مجله به‌زراعی نهال و بذر
جلد ۲-۳۰، شماره ۱، سال ۱۳۹۳

ارزیابی تبادلات گازی برگ گیاه ذرت به‌هنگام استفاده از کود زیستی میکوریز تحت شرایط تنش خشکی

Evaluation of Maize Leaf Gas Exchanges with Application of Mycorrhizal Biofertilizer Under Drought Stress Conditions

محمدرضا نقاش‌زاده[۱]، حسین حیدری‌شریف‌آباد[۲]، اسلام مجیدی‌هروان[۳]، مسعود رفیعی[۴]، فرهاد رجالی[۵] و ندا ایمان‌طلب[۶]

۱، ۲ و ۳- به ترتیب دانشجوی سابق دکتری زراعت، استاد و استاد، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، واحد علوم و تحقیقات تهران، دانشگاه آزاد اسلامی، تهران
۴- استادیار، مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی استان لرستان، خرم‌آباد
۵- استادیار، موسسه تحقیقات خاک و آب، کرج
۶- مربی، دانشگاه جامع علمی کاربردی، مجتمع آموزش عالی جهاد کشاورزی لرستان، خرم‌آباد

تاریخ دریافت: ۱۳۹۲/۵/۲۹ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۲/۱۲/۱

چکیده

نقاش‌زاده، م. ر.، حیدری‌شریف‌آباد، ح.، مجیدی‌هروان، ا.، رفیعی، م.، رجالی، ف. و ایمان‌طلب، ن. ۱۳۹۳. ارزیابی تبادلات گازی برگ گیاه ذرت به‌هنگام استفاده از کود زیستی میکوریز تحت شرایط تنش خشکی. **مجله به‌زراعی نهال و بذر ۲-۳۰ (۱): ۵۹-۴۷.**

به منظور مطالعه اثر قارچ میکوریز آربوسکولار بر فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای، تعرق و دمای برگ گیاه ذرت، دو آزمایش مزرعه‌ای در ایستگاه تحقیقات کشاورزی خرم‌آباد، مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی لرستان در سال‌های ۹۱-۱۳۹۰ انجام شد. هر آزمایش به‌صورت اسپلیت پلات فاکتوریل بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار اجرا شد. آبیاری در سه سطح، بدون تنش، تنش متوسط و تنش شدید به ترتیب بر اساس ۷۰، ۵۰ و ۳۰ درصد ظرفیت مزرعه به عنوان کرت اصلی اعمال شد. کود زیستی میکوریز (*Glomus intraradices*) در دو سطح صفر و ۱۰۰ کیلوگرم در هکتار به عنوان کرت فرعی به‌کار برده شد. کود فسفره سوپرفسفات تریپل در سه سطح صفر، ۷۵ و ۱۵۰ کیلوگرم در هکتار به عنوان کرت فرعی مصرف شد. نتایج تجزیه مرکب نشان داد، کاربرد کود زیستی میکوریز و رژیم‌های متفاوت آبیاری، تأثیر معنی‌داری بر صفات اندازه‌گیری شده داشتند. این همزیستی موجب بهبود فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای، تعرق و دمای برگ به‌ترتیب به میزان، ۲۰، ۳/۳، ۹/۲ و ۴/۲ درصد شد. فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و تعرق با افزایش تنش خشکی کاهش یافتند، درصورتی‌که دمای برگ افزایش نشان داد. کاربرد سطوح مختلف کود فسفره به طور معنی‌داری بر فتوسنتز تأثیر داشت. صفات اندازه‌گیری شده در گیاهان میکوریزایی نسبت به گیاهان غیرمیکوریزایی برتری نشان دادند. چنین افزایشی ممکن است از طریق افزایش جذب عناصر غذایی، توسعه سیستم ریشه‌ای و یا بالا بردن وضعیت آبی گیاه صورت گرفته باشد.

واژه‌های کلیدی: تنش خشکی، ذرت، فسفر، میکوریز.

آدرس پست الکترونیکی نگارنده مسئول: naghashzadeh4@yahoo.com

مقدمه

کشت دیرهنگام ذرت به‌دلیل سرمای دیررس در بهار به‌عنوان کشت اول و برداشت دیر هنگام این گیاه به‌عنوان کشت دوم، از مشکلات عمده تولید ذرت دانه‌ای هستند. بنابراین، با استفاده از ارقام متوسطرس با دوره رسیدگی مناسب و متناسب با محدودیت‌های آب و هوایی برخی از مناطق ایران، می‌توان حدود ۱۰ تا ۱۵ روز برداشت را زودتر انجام داده و از تأخیر در کشت پاییزه محصول بعدی جلوگیری کرد.

آربوسکولار میکوریز یک رابطه همزیستی بین گونه‌های قارچی خاک و ریشه‌ی گیاه است. امروزه در سراسر دنیا پذیرفته شده که همزیستی قارچ و ریشه به جهت تغذیه و سلامت گیاه یاه و نیز کیفیت خاک مؤثر است (Smith and Read, 2008; Azcon-Aguilar *et al*., 2009) و در این همزیستی گیاه ذرت یک میزبان مناسب است (Ortas, 2012).

زمانی که تنش شدید خشکی اتفاق می‌افتد پس‌آبیدگی سلول‌های مزوفیل از فتوسنتز جلوگیری کرده، متابولیزم مزوفیل تضعیف شده و کارآیی مصرف آب کاهش می‌یابد (Taiz and Zeiger, 2006). تنش خشکی منجر به افزایش تجمع گونه‌های واکنش‌گر اکسیژن (Reactive Oxygen Species: ROS) در گیاهان می‌شود. بسیاری از اندامک‌ها از قبیل کلروپلاست، میتوکندری و پراکسی‌زوم محل‌های عمومی تولید گونه‌های واکنش‌گر اکسیژن هستند. افزایش سطح گونه‌های واکنش‌گر اکسیژن باعث آسیب‌های گوناگونی به مکانیزم‌های سلولی می‌شود که در نهایت مرگ سلول را به همراه دارد (Ishikawa *et al*., 2010). فتوسنتز به عنوان یک فرآیند کلیدی متابولیزم اولیه، نقش مرکزی در عملکرد گیاه در شرایط تنش دارد، به نحوی‌که از طریق کاهش انتشار CO_2 به کلروپلاست فرایندهای متابولیکی را محدود می‌کند (Pinheiro and Chaves, 2011). گیاه در واکنش به تنش خشکی از طریق بستن سریع روزنه‌ها (کاهش تعرق) از تلفات بیشتر آب جلوگیری می‌کند (Lawlor, 1995). همزیستی میکوریزایی جذب فسفر را به‌وسیله افزایش رشد میسلیوم‌ها در فراتر از منطقه کاهش مواد غذایی سیستم ریشه‌ای بهبود می‌بخشد (Cardoso and Kuyper, 2006)، به‌طوری‌که مشاهده شده فتوسنتز گیاه از طریق جذب فسفر و نیتروژن افزایش می‌یابد (Kaschuk *et al*., 2009). همچنین گزارش شده، گیاهان میکوریزایی به طور معنی‌داری فتوسنتز بالاتری نسبت به گیاهان غیرمیکوریزایی دارند (Wu and Xia, 2006).

نتایج بسیاری از تحقیقات نشان داده است که اثر نسبی تنش خشکی بر هدایت روزنه‌ای به‌طور معنی‌داری بیشتر از اثر آن بر فتوسنتز است. واکنش فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای به تنش خشکی می‌تواند به وسیله در معرض قرار دادن

برگ‌های تحت تنش با هوای دارای غلظت بالای CO_2 جدا کرد. هر اثر تنش بر هدایت روزنه‌ای به وسیله تأمین CO_2 بالا حذف می‌شود و تفاوت‌ها بین سرعت فتوسنتز در گیاهان تحت تنش و بدون تنش می‌تواند به‌طور مستقیم به اثر مخرب تنش بر فتوسنتز نسبت داد (Taiz and Zeiger, 2006). علاوه بر این، یکی از تاثیرهای همزیستی میکوریزایی، تغییر در هدایت روزنه‌ای و تعرق است، به‌طوری‌که مشاهده شده است در شرایط تنش خشکی، هدایت روزنه‌ای و تعرق درگیاهان میکوریزایی نسبت به گیاهان غیرمیکوریزایی بیشتر است (Auge, 2001).

گزارش شده که در شرایط بدون تنش، هدایت روزنه‌ای گیاهان میکوریزایی بیشتر از گیاهان غیرمیکوریزایی است (Ruiz-Sanchez *et al.*, 2011). همچنین مشاهده شده که قارچ میکوریز آربوسکولار هدایت روزنه‌ای را در شرایط تنش خشکی افزایش داده است (Benabdellah *et al.*, 2011). گزارش شده است که در مرکبات، تعرق و هدایت روزنه‌ای گیاهان میکوریزایی بالاتر از گیاهان غیرمیکوریزایی است (Wu and Xia, 2006). همچنین در گیاه پیاز، در خاک‌هایی با فسفر کم، مشاهده شده که تعرق گیاهان میکوریزایی بالاتر از گیاهان غیرمیکوریزایی است (Ruiz-Lozano *et al.*, 1995).

دمای بالا ترکیبات و ساختمان غشاء را تغییر داده و می‌تواند موجب نشت یون‌ها شود. همچنین، باعث جلوگیری از فرآیندهایی از قبیل فتوسنتز و تنفس شده است (Taiz and Zeiger, 2006). به‌طوری‌که مشاهده شده، در گیاه ذرت با دمای برگ ۳۸ درجه سانتی‌گراد، فتوسنتز خالص کاهش یافته است (Wahid, 2007). وضعیت آبی گیاه را می‌توان از طریق دمای تاج‌پوشش با استفاده از دماسنج مادون قرمز تخمین زد (Peters and Evett, 2007)، گزارش شده که در گیاه ذرت، تنش خشکی از طریق دماسنج مادون قرمز قابل پیش‌بینی است (Tilling *et al.*, 2007). در گیاه ذرت در شرایط تنش خشکی مشاهده شده است که دمای اندازه‌گیری شده از طریق اشعه مادون قرمز، همبستگی بالایی با مقدار آب تاج پوشش دارد، همچنین از این طریق می‌توان سطوح مختلف تنش را مشخص کرد (Winterhalter *et al.*, 2011).

با توجه به اثر زیان‌بار کودهای شیمیایی بر منابع آب و خاک و محدودیت منابع آب در آینده، و همچنین تاثیر همزیستی قارچ میکوریز با گیاه میزبان در جهت افزایش جذب عناصر غذایی، و بالا بردن وضعیت آبی گیاه، این مطالعه با هدف کاهش مصرف کودهای فسفره شیمیایی و بهره‌گیری مطلوب و مناسب‌تر از منابع آبی در تولید ذرت هیبرید سینگل کراس NS-640 انجام شد.

مواد و روش‌ها

این تحقیق در ایستگاه مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی استان لرستان در ۶ کیلومتری جنوب شهرستان خرم‌آباد با عرض شمالی ۳۳ درجه و ۲۹ دقیقه و طول شرقی ۴۸ درجه و ۲۱ دقیقه، با ارتفاع ۱۱۷۱ متر از سطح دریا در ۱۷ خرداد ماه سال‌های ۹۱-۱۳۹۰ اجرا شد. میانگین دما در طول فصل رشد در سال‌های اول و دوم آزمایش به ترتیب ۲۴/۹۰ و ۲۵/۹۲ درجه‌سانتی‌گراد بود.

هر آزمایش به‌صورت اسپلیت پلات فاکتوریل بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار اجرا شد. آبیاری در سه سطح بدون تنش، بر اساس ۷۰ درصد ظرفیت مزرعه (I_1)، تنش متوسط، بر اساس ۵۰ درصد ظرفیت مزرعه (I_2) و تنش شدید، بر اساس ۳۰ درصد ظرفیت مزرعه (I_3) به‌عنوان کرت اصلی اعمال شد. کود زیستی میکوریز (*Glomus intraradices*) که در کیسه‌های ۱۵ کیلوگرمی و توسط شرکت ارگانیک تولید شده بود در دو سطح، کنترل یا بدون استفاده از کود زیستی میکوریز (M_1) و استفاده از کود زیستی میکوریز به میزان ۱۰۰ کیلوگرم در هکتار بر اساس توصیه شرکت تولید کننده (M_2) به‌عنوان کرت فرعی به‌کار برده شد. کود فسفره به‌صورت سوپر فسفات تریپل در سه سطح، کنترل یا عدم استفاده از سوپر فسفات تریپل (P_1)، ۷۵ کیلوگرم در هکتار سوپرفسفات تریپل به میزان ۵۰ درصد توصیه کودی (P_2) و ۱۵۰ کیلوگرم در هکتار سوپر فسفات تریپل به میزان ۱۰۰ درصد توصیه کودی (P_3) به‌عنوان کرت فرعی مصرف شد. مقادیر به‌دست آمده بر اساس آزمایش خاک و توصیه بخش خاک و آب مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی استان لرستان بود. بر اساس تجزیه کود زیستی میکوریز توسط بخش تحقیقات بیولوژی خاک مؤسسه خاک و آب، از ۱۰ نمونه، به‌طور میانگین، تعداد ۳۱ اسپور در هر سانتی‌متر مکعب مشاهده شد.

محل آزمایش در پاییز دوبار شخم و در بهار یک‌بار دیسک زده شد. هر کرت ۸ متر طول، متشکل از چهار ردیف کشت به فاصله ۷۵ سانتی‌متر و فاصله بوته‌ها روی ردیف کشت ۲۰ سانتی‌متر در نظر گرفته شد. هیبرید ذرت NS-640 که توسط کشور صربستان و در سال ۲۰۱۰ میلادی تولید شده بود مورد مطالعه قرار گرفت. یک‌سوم کود اوره (۱۰۰ کیلوگرم در هکتار) و کلیه مقادیر کود زیستی میکوریز، سوپر فسفات تریپل و سولفات پتاسیم (۱۰۰ کیلوگرم در هکتار) در زمان کاشت و مابقی کود اوره به‌صورت سرک در مراحل ۹-۷ برگی و ۱۲-۱۰ برگی مصرف شد. عملیات زراعی برای هر دو سال به‌طور مشابه انجام شد.

برای اندازه‌گیری محتوای رطوبت خاک، حجم و مدت زمان آبیاری نمونه‌های خاک از عمق ۳۰-۰ و ۶۰-۳۰ سانتی‌متر توسط آگر (Auger) جمع‌آوری شده و پس از ارسال به آزمایشگاه مورد تجزیه قرار گرفت. بافت خاک رسی لوم، وزن مخصوص ظاهری ۱/۳۵ گرم بر

سانتی‌متر مکعب، pH ۷/۵، درصد رطوبت وزنی در ظرفیت مزرعه ۲۶/۵ و ۲۴/۵ درصد به‌ترتیب در سال‌های ۹۱-۹۰ بود. تا مرحله ۵-۴ برگی در کلیه تیمارها آبیاری بر اساس ۷۰ درصد ظرفیت مزرعه خاک انجام شد. از این مرحله به بعد تا زمان رسیدگی فیزیولوژیکی تیمارهای آبیاری اعمال شد.

محتوای رطوبت خاک به‌وسیله وزن کردن نمونه خاک قبل و بعد از خشک کردن در دمای ۱۰۵ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲۴ ساعت در آون انجام شد. بعد از آن درصد رطوبت وزنی خاک با استفاده از رابطه زیر که توسط کایرکام (Kirkham, 2005) ارائه شده، محاسبه شد.

$$\theta m = \frac{W_1 - W_2}{W_2} \times 100$$

در این رابطه θm ، W_1 و W_2 به‌ترتیب محتوای رطوبت خاک (درصد)، وزن تر خاک (گرم) و وزن خشک خاک (گرم) هستند.

حجم آب آبیاری با استفاده از رابطه زیر که توسط دورنباس و پریوت (Dorenbos and Pruitt, 1975) ارائه شده، تعیین شد.

$$V = \frac{(FC - \beta m) \times \rho b \times Dr \times A}{100}$$

در این رابطه V حجم آب آبیاری (متر مکعب)، FC محتوای رطوبت خاک در ظرفیت مزرعه (درصد)، βm محتوای رطوبت خاک قبل از آبیاری (درصد)، ρb وزن مخصوص ظاهری خاک (گرم بر سانتی‌متر مکعب)، Dr عمق توسعه ریشه (متر)، A مساحت آبیاری شده (متر مربع).

طول مدت آبیاری از طریق رابطه زیر تعیین شد.

$$T = \frac{V}{Q}$$

در این رابطه T طول مدت آبیاری (ثانیه)، V حجم آب آبیاری (متر مکعب) و Q دبی (مترمکعب بر ثانیه) است.

سه پارامتر سرعت فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و تعرق در مرحله گل‌دهی و قبل از آبیاری از ساعت ۱۱-۹ صبح توسط دستگاه پرتابل آنالیزور گازی مادون قرمز IRGA (LCA-4) اندازه‌گیری شدند. برای این منظور، از هر واحد آزمایشی یک گیاه به طور تصادفی انتخاب شد و از برگ بلال کامل و توسعه یافته هر گیاه نمونه‌برداری به عمل آمد. مقدار تشعشع فعال فتوسنتزی ۱۸۰۰-۱۵۰۰ میکرومول بر مترمربع بر ثانیه و دمای هوا در زمان اندازه‌گیری ۲ ± ۳۱ درجه سانتی‌گراد بود (Liu *et al*., 2011).

دمای برگ به‌وسیله دماسنج مادون قرمز دستی مدل TM-958 در مرحله گل‌دهی و قبل از آبیاری از ساعت ۱۳-۱۲ اندازه‌گیری شد. دمای هوا در زمان اندازه‌گیری ۲ ± ۳۵ درجه سانتی‌گراد بود (Winterhalter *et al*., 2011).

محاسبات آماری مورد نیاز با استفاده از نرم‌افزار کامپیوتری MSTAT-C و SAS 9.2 انجام شد. برای مقایسه میانگین‌ها، از آزمون

چند دامنه‌ای دانکن ($P \leq ۰/۰۵$) استفاده شد.

نتایج و بحث

خصوصیات شیمیایی خاک و نتایج تجزیه مرکب داده‌ها به ترتیب در جدول‌های ۱ و ۲ نشان داده شده است. سال، تیمارهای مختلف آبیاری، سطوح مختلف کود فسفره و کاربرد کود زیستی میکوریز تأثیر معنی‌داری بر فتوسنتز داشت. کاربرد کود زیستی میکوریز موجب افزایش فتوسنتز به میزان ۲۰ درصد در مقایسه با شاهد (عدم کاربرد کود زیستی) شد (جدول ۳). فتوسنتز با افزایش تنش خشکی کاهش یافت، به‌طوری‌که بیشترین میزان فتوسنتز در شرایط بدون تنش به میزان ۱۴/۰۷ $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ و کمترین آن در تنش شدید به میزان ۴/۷۷ $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ مشاهده شد (جدول ۳). همچنین با افزایش مقدار کود فسفره میزان فتوسنتز افزایش یافت. به‌طوری‌که کاربرد ۱۵۰ کیلوگرم در هکتار سوپرفسفات تریپل بیشترین میزان فتوسنتز (۱۰/۸۵ $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$) را به خود اختصاص داد (جدول ۳).

تیمارهای مختلف آبیاری و کاربرد کود زیستی میکوریز تأثیر معنی‌داری بر هدایت روزنه‌ای، تعرق و دمای برگ داشتند. کاربرد کود زیستی میکوریز موجب افزایش هدایت روزنه‌ای، تعرق و کاهش دمای برگ به‌ترتیب به میزان ۳/۳، ۹/۲ و ۴/۲ درصد نسبت به تیمار شاهد (عدم کاربرد کود زیستی) شد (جدول ۳). هدایت روزنه‌ای و تعرق با افزایش تنش خشکی کاهش یافتند، به‌طوری‌که بیشترین مقدار هدایت روزنه‌ای و تعرق در شرایط بدون تنش، به‌ترتیب ۴/۳۳۱ $mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ و ۹/۳۵۵ $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$ و کمترین آن در تنش شدید، به‌ترتیب ۰/۰۴۱ $mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ و ۰/۹۱۸ $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$ مشاهده شد (جدول ۳). این نتایج برای دمای برگ به‌صورت عکس بود، به‌نحوی‌که دمای برگ با افزایش تنش افزایش یافت و نتیجه این‌که بیشترین مقدار دمای برگ در تنش شدید با ۳۹/۲۷ درجه سانتی‌گراد و کمترین آن در شرایط بدون تنش با ۲۱/۹۶ درجه سانتی‌گراد مشاهده شد (جدول ۳).

محدودیت محتوای آب در خاک موجب یک سری واکنش‌هایی در گیاهان نظیر بسته شدن روزنه‌ها می‌شود که منجر به کاهش شدید جذب CO_2 و به دنبال آن کاهش در تولید مواد فتوسنتزی از جمله ATP، NADPH (Efeoglu *et al.*, 2009) و محدودیت تثبیت CO_2 در گیاهان می‌شود. همچنین فقدان آب در محیط‌های رشد باعث کاهش انتشار عناصر غذایی در خاک شده که مهم‌ترین اثر زیان بخش بر رشد گیاهان دارد (Benabdellah *et al.*, 2011). محدودیت جذب و ساخت CO_2 از طریق بسته شدن روزنه‌ها به گیاه تحمیل شده که ممکن است عدم تعادلی بین فعالیت فتوشیمیایی در فتوسیستم II و نیاز الکترون برای فتوسنتز ایجاد کند، که منجر به بیش‌برانگیختگی و بازدارندگی

جدول ۱- خصوصیات شیمیایی خاک در ایستگاه تحقیقات کشاورزی خرم‌آباد

Table 1. Chemical characteristics of the soil in Agricultural Research Station of Khoramabad

سال Year	عمق Depth (cm)	هدایت الکتریکی $EC \times 10^3$	واکنش گل اشباع pH	درصد آهک T. N. V	درصد کربن آلی O. C	فسفر قابل جذب P (ppm)	پتاسیم قابل جذب K (ppm)
2011	0-30	0.55	7.48	32.2	1.13	3.5	455
	30-60	0.67	7.70	35.0	0.95	2.2	340
2012	0-30	0.50	7.40	33.6	1.20	3.2	500
	30-60	0.62	7.40	35.2	0.85	2.5	370

جدول ۲- تجزیه واریانس مرکب برای فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای، تعرق و دمای برگ ذرت

Table 2. Combined analysis of variance for photosynthesis, stomatal conductance, transpiration and leaf temperature of maize

S. O. V.	منبع تغییرات	درجه آزادی df.	MS میانگین مربعات فتوسنتز Photosynthesis	هدایت روزنه‌ای Stomatal conductance	تعرق Transpiration	دمای برگ Leaf temperature
Year (Y)	سال	1	114.845^{**}	8.574^{ns}	1.807^{ns}	72.898^{ns}
Replication/ Y	تکرار/ سال	4	86.698	10.774	7.964	49.836
Irrigation (I)	آبیاری	2	780.083^{**}	4516.239^{**}	648.896^{**}	2791.084^{**}
Y×I	سال×آبیاری	2	12.271^{ns}	3.725^{ns}	0.176^{ns}	12.072^{ns}
Error a	خطای الف	8	8.506	15.636	2.355	20.595
Phosphorus (P)	فسفر	2	52.884^{**}	0.454^{ns}	0.539^{ns}	2.178^{ns}
Y×P	سال×فسفر	2	0.786^{ns}	0.053^{ns}	0.181^{ns}	9.063^{ns}
I×P	آبیاری×فسفر	4	0.886^{ns}	0.209^{ns}	0.586^{ns}	12.939^{ns}
Y×I×P	سال×آبیاری×فسفر	4	0.479^{ns}	0.857^{ns}	0.281^{ns}	2.489^{ns}
Mycorrhiza (M)	میکوریز	1	127.553^{**}	9.112^{*}	5.969^{*}	50.882^{*}
Y×M	سال×میکوریز	1	2.097^{ns}	0.163^{ns}	0.113^{ns}	0.004^{ns}
I×M	آبیاری×میکوریز	2	1.727^{ns}	2.041^{ns}	0.860^{ns}	4.995^{ns}
Y×I×M	سال×آبیاری×میکوریز	2	2.153^{ns}	1.131^{ns}	0.177^{ns}	1.074^{ns}
P×M	فسفر×میکوریز	2	0.828^{ns}	0.820^{ns}	0.168^{ns}	4.377^{ns}
Y×P×M	سال×فسفر×میکوریز	2	1.042^{ns}	0.787^{ns}	0.294^{ns}	6.491^{ns}
I×P×M	آبیاری×فسفر×میکوریز	4	0.559^{ns}	0.648^{ns}	0.245^{ns}	2.668^{ns}
Y×I×P×M	سال×آبیاری×فسفر×میکوریز	4	0.442^{ns}	0.652^{ns}	0.409^{ns}	2.036^{ns}
Error b	خطای ب	60	1.2110	1.204	0.506	5.568
C. V (%)	درصد ضریب تغییرات	-	11.49	11.95	14.64	7.48

* و **: به ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال ۵٪ و ۱٪.

* and **: Significant at the 5% and 1% probability levels, repectively.
ns: Not significant.

ns: غیر معنی‌دار.

جدول ۳- مقایسه میانگین فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای، تعرق و دمای برگ ذرت

Table 3. Mean comparison of photosynthesis, stomatal conductance, transpiration and leaf temperature of maize

عامل Factor		فتوسنتز Photosynthesis ($\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$)	هدایت روزنه‌ای Stomatal conductance ($mol\ m^{-2}\ s^{-1}$)	تعرق Transpiration ($mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$)	دمای برگ Leaf temperature (°c)
Irrigation	**آبیاری**				
I_1	بدون تنش	14.07a	4.331a	9.355a	21.96c
I_2	تنش متوسط	9.893b	0.337b	4.303b	33.43b
I_3	تنش شدید	4.776c	0.041c	0.918c	39.27a
Phosphorus	**کود فسفره**				
P_1	صفر	8.436c	1.553a	4.776a	31.68a
P_2	۷۵ کیلوگرم در هکتار	9.454b	1.586a	4.802a	31.71a
P_3	۱۵۰ کیلوگرم در هکتار	10.850a	1.571a	5.000a	31.27a
Mycorrhiza	**کود میکوریز**				
M_1	صفر	8.493b	1.544b	4.624b	32.23a
M_2	۱۰۰ کیلوگرم در هکتار	10.660a	1.596a	5.094a	30.86b

میانگین‌هایی که در هر ستون و برای هر عامل حداقل دارای یک حرف مشترک هستند، اختلاف معنی‌داری در سطح احتمال ۵ درصد با هم‌دیگر ندارند.

Means, in each column and for each factor, followed by at least one letter in common are not significantly different at the 5% probability level.

نوری مراکز فتوسیستم II می‌شود (Souza *et al*., 2004).

همزیستی میکوریز با ریشه گیاه جذب فسفر را بهبود می‌بخشد (Smith *et al*., 2003; Grimoldi *et al*., 2005). در فتوسنتز، فسفر برای تأمین انرژی (ATP و NADPH) مصرف شده، که در بازسازی گیرنده CO_2 (RuBP= Ribulose bisphosphate) مشارکت دارد (Rychter and Rao, 2005). در شرایط کمبود بیش از حد فسفر، سرعت فتوسنتز به علت محدودیت در فعالیت چرخه کالوین کاهش می‌یابد (de Groot *et al*., 2001). وقتی گیاهان در شرایط کافی یا کمبود متوسط فسفر رشد می‌کنند، فتوسنتز برگ، توسط ATP در دسترس یا فعالیت روبیسکو محدود نمی‌شود، بنابراین افزایش اندام‌های مخزن، سرعت خروج تریوزفسفات را تحریک می‌کند، این عمل چرخه‌های مجدد ارتوفسفات (P_i) را به سمت کلروپلاست‌ها تقویت کرده و آنزیم‌های تنظیم‌کننده فتوسنتز را تحریک می‌کند (Pieters *et al*., 2001; Rychter and Rao, 2005).

نتایج به دست آمده از آزمایش‌ها با گیاهان متفاوت و گونه‌های مختلف میکوریز نشان داد، قارچ میکوریز به‌طور روزانه بین ۴ تا ۲۰ درصد کل کربن تثبیت شده توسط گیاه میزبان را دریافت می‌کند (Bryla and Eissenstat, 2005; Graham, 2000). بنابراین میکوریز به‌عنوان مخزن جدیدی در گیاه عمل می‌کند،

به‌طوری‌که به‌کارگیری تریوزفسفات برای سنتز منابع و صدور آن‌ها به سمت آوند آبکش را تسریع می‌کند (Paul and Foyer, 2001). نتایج به دست آمده در این پژوهش با نتایج مطالعات کاردوس و کوپر (Cardoso and Kuyper, 2006)، وو و زیا (Wu and Xia, 2006) و کاسچوک و همکاران (Kaschuk *et al*., 2009) مطابقت داشت.

تغییر در ساختمان خاک به جهت افزایش ظرفیت نگهداری رطوبت خاک (Jeffries and Barea, 2000) و نیز افزایش وضعیت محتوای آب گیاه از طریق افزایش جذب آب توسط هیف‌های قارچ (Auge *et al*., 2003)، همچنین جذب عناصر غذایی (Liu *et al*., 2007)، فیزیولوژی روزنه را تحت تأثیر قارچ میکوریز قرار می‌دهد، به‌طوری‌که افزایش هدایت روزنه‌ای و تعرق را به‌همراه خواهد داشت. این اثر ممکن است همچنین نتیجه افزایش باز شدن روزنه‌ها به‌دلیل افزایش غلظت یون‌ها باشد (Harley and Smith, 1983). نتایج به‌دست آمده در این مطالعه با نتایج تحقیقات وو و زیا (Wu and Xia, 2006)، بن عبداله و همکاران (Benabdellah *et al*., 2011) و رویز- سانچز و همکاران (Ruiz-Sanchez *et al*., 2011) مطابقت داشت.

دمای بالا موجب کاهش قدرت پیوندهای هیدروژنی و برهمکنش‌های الکترواستاتیک بین گروه‌های قطبی پروتئین در بخش آبی غشاء شده و این عمل موجب تخریب غشاء سلولی می‌شود (Taiz and Zeiger, 2006). ضمن این‌که کاهش تصاعدی در فعالیت روبیسکو با افزایش دمای برگ همراه است و همبستگی بالایی با میزان بازدارندگی فتوسنتز در گونه‌های مختلف گیاهی دارد (Salvucci and Crafts-Brandner, 2004)، چنان‌که دمای برگ ۳۸ درجه سانتی‌گراد، فتوسنتز خالص گیاه ذرت را کاهش می‌دهد (Wahid, 2007).

بین دمای اندازه‌گیری شده از طریق اشعه مادون قرمز با مقدار آب تاج‌پوشش در گیاه ذرت همبستگی بالایی وجود دارد (Winterhalter *et al*., 2011). با توجه به این موضوع که گیاهان برای خنک کردن برگ خود به تعرق وابسته هستند (Taiz and Zeiger, 2006) و نیز ارتباط بین وضعیت آبی گیاه با دمای تاج‌پوشش (Peters and Evett, 2007) می‌توان انتظار داشت، گیاهانی که هدایت روزنه‌ای و تعرق بالاتری دارند، دمای برگ پایین‌تری داشته باشند. نتایج به دست آمده در این پژوهش با نتایج مطالعات سالووسی و کرفتس-براندنر (Salvucci and Crafts-Brandner, 2004) پیترز و اوت (Peters and Evett, 2007)، وحید (Wahid, 2007)، و وینترهالتر و همکاران (Winterhalter *et al*., 2011) مطابقت داشت.

به عنوان نتیجه‌گیری کلی، افزایش شدت تنش منجر به بسته شدن روزنه‌ها و کاهش جذب CO_2 و فتوسنتز شد، ضمن آن‌که کاهش هدایت روزنه‌ای در اثر بسته شدن روزنه‌ها و کاهش تعرق، افزایش دمای برگ در گیاهان تحت تنش نسبت به گیاهان بدون تنش را به‌همراه داشت. در فتوسنتز فسفر برای تأمین انرژی گیاه و بازسازی گیرنده‌ی CO_2 مشارکت دارد. بنابراین، افزایش کود فسفره باعث افزایش سرعت فتوسنتز در گیاه شد. گیاهان میکوریزایی از طریق جذب آب و عناصر غذایی باعث افزایش فتوسنتز نسبت به گیاهان غیرمیکوریزایی شدند. افزایش محتوای آب گیاه در گیاهان همزیست با میکوریز باعث افزایش هدایت روزنه‌ای و تعرق در گیاه شد. نتیجه این‌که گیاهان میکوریزایی با افزایش تعرق، دمای کمتری نسبت به گیاهان غیرمیکوریزایی داشتند. با توجه به کمبود منابع آب در آینده و مشکلات زیست محیطی که مصرف کودهای شیمیایی دارند، استفاده از کود زیستی میکوریز به منظور مدیریت بهینه منابع آب کشور و کاهش مصرف کودهای شیمیایی ضروری به‌نظر می‌رسد.

References

Auge, R. M. 2001. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. Mycorrhiza 11: 3–42.

Auge, R. M., Moore, J. L., Stutz, J. C., Sylvia, D. M., Al-Agely, A. K. and Saxton, A. M. 2003. Relating foliar dehydration tolerance of mycorrhizal *Phaseolus vulgaris* to soil and root colonization by hyphae. Journal of Plant Physiology 160: 1147 –1156.

Azcon-Aguilar, C., Barea, J. M., Gianinazzi, S., and Gianinazzi-Pearson, V. 2009. Mycorrhizas Functional Processes and Ecological Impact. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, Germany.

Benabdellah, K., Abbas, Y., Abourouh, M., Aroca, R., and Azcon, R. 2011. Influence of two bacterial isolates from degraded and non-degraded soils and arbuscular mycorrhizae fungi isolated from semi-arid zone on the growth of *Trifolium repens* under drought conditions: Mechanisms related to bacterial effectiveness. European Journal of Soil Biology 47: 303-309.

Bryla, D. R., and Eissenstat, D. M. 2005. Respiratory costs of mycorrhizal associations. pp. 207-224. In: Lambers, H., and Ribas-Carbo, M. (eds.). Plant

Respiration: From Cell to Ecosystem. Advances in Photosynthesis and Respiration, Vol. 18. Springer, Dordrecht, The Netherlands.

Cardoso, I. M., and Kuyper, T. W. 2006. Mycorrhizas and tropical soil fertility. Agriculture, Ecosystems and Environment 116: 72–84.

de Groot, C. C., Marcelis, L. F. M., van der Boogaard, R., and Lambers, H. 2001. Growth and dry-mass partitioning in tomato as affected by phosphorus nutrition and light. Plant, Cell and Environment 24: 1309–1317.

Dorenbos, J., and Pruitt, W. O. 1975. Crop Water Requirements. Irrigation and Drainage. Paper No. 24. FAO, Rome, Italy. 179 pp.

Efeoglu, B., Ekmekci, Y., and Cicek, N. 2009. Physiological responses of three maize cultivars to drought stress and recovery. South African Journal of Botany 75: 34-42.

Graham, J. H. 2000. Assessing costs of arbuscular mycorrhizal symbiosis in agroecosystems. pp. 127-140. In: Podila, G. K., and Douds, Jr. D. D. (eds.), Current Advances in Mycorrhizal Research. APS Press, St. Paul, Minnesota, USA.

Grimoldi, A. A., Kavanova, M., Lattanzi, F. A., and Schnyder, H. 2005. Phosphorus nutrition-mediated effects of arbuscular mycorrhiza on leaf morphology and carbon allocation in perennial ryegrass. New Phytologist 168: 435–444.

Harley, J. L., and Smith, S. E. 1983. Mycorrhizal Symbiosis. Academic Press, London, UK.

Ishikawa, T., Takahara, K., Hirabayashi, T., Matsumura, H., Fujisawa, S., Terauchi, R., Uchimiya, H., and Kawai-Yamada, M. 2010. Metabolome analysis of response to oxidative stress in rice suspension cells overexpressing cell death suppressor Bax inhibitor-1. Plant Cell Physiology 51: 9–20.

Jeffries, P., and Barea, J. M. 2000. Arbuscular mycorrhiza – a key component of sustainable plant- soil ecosystems. pp. 95-113. In: Hock, B. (ed.), The Mycota IX, Fungal Associations. Springer, Berlin, Germany.

Kaschuk, G., Kuyper, T. W., Leffelaar, P. A., Hungria, M., and Giller, K. E. 2009. Are the rates of pho- tosynthesis stimulated by the carbon sink strength of rhizobial and arbuscular mycorrhizal symbioses? Soil Biology and Biochemistry 41: 1233-1244.

Kirkham, M. B. 2005. Principles of Soil and Plant Water Relations. Elsevier Academic Press, The Netherlands. 500 pp.

Lawlor, D. W. 1995. The effects of water deficit on photosynthesis. pp. 129-160. In: in: N. Smirnoff, N. (ed.), Environment and Plant Metabolism. Bios Scientific Publishers. Oxford, UK.

Liu, A., Plenchette, C., and Hamel, C. 2007. Soil nutrient and water providers: how arbuscular mycorrhizal mycelia support plant performance in a resource limited world. pp. 37-66. In: Hamel, C., and Plenchette, C. (eds.), Mycorrhizae in Crop Production. Haworth Food and Agricultural Products Press, Binghamton, New York, U.S.A.

Liu, Y., Subhash, C., Yan, J., Song, C., Zhao, J., and Li, J. 2011. Maize leaf temperature responses to drought: Thermal imaging and quantitative trait loci (QTL) mapping. Environmental and Experimental Botany 71: 158–165.

Ortas, I. 2012. The effect of mycorrhizal fungal inoculation on plant yield, nutrient uptake and inoculation effectiveness under long-term field conditions. Field Crops Research 125: 35–48.

Paul, M. J., and Foyer, C. H. 2001. Sink regulation of photosynthesis. Journal of Experimental Botany 52: 1383–1400.

Peters, R. T., and Evett, S. R. 2007. Spatial and temporal analysis of crop conditions using multiple canopy temperature maps created with center-pivot-mounted infrared thermometers. American Society of Agricultural and Biological Engineers 50: 919–927.

Pieters, A. J., Paul, M. J., and Lawlor, D. W. 2001. Low sink demand limits photosynthesis under Pi deficiency. Journal of Experimental Botany 52: 1083–1091.

Pinheiro, C., and Chaves, M. M. 2011. Photosynthesis and drought — can we make metabolic connections from available data? Journal of Experimental Botany 62: 869–882.

Ruiz-Lozano, J. M., Azcon, R., and Gomez, M. 1995. Effects of arbuscular mycorrhizal *Glomus* species on drought tolerance: physiological and nutritional plant responses. Applied and Environmental Microbiology 61(2): 456-60.

Ruiz-Sanchez, M., Armada, E., Munoz, Y., Garcia de Salamone, I. E., Aroca, R., Ruiz-Lozano, J. M., and Azcon, R. 2011. *Azospirillum* and arbuscular

mycorrhizal colonization enhance rice growth and physiological traits under well-watered and drought conditions. Journal of Plant Physiology 168: 1031–1037.

Rychter, A. M., and Rao, I. M. 2005. Role of phosphorus in photosynthetic carbon metabolism. pp. 123-148. In: Pessarakli, M. (ed.) Handbook of Photosynthesis. Taylor and Francis Group, LLC, Tucson, USA.

Salvucci, M. E., and Crafts-Brandner, S. J. 2004. Relationship between the heat tolerance of photosynthesis and the thermal stability of rubisco activase in plants from contrasting thermal environments. Plant Physiology 134: 1460-1470.

Smith, S. E., and Read, D. J. 2008. Mycorrhizal Symbiosis. Academic Press Publishers, London, UK. 605 pp.

Smith, S. E., Smith, F. A., and Jakobsen, I. 2003. Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses. Plant Physiology 133: 16–20.

Souza, R. P., Machadoa, E. C., Silva, J. A. B., Lagoa, A. M. M. A., and Silveira, J. A. G. 2004. Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associated metabolic changes in cowpea (*Vigna unguiculata*) during water stress and recovery. Environmental and Experimental Botany 51: 45-56.

Taiz, L., and Zeiger, E. 2006. Plant Physiology. Fourth Edition. Sinauer Associates, Inc. 764 pp.

Tilling, A. K., O'Leary, G. J., Ferwerda, J. G., Jones, S. D., Fitzgerald, G. J., Rodriguez, D., and Belford, R. 2007. Remote sensing of nitrogen and water stress in wheat. Field Crops Research 104: 77–85.

Wahid, A. 2007. Physiological implications of metabolites biosynthesis in net assimilation and heat stress tolerance of sugarcane sprouts. Journal of Plant Research 120: 219–228.

Winterhalter, L., Mistele, B., Jampatong, S., and Schmidhalter, U. 2011. High throughput phenotyping of canopy water mass and canopy temperature in well-watered and drought stressed tropical maize hybrids in the vegetative stage. European Journal of Agronomy 35: 22–32.

Wu, Q. S., and Xia, R. X. 2006. Arbuscular mycorrhizal fungi influence growth, osmotic adjustment and photosynthesis of citrus under well-watered and water stress conditions. Journal of Plant Physiology 163: 417-425.