری به میزان زیادی تجمع می‌یابند. چندین گزارش وجود دارد که نشان می‌دهد تجمع گلاسیسین بتائین در برگ‌ها ممکن است باعث مقاومت به تنش اسمزی شود و تجمع گلاسیسین بتائین را در برگ‌های بالغ سه گونه آمارانتوس گزارش کرده‌اند. این مطالعات نشان داد که سطوح گلاسیسین بتائین در برگ‌ها وقتی که در معرض تنش شوری و کمبود آب قرار بگیرند افزایش می‌یابد (۴۲،۴۶) که با نتایج حاصل از این تحقیق مطابقت داشت. گلاسیسین بتائین نقش مهمی در تنظیم پتانسیل اسمزی بازی می‌کنند، اما پیشنهاد شده که گلاسیسین بتائین می‌تواند باعث پایداری فعالیت ماکرومولکولی و تمامیت غشا سلولی شود و اثر حفاظتی بیشتری نسبت به اثر اسمزی داشته باشد (۴۶). سطوح بالای شوری سبب شد تا محتوای گلاسیسین بتائین در گیاهان بدون میکوریز بیشتر از گیاهان میکوریزی باشد. احتمالاً قارچ میکوریز سبب شده که در دانه‌های پسته همزیست، آسیب‌های ناشی از تنش شوری کاهش پیدا کند، که به نوبه خود باعث تولید کمتر گلاسیسین بتائین در گیاهان میکوریزی می‌گردد.

به‌طور کلی نتایج نشان داد با کاهش محتوای آب گیاه (پتانسیل اسمزی برگ و محتوای نسبی آب برگ) غلظت تنظیم‌کننده‌های اسمزی (قندهای محلول، پرولین و گلاسیسین بتائین) افزایش یافت. محتوای پرولین با افزایش سطوح شوری در هر سه پایه افزایش یافت و بیشترین میزان آن در EC₁₅ وجود داشت که می‌تواند شاخص مناسبی برای ارزیابی مقاومت به شوری باشد. تفاوت بین پایه‌های استفاده شده در این آزمایش از نظر میزان گلاسیسین بتائین ممکن است به دلیل متفاوت بودن آستانه تحمل پایه‌های مختلف در برابر تنش شوری و تفاوت در همزیستی آن‌ها با قارچ میکوریز آریسکولار (*G. mosseae*) باشد. پایه بنه‌باغی نسبت به دو پایه دیگر دارای محتوای آب نسبی برگ بالاتر و پتانسیل اسمزی بیشتری (کمتر منفی) بود و از نظر تحمل به شوری آب آبیاری در وضعیت بهتری قرار داشت.

منابع

- ۱- حکم‌آبادی، ح.، ارزانی، ک.، دهقانی شورکی، ی. و پناهی، ب. ۱۳۸۲. پاسخ پایه‌های درختان پسته بادامی زرنده، سرخس و قزوینی به زیادی بر و سدیم کلراید در آب آبیاری. علوم و فنون کشاورزی و منابع طبیعی، جلد ۷، شماره ۴، ۳۶-۴۲.
- 2- Adams, P. 1991. Effect of increasing salinity of the nutrient solution with major nutrients or sodium chloride on the yield quality and composition of tomato growth in Rockwool. *Journal of Horticulture Science*, 66:201-207.
- 3- Al-Garni, S.M.S. 2006. Increasing NaCl-salt tolerance of a halophytic plant *Phragmites australis* by mycorrhizal symbiosis. *American-Eurasian Journal of Agricultural and Environmental Science*, 1:119-126.
- 4- Ashraf, M. and M.R. Foolad. 2007. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and Experimental Botany*, 59:207-216.
- 5- Asrar, A.W.A., Abdel-Fattah, G.M., Elhindi, K.M. and E.M. Abdel-Salam. 2014. The impact of arbuscular mycorrhizal fungi in improving growth, flower yield and tolerance of kalanchoe (*Kalanchoe blossfeldiana* Poelin) plants grown in NaCl-stress conditions. *Journal of Food, Agriculture & Environment*. 12 (1): 105 - 112.
- 6- Bastam, N., Baninasab, B. and C. Ghobadi. 2012. Improving salt tolerance by exogenous application of salicylic acid in seedlings of pistachio. *Plant Growth Regular*. 18: 206-211.
- 7- Colla, G., Roupael, Y., Cardarelli, M., Tullio, M., Rivera, C.M. and E. Rea. 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.
- 8- Dehne, H.W. 1982. Interaction between vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and plant pathogens. *Phytopathology*, 72:1115-1119.
- 9- Dell'Amico, J., Torrecillas, A., Rodriguez, P., Morte, A. and M. Sanchez-Blanco. 2002. Responses of tomato plants associated with the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus clarum* during drought and recovery. *Journal of Agricultural Science*, 138: 387-393.
- 10- Desingh, R. and G. Kanagaraj. 2007. Influence of Salinity stress on photoynthesis and antioxidant system in two cotton varieties. *Plant Physiology*, 33: 221-234.
- 11- Duan, X., Newman, D.S., Reibee, J. M., Green, C. D., Saxton, A. M. and R. M. Auge. 1996. Mycorrhizal influence on hydraulic and hormonal factors implicated in the control of stomatal conductance during drought. *Journal of Experimental Botany*, 47:1541-1550.
- 12- Evelin, H., Kapoor, R. and B. Giri. 2009. Arbuscular mycorrhizal fungi in alleviation of salt stress: a review. *Anatomy and Botany*. 42:154-159.
- 13- Feng, G., Zhang, F.S., Li, X.L., Tian, C.Y., Tang, C. and Z. Rengel. 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.

- 14- Fuzy, A., Biro, B., Toth, T., Hildebrandt, U. and H. Bothe. 2008. Drought, but not salinity, determines the apparent effectiveness of halophytes colonized by arbuscular mycorrhizal fungi. *Journal of Plant Physiology*, 165:1181–1192.
- 15- Grattan, S.R. and C.M. Grieve. 1985. Betaine status in wheat in relation to nitrogen stress and to transient salinity stress. *Plant and Soil*. 85:3–9.
- 16- Hajiboland, R., Aliasgharzade, N., Farsad, S.H. and C.H. Poschenrieder. 2009. Colonization with arbuscular mycorrhizal fungi improves salinity tolerance of tomato plants. *Plant Soil*, 11:249-255.
- 17- Irigoyen, J.J., Emerich D.W. and M.D. Sanchie. 1992. Water stress induced changing concentrations of prolin and total soluble sugars in nodulated alfalfa (*Medicago sativa*) plants. *Physiologia plant Arum*, 84: 67-72.
- 18- Jahromi, F., Aroca, R., Porcel, R. and J.M. Ruiz-Lozano. 2008. Influence of salinity on the in vitro development of *Glomus intraradices* and on the in vivo physiological and molecular responses of mycorrhizal lettuce plants. *Microbial Ecology*, 55:45–53.
- 19- Jain, M., Mathur, G., Koul, S. and N.B. Sarin. 2001. Ameliorative effects of proline on salt stress-induced lipid peroxidation in cell lines of groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *Plant Cell Reports*, 20:463–468.
- 20- Janardhan. K.V. and Krishnamoorthy. 1975. A rapid method for determination of osmotic potential of plant cell sap. *Current Science*. 44(1): 390-391.
- 21- Jogaiah, S., Ramteke, S.D., Sharma, J. and A. Kumar Upadhyay. 2014. Moisture and salinity stress induced changes in biochemical constituents and water relations of different grape rootstock cultivars. *Journal of Agronomy*, 10:1-8.
- 22- Kavi Kishor P.B., Sangam, S.R., Amrutha, N., Sri Laxmi, P., Naidu, K.R., Reddy, K.J., Theriappan, P. and N. Sreenivasulu. 2005. Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: Its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. *Current Science*, 88: 424-438.
- 23- Koide, R. 1993. Physiology of the mycorrhizal plant. *Advanced Plant Puthel*, 9: 23-54.
- 24- Maiale, S., Sanchez, D.H., Guirado, A., Vidal, A. and O.A. Ruiz. 2004. Spermine accumulation under salt stress. *Journal of Plant Physiology*. 161:35-42.
- 25- Najafzadeh, S. and A. Ehsanpour. 2012. Effect of drought stress on some physiological parameters of two potato cultivars (Kenebec and Concord) under in vitro culture condition. *Arid Biome Scientific and Research Journal*, 2: 10-12.
- 26- Oraei, M., Tabatabaei, S.J., Fallahi, E. and A. Imani. 2009. The effects of salinity stress and rootstock on the growth, photosynthetic rate, nutrient and sodium concentration of almond (*Prunus dulcis* Mill). *Jornal of Horticultural Sciences*, 157: 131-140.

- 27-Paquin, R. and P. Lechasseur. 1979. Observations sur une method dosage de la prolin libre dans les extraits de plantes. *Can Journal Botany*, 57: 1851-1854.
- 28-Parida, A., Das, A.B. and P. Das. 2002. NaCl stress causes changes in photo-synthetic pigments, proteins and other metabolic components in the leaves of a tree mangrove, *Bruguiera parviflora*, in hydroponic cultures. *Journal of Plant Biology*, 45:28-36.
- 29-Parvaiz, A. and S. Satyawati. 2008. Salt stress and phyto-blochemical responses of plants. *Plant Soil Environ*, 54: 89-99.
- 30-Rabie, G.H. and A.M. Almmadani. 2005. Role of bioinoculants in development of salt tolerance of *Vicia faba* plants under salinity stress. *African Journal of Biotechnology*, 4: 210- 222.
- 31-Read, D.J. 1991. Mycorrhizal ecosystems. *Experientia*, 47: 376- 391.
- 32-Ruiz-Lozano, J.M., Azcon, R. and M. Gomez, 1996. Alleviation of salt stress by arbuscular-mycorrhizal *Glomus species* in *Lactuca sativa* plants. *Physiologia Plantarum*, 98:767-772.
- 33-Sannazzaro, A.I, Echeverria, M., Alberto, E.O. and Ruiz, O.A, 2007. Menendez AB. Modulation of polyamine balance in *Lotus glaber* by salinity and arbuscular mycorrhiza. *Plant Physiology and Biochemistry*, 45:39-46.
- 34-Scholander, P.E., Hammel, H.T., Bradstreet, E.D. and Hemmingsen, E.A. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science*. 148: 339-346.
- 35-Shamshiri, M.H. and M. Fattahi. 2014. Evaluation of Two Biochemical Markers for Salt Stress in Three Pistachio Rootstocks Inoculated with Arbuscular Mycorrhiza (*Glomus mosseae*). *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*, 10:335-346.
- 36-Sheng, M., tang, M., Chen, H., Yang, B., Zang, F. and Y. Huang. 2008. Influence of Arbuscular mycorrhizal on photosynthesis and water status of maize plants under salt stress. *Mycorrhiza*, 18: 287- 296.
- 37-Sheng, W. and Z. Ying-Ning. 2009. Arbuscular mycorrhizal symbiosis growth and root nutrient status of Citrus subjected to salt stress. *Science Asia*, 35: 388-391.
- 38-Sheng, Q., Ying-Ning, Z. and H.H.H. Xin. 2009. Contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to growth, photosynthesis, root morphology and ionic balance of Citrus seedlings under salt stress. *Acta Physiologiae Plantarum*.
- 39-Stewart, C.R. and J.A. Lee. 1974. The rate of proline accumulation in halophytes *Planta*, 120:279-289.
- 40-Tahar, B., Abdellah, A., Abdulkhaliq, A. Al-Shoaibi, A. and M. Alhejeli. 2010. Effect of water stress on growth and water use efficiency (WUE) of some wheat cultivars (*Triticum durum*) grown in Saudi Arabia. *Journal of Taibah University for Science*. 3: 39-48.

- 41-Walker, R.R. Torokfalvy, E. and M.H. Behboudian. 1988. Photosynthesis rate and solute partitioning in relation to growth of salt treated pistachio plants. *Australian Journal of Plant Physiology*, 15: 787-798.
- 42-Wang, S., Wan, C.Y. Wang, H. Chen Zhou, Z. and H.E. Fu. 2004. Sosebee. The characteristics of Na, K and free proline distribution in several drought- resistant plants of the Alxa Desert, China. *Journal of Arid Environments*, 56: 525- 539.
- 43-Wang, S., Wan, C. and Y. Wang. 2004. The characteristics of Na⁺, K⁺ and free proline distribution in several drought-resistance plants of the *Alxa Desert*, China. In: *Journal of Arid Environment*, 56:525–539.
- 44-Wu, Q.S. and Y.N. Zou. 2009. Arbuscular mycorrhizal symbiosis improves growth and root nutrient status of citrus subjected to salt stress. *Science Asia*, 35: 388–391.
- 45-Yildiztugay, E., Ozfidan-Konakci, C., Kucukoduk, M. and Y. Duran. 2014. Variations in osmotic adjustment and water relations of *Sphaerophysa kotschyana*: Glycine betaine, proline and choline accumulation in response to salinity. *Botanical Studies*. 55:2-9
- 46-Yoshihara, Y., Kiyosue, T., Nakashima, K., Yamaguchi-Shinozaki, K., K. Shinozaki. 1997. Regulation of levels of proline as an osmolyte in plants under water stress. *Plant Cell Physiology*, 38: 1095-1102.
- 47-Zhang, H., Dong, H., W. Li., Yi, S. Chen, S. and X. Kong. 2009. Increased glycine betaine synthesis and salinity tolerance in AhCMO transgenic cotton lines. *Molecular Breeding*, 23:289–298.