



پژوهشگاه مرکبات و
میوه‌های نیمه گرمسیری



سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی
موسسه تحقیقات علوم باغبانی

نشریه فنی

سودمندی کاربرد میکوریزا تحت شرایط تنش‌های

محیطی در مرکبات



نگارندگان:

طاهره رئیسی و حسین طاهری

بسمه تعالی
سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی
موسسه تحقیقات علوم باغبانی
پژوهشکده مرکبات و میوه‌های نیمه گرمسیری

سودمندی کاربرد میکوریزا تحت شرایط تنش-های محیطی در مرکبات

نگارندگان:
طاهره رئیسی و حسین طاهری

۱۳۹۸



سودمندی کاربرد میکوریزا تحت شرایط تنش-های محیطی در مرکبات

نگارندگان: طاهره رئیسی و حسین طاهری

ویراستاران: سیروس آقاجانزاده، بیژن مرادی، مرتضی گل محمدی، هرمز عبادی

ناشر: موسسه تحقیقات علوم باغبانی، پژوهشکده مرکبات و میوه‌های نیمه گرمسیری

شمارگان: محدود

تاریخ انتشار: ۱۳۹۸

مسئولیت درستی مطالب با نگارنده /نگارندگان است.

این نشریه با شماره ۵۷۱۶۵ مورخ ۲۰-۱۲-۹۸ از مرکز فناوری اطلاعات و اطلاع رسانی کشاورزی به ثبت رسیده است.

نشانی: پژوهشکده مرکبات و میوه‌های نیمه گرمسیری.

تلفن: ۰۱۱۵۵۲۲۲۰۸۱ - دورنگار: ۰۱۱۵۵۲۲۳۲۸۲ - کد پستی: - صندوق پستی:

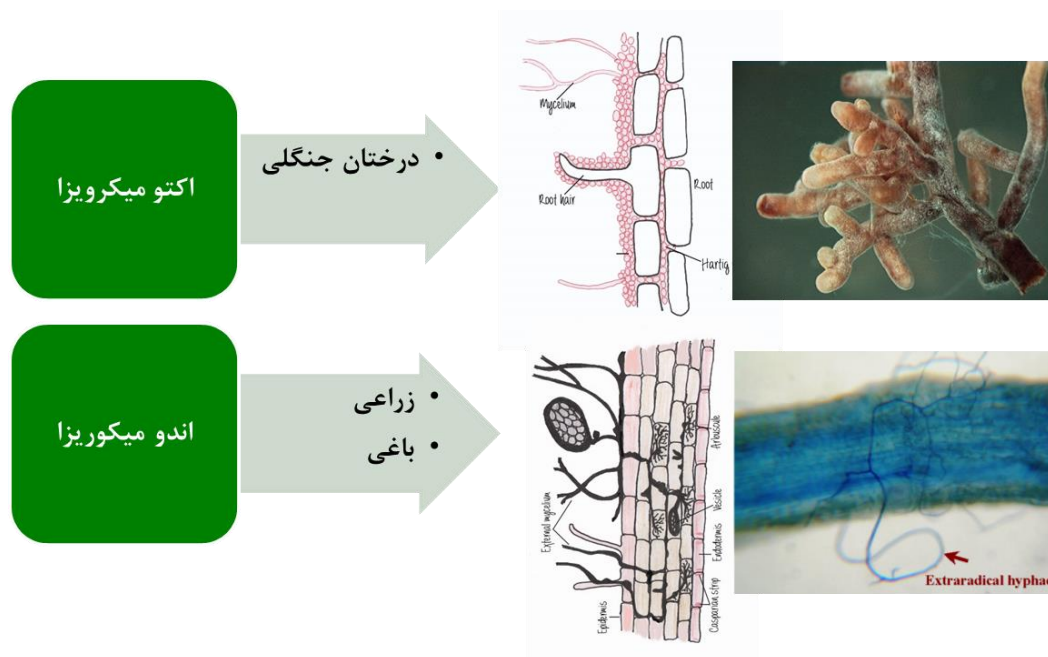
icri.areeo.ac.ir

فهرست

صفحه	عنوان
۲	۱- مقدمه
۴	۲- معرفی گونه‌های از قارچ آربسکولار میکوریزا از ریزوسفر مرکبات ایران
۵	۳- میکوریزا و تنش
۶	۳-۱- میکوریزا و تنش عناصر غذایی
۷	۳-۱-۱- فسفر
۸	۳-۱-۲- نیتروژن
۸	۳-۱-۳- روی
۹	۳-۱-۴- دیگر عناصر غذایی
۹	۳-۲- میکوریزا و تنش خشکی
۱۰	۳-۲-۱- رابطه بین تنش خشکی و گسترش میکوریزا در مرکبات
۱۲	۳-۲-۲- بهبود تحمل تنش خشکی با استفاده از میکوریز
۱۶	۳-۳- میکوریزا و تنش ماندابی
۱۷	۳-۳-۱- رابطه بین تنش مانداب و گسترش میکوریزا در مرکبات
۱۸	۳-۳-۲- بهبود تحمل تنش مانداب با استفاده از میکوریزا
۱۸	۳-۴- میکوریزا و تنش شوری
۲۰	۳-۴-۱- رابطه بین تنش شوری و گسترش میکوریزا در مرکبات
۲۱	۳-۴-۲- بهبود تحمل تنش شوری با استفاده از میکوریزا
۲۳	۳-۵- میکوریزا و تنش دمایی
۲۴	۳-۵-۱- رابطه بین تنش دمایی و گسترش میکوریزا در مرکبات
۲۴	۳-۵-۲- بهبود تحمل تنش دمایی با استفاده از میکوریز
۲۵	۳-۶- تنش‌های زیستی
۲۵	۳-۶-۱- بهبود مقاومت در برابر تنش‌های زیستی با استفاده از میکوریزا
۲۶	۳-۶-۲- مکانیزم کنترل بیماری‌ها توسط قارچ‌های میکوریز
۲۷	۴- معرفی گونه‌هایی از قارچ آربسکولار میکوریزا استفاده شده در پژوهش‌های مرتبط با مرکبات
۲۸	۵- نتیجه‌گیری
۳۱	۵- منابع

۱- مقدمه

فرا ریشه (ریزوسفر) مرکبات جایگاه بسیاری از ریزجانداران از قبیل باکتری‌ها، قارچ‌ها، نماتدها، پروتوزوآ، جلبک‌ها و غیره است که جمعیت آنها تحت تاثیر ترشحات ریشه، گونه گیاهی، مرحله رشد گیاه و خصوصیات خاک است (Wu et al., 2013). این ریزجانداران نه تنها عملکرد اکوسیستم را از طریق تجزیه و چرخش عناصر غذایی کنترل می‌کنند، هم‌چنین به عنوان شاخصی از سلامت اکوسیستم نیز در نظر گرفته می‌شوند (Balser et al., 2010). یک نوع از این ریزجانداران مفید خاک، قارچ‌های میکوریزا می‌باشند. همزیستی میکوریزایی به دنبال رابطه‌ی مسالمت‌آمیز ریشه‌ی گیاه با یک قارچ ایجاد می‌شود و اکثر گیاهان آوندی قادر به برقراری این همزیستی می‌باشند. کلمه میکوریزا از دو واژه میکو به معنی قارچ و ریزو به معنای ریشه گرفته شده است. این واژه اولین بار توسط فرانک (۱۸۸۵) برای توصیف اشتراک دو موجود مختلف (قارچ و گیاه) برای تشکیل یک ساختار واحد به منظور تغذیه‌ی گیاه توسط قارچ و تغذیه‌ی قارچ توسط گیاه ارائه شد. همزیستی میکوریزا، ارتباط بسیار معمولی بین ریشه گیاهان و ریزجانداران است. این ارتباط معمولاً به افزایش جذب آب و عناصر غذایی به ویژه فسفر، روی، مس، پتاسیم و گاهی آمونیوم توسط گیاه میزبان از خاک کمک کرده و از طرف دیگر قارچ‌های میکوریزا نیز نیاز کربنه خود را از تولیدات فتوسنتزی گیاه میزبان تامین می‌کنند (Parniske, 2008). این قارچ‌ها تقریباً در تمام خاک‌ها یافت می‌شوند و ۵ تا ۳۵ درصد زیست توده خاک و ۵ تا ۵۰ درصد زیست توده ریزجانداران خاک را در اراضی کشاورزی در بر می‌گیرند (Gosling et al., 2006). قارچ‌های میکوریزا عمدتاً به دو گروه اندو و اکتو میکوریزا تقسیم می‌شوند (شکل ۱). نوع اکتو اکثراً در درختان جنگلی و نوع اندو آنها عمدتاً در گیاهان زراعی و باغی تشکیل می‌شوند.



شکل ۱- انواع قارچ میکوریزا

یکی از مهمترین انواع اندومیکوریزاها، وزیکولار-آربسکولار میکوریزا است که از نظر کشاورزی اهمیت فوق‌العاده‌ای دارد زیرا اغلب گیاهان زراعی و باغی با این نوع میکوریزا رابطه همزیستی برقرار می‌کنند. قارچ-های آربسکولار میکوریزا بدون آسیب رساندن به سلول‌های زنده گیاهی در آنها نفوذ کرده و تشکیل آربسکول و وزیکول‌های در ریشه می‌دهند. قارچ‌های همزیست با ریشه مرکبات نیز عمدتاً از دسته آربسکولار میکوریزا (اندومیکوریزا) هستند (Gadkar et al. 2001). قارچ‌های اندومیکوریزا دامنه میزبانی وسیعی داشته و تقریباً بیش از ۱۵۰ گونه قارچ اندومیکوریزا قادر هستند با ریشه بیش از ۲۲۵۰۰۰ گونه گیاهی رابطه همزیستی برقرار کنند. مرکبات دارای تعداد محدودی ریشه موئین می‌باشند، بنابراین این گیاهان برای جذب کافی عناصر غذایی و آب وابسته به میکوریزاها می‌باشند. به عبارت دیگر، ریشه‌های ضخیم مرکبات تمایل زیادی برای برقراری رابطه با قارچ‌های آربسکولار میکوریزا دارند (Graham & Syvertsen, 1985). هم‌چنین، همزیستی میکوریزا منجر به بهبود کیفیت نهال و بهبود رشد آن پس از انتقال از گلخانه به شرایط مزرعه می‌گردد (شکل ۲). نهال‌های مایکوریزی سطح و حجم ریشه بیشتری در مقایسه با نهال‌های مایه‌زنی نشده با این قارچ دارند (Ortas, 2012).



سمت راست بدون میکوریزا؛ سمت چپ همراه میکوریزا



سمت راست همراه با میکوریزا؛ سمت چپ بدون میکوریزا

شکل ۲- اثر میکوریزا بر رشد ریشه (سمت راست) و شاخسار (سمت چپ) نهال‌های مرکبات (Ortas, 2012)

به‌طور کلی مهمترین اثرات برقراری همزیستی با میکوریزا برای گیاهان عبارتند از:

- ✚ افزایش جذب عناصر غذایی به‌ویژه فسفر، روی، مس و آمونیوم
- ✚ افزایش جذب آب
- ✚ تحریک رشد گیاه
- ✚ بهبود کیفیت میوه

افزایش تحمل نسبت به تنش‌های غیرزیستی

افزایش تحمل نسبت به بیماری‌های خاکزاد

تنش‌های غیرزیستی از قبیل خشکی، شوری، دمای بالا و آلاینده‌ها منجر به تخریب خاک می‌گردند و تهدیدی جدی برای تولیدات بخش کشاورزی می‌باشند زیرا آنها به عنوان عوامل اصلی کاهش تولید محصول در جهان شناخته شده‌اند. تعدادی ریزجاندار مفید، به‌ویژه قارچ‌ها و باکتری‌ها، قادرند بر اثرات مخرب ذکر شده فایده‌آمده و منجر به بهبود عملکرد گیاهان تحت شرایط تنش شوند (Levy et al., 1983). کارهای زیادی در دنیا در مورد همزیستی میکوریزا با گیاهان مختلف و نقش مهم این همزیستی در حفاظت گیاهان در برابر چندین تنش انجام شده است، اما متأسفانه اطلاعات کمی در مورد سازوکار افزایش تحمل اثرات مخرب تنش توسط گیاه میکوریزا وجود دارد. در نشریه حاضر سعی شده است ابتدا گونه‌های غالب قارچ میکوریزا در ریزوسفر مرکبات ایران معرفی شده و سپس در زمینه ساز و کارهای اعمال شده توسط قارچ میکوریزا برای زنده ماندن گیاه در شرایط نامناسب از قبیل تنش‌های تغذیه‌ای، آبی، شوری، دمائی و زیستی مطالبی ارائه گشته است.

۲- معرفی گونه‌های قارچ آربسکولار میکوریزا از ریزوسفر مرکبات ایران

علیرغم توزیع گسترده قارچ‌های آربسکولار میکوریزا در چندین اکوسیستم، کمتر از ۲۵۰ گونه تاکنون تشریح و شناسایی شده‌اند (Opik et al., 2013). تنوع و توزیع این قارچ متاثر از فاکتورهای مختلف شامل نوع خاک، گیاه میزبان، شرایط محیطی و عملیات کشاورزی است (Hayman, 1982). از زمان شناسایی قارچ‌های میکوریزایی و ارتباط همزیستی آنها با گیاهان، تاکنون بیش از ۲۰۰ گونه قارچ در دنیا و بیش از ۵۰ گونه قارچ در ایران همزیست با گیاهان مختلف از جمله مرکبات تشخیص داده شد (مقدم، ۱۳۹۱). تنوع قارچ آربسکولار میکوریزا در خاک‌های تحت کشت مرکبات در جدول ۱ آورده شده است. به نظر می‌رسد در شرایط تنش تنوع آنها کمتر باشد.

طبق گزارش زنگنه و همکاران (۱۳۸۴) در باغ‌های مرکبات ایران جمعیت‌های متنوعی از قارچ میکوریزا وجود دارند. به نظر می‌رسد که میکوریزای بومی هر باغ می‌تواند سهم بیشتری در رشد و جذب عناصر غذایی برای گیاه میزبان خود داشته باشند. جنس غالب میکوریزا در ریزوسفر درختان مرکبات در ایران جنس گلواموس است که بیش از ۵۲ درصد آن متعلق به گونه‌ی *G. aggregatum* است (جدول ۱).

جدول ۱- قارچ‌های آربسکولار میکوریزایی شناسایی شده از ریزوسفر مرکبات ایران (زنگنه و همکاران، ۱۳۸۴)

نام قارچ	میزبان	محل جمع‌آوری	درصد فراوانی
<i>Entrophospora infrequens</i>	لیموترش، نارنج، گریپ‌فروت	گیلان، مازندران، کرمان، فارس	۳/۱
<i>Gigaspora Albidaalbida</i>	پرتقال، نارنگی، گریپ‌فروت	سیستان و بلوچستان، کرمان	۱/۹
<i>gigantea G.igaspora</i>	لیموترش، پرتقال، گریپ‌فروت	فارس، کرمان، هرمزگان	۲/۵
<i>G.igaspora margarita</i>	پرتقال	هرمزگان	۰/۶
<i>Glomus aggregatume</i>	لیموترش، نارنج، ترنج، پرتقال، نارنگی، گریپ-فروت	گیلان، مازندران، کرمان، سیستان و بلوچستان، فارس، هرمزگان	۵۲
<i>G. albidum</i>	لیموترش، نارنج، پرتقال، نارنگی، گریپ‌فروت	گیلان، مازندران، کرمان، سیستان و بلوچستان، فارس، هرمزگان	۳۴
<i>G. clarum</i>	لیموترش، نارنج	فارس، گیلان	۲/۵
<i>G. constrictum</i>	لیموترش، نارنج، پرتقال، نارنگی، گریپ‌فروت	گیلان، مازندران، کرمان، سیستان و بلوچستان، فارس، هرمزگان	۲۳/۸
<i>G. coronatum</i>	پرتقال	فارس	۰/۶
<i>G. diaphanum</i>	لیموترش، نارنج، پرتقال، نارنگی، گریپ‌فروت	گیلان، کرمان، سیستان و بلوچستان، فارس، هرمزگان	۶/۳
<i>G. etunicatum</i>	لیموترش، نارنج، پرتقال، نارنگی، گریپ‌فروت	گیلان، مازندران، کرمان، سیستان و بلوچستان، فارس، هرمزگان	۲۶/۳
<i>G. geosporum</i>	لیموترش، نارنج، پرتقال، نارنگی، گریپ‌فروت	گیلان، مازندران، کرمان، سیستان و بلوچستان، فارس، هرمزگان	۲۵
<i>G. invermaium</i>	لیموترش، پرتقال	سیستان و بلوچستان، فارس	۱/۲
<i>G. macrocarpum</i>	لیموترش، پرتقال، گریپ‌فروت	کرمان و فارس	۱/۳
<i>G. microaggregatum</i>	لیموترش، نارنج، ترنج، پرتقال، نارنگی، گریپ-فروت	گیلان، مازندران، کرمان، سیستان و بلوچستان، فارس، هرمزگان	۳۶
<i>G. microcarpum</i>	لیموترش، نارنج	گیلان، مازندران، سیستان و بلوچستان، فارس	۳/۸
<i>G. mosseae</i>	لیموترش، نارنج، پرتقال، نارنگی، گریپ‌فروت	گیلان، مازندران، کرمان، سیستان و بلوچستان، فارس، هرمزگان	۲۲
<i>G. rubiforme</i>	لیموترش، نارنج، نارنگی	مازندران، فارس، هرمزگان	۳/۸
<i>G. sinuosum</i>	لیموترش، گریپ‌فروت	فارس، کرمان	۸/۸
<i>G. tortusum</i>	پرتقال	سیستان و بلوچستان	۱/۸
<i>Paraglomus occultum</i>	پرتقال	هرمزگان	۰/۶
<i>Scutellospora erythroa</i>	لیموترش	فارس	۰/۶
<i>Scutellospora fulgida</i>	پرتقال	سیستان و بلوچستان	۰/۶
<i>Scutellospora pellucida</i>	نارنج	مازندران	۰/۶

۳- میکوریزا و تنش

در طبیعت، گیاهان مکرراً در معرض شرایط نامساعد محیطی که اثرات منفی بر حیات و عملکرد گیاه خواهد داشت، قرار می‌گیرند. تنش‌های خشکی، شوری، گرما، سرما و تنش‌های زیستی از مهمترین فاکتورهای محدودکننده رشد گیاه و عملکرد در بسیاری از مناطق دنیا می‌باشند. در ادامه به بررسی اثر هر یک از تنش‌های ذکر شده بر درصد کلونیزاسیون ریشه گیاه توسط قارچ و اثر قارچ بر بهبود تحمل گیاهان در برابر تنش پرداخته خواهد شد.

۳-۱- میکوریزا و تنش عناصر غذایی

یکی از مهم‌ترین ویژگی درختان برای استفاده از منابع جدید و بهبود کارایی کسب عناصر غذایی ایجاد تغییرات در محیط فراریشه و برقراری همزیستی با قارچ‌های میکوریزا است. مایه‌زنی پایه‌های مرکبات با قارچ آربسکولار میکوریزا غالباً منجر به افزایش جذب عناصر غذایی توسط گیاه می‌گردد. قارچ‌های میکوریزا ممکن است بر قابلیت استفاده عناصر غذایی در خاک از طریق تاثیر گذاری بر ویژگی‌های فیزیکوشیمیایی خاک (Li & Christie, 2001)، چرخه عناصر غذایی (Jackson et al., 2008) و جمعیت ریزجانداران خاک (Cavagnaro et al., 2007) موثر باشد.

قدرت جذب عناصر غذایی و وابستگی به میکوریزا در پایه‌های مختلف مرکبات متفاوت است. چنانچه کارایی کسب عناصر غذایی توسط پایه مرکبات کم باشد و یا اگر به دلیل استفاده زیاد از قارچ‌کش‌ها و یا کاربرد مقادیر زیاد از کود فسفره، میکوریزا بومی خاک از بین رفته باشند، گیاهان علائم کمبود عناصر غذایی را نشان خواهند داد. از آنجا که سیستم ریشه پایه‌های مرکبات با یکدیگر کاملاً متفاوت است، تمایل پایه‌های مختلف برای برقراری رابطه با قارچ‌های میکوریزا متفاوت خواهد بود. جذب عناصر غذایی کاملاً به سطح ریشه وابسته است. بنابراین انتخاب پایه‌ی مناسب که بتواند در خاک مورد نظر سیستم ریشه مناسبی ایجاد نماید، حائز اهمیت است. لازم به ذکر است که معمولاً هر چه وزن ریشه پایه‌ی مرکبات بیشتر باشد، مقدار وابستگی این پایه به میکوریزا کمتر خواهد بود (Menge et al., 1978). به دلیل تفاوت‌های ذکر شده بین پایه‌های مختلف، بررسی امکان برقراری همزیستی گونه‌های مختلف قارچ مایکوریز با انواع پایه‌های مرکبات در خاک‌های مختلف لازم است. علاوه بر این، مقدار وابستگی پایه‌های مختلف مرکبات شامل رافلمون، نارنج، ماکروفیلا، ترویر سیترنج به قارچ میکوریزا *G. fasciculatus* حتی در شرایطی که سطح فسفر کاربردی ثابت نگه داشته شود، کاملاً به رژیم تغذیه‌ای مورد استفاده وابسته است و ترتیب وابستگی پایه‌های مختلف مرکبات به میکوریزا بسته به وضعیت کوددهی متفاوت است. در واقع حداکثر وابستگی پایه‌های مرکبات به میکوریزا معمولاً با حداقل کوددهی مشاهده می‌شود (Menge et al., 1978). Hall (1975) عنوان کرد که با افزودن کلسیم، نیتروژن و آهن می‌توان مقدار وابستگی به میکوریزا را تغییر داد. مازاد بر این مقدار روی نیز می‌تواند بر مقدار وابستگی میکوریزایی گیاه تاثیر گذار باشد (Mcilveen & Cole, 1974).

رشد محدود مرکبات یا کمبود عناصر غذایی می تواند به دلیل قابلیت استفاده پایین این عناصر در خاک و نیز ناشی از عدم توانایی کافی ریشه درختان برای جذب عناصر غذایی از خاک باشد. درختان مرکبات قادرند در خاک ها با شرایط متنوعی شامل خاک های آهکی، خاک های با قابلیت استفاده فسفر، پتاسیم، روی، آهن و منگنز پایین و خاک های شور رشد کنند. تحت چنین شرایطی، تغذیه مرکبات یکی از مهم ترین مسائلی است که باید باغدار به آن توجه کند.

بررسی وضعیت عناصر غذایی در درختان قبل از مدیریت کوددهی لازم است. در اغلب موارد، باغدار مقادیر زیادی کود را استفاده می کند و این امر منجر به بوجود آمدن عدم تعادل در عناصر غذایی می گردد. علاوه براین، کاربرد مقادیر زیاد کود گسترش مایکوریزا را کاهش می دهد (Ortas, 2012).

۳-۱-۱ فسفر

فسفر بعد از نیتروژن مهمترین عنصر غذایی مورد نیاز گیاه است. اگرچه میزان فسفر مورد نیاز گیاه در مقایسه با سایر عناصر اصلی پرمصرف کم است، با این حال این عنصر به دلیل نقش ساختاری آن جزء عناصر پرنیاز گیاه محسوب می شود (سالاردینی، ۱۳۸۲). سالانه کودهای شیمیایی برای تامین نیاز درختان به فسفر در باغ ها توسط کشاورزان استفاده می گردند. منابع سنگ فسفات در جهان محدود و غیرقابل تجدید می باشند. ذخایر سنگ فسفات، اغلب معادن فسفات، قریب به ۱۰۰ سال آینده تخلیه خواهند شد. از سوی دیگر تجمع بیش از حد فسفر منجر به کاهش عملکرد ناشی از نسبت بالای فسفر به روی و یا فسفر به آهن گشته و مخاطرات زیست محیطی نیز به همراه خواهد داشت. لذا برای حفظ تولید و حفاظت محیط زیست، باید از روش هایی استفاده کرد که با طبیعت سازگارتر بوده و تعادل زیست بومی خاک و محیط را حفظ نمایند. یکی از این روش ها استفاده از کودهای زیستی است. استفاده از مایکوریزا و دیگر ریزجانداران حل کننده فسفات در کشاورزی پایدار مهم می باشند. طبق منابع موجود با کاربرد مایکوریزی می توان مقدار توصیه کود فسفر را به ۲۰ درصد کاهش داد (Jakobsen, ۱۹۹۵).

ریشه درختان مرکبات به طور طبیعی دارای میکوریزا می باشند (Nemec et al., 1981). به طور معمول تاثیر مثبت قارچ های میکوریزا بر رشد مرکبات را می توان ناشی از بهبود جذب فسفر با برقراری این همزیستی دانست (Graham et al., 1987). اثرات مثبت کلونیزاسیون ریشه پایه مرکبات با قارچ میکوریزا بر جذب فسفر در تحقیقات بسیاری گزارش شده است (Javaid, ۲۰۰۹). سازوکارهایی دخیل در افزایش جذب فسفر توسط ریشه های مایکوریزی شامل افزایش سطح تماس ریشه با خاک، جذب فسفر از مخازن غیرقابل دسترس توسط گیاه، جذب فسفر از مخازن آلی می باشند.

به طور کلی مکانیسم جذب فسفر توسط نهال های میکوریزا از طریق افزایش حجم خاک قابل دسترس توسط ریشه های قارچ است. در بین عناصر غذایی بیشترین نقش میکوریزا در جذب فسفر است. هنگامی که فسفر خاک در سطح پایینی باشد سیستم میکوریزا جذب فسفر و در نتیجه رشد گیاه را به نحو چشمگیری افزایش

می‌دهد. فسفات در خاک غیر متحرک می‌باشد و تنها در فاصله کمی از ریشه به سمت ریشه حرکت می‌کند و منجر به ایجاد منطقه تخلیه پیرامون ریشه می‌گردد و در نتیجه تامین فسفر برای گیاه را محدود می‌سازد. بنابراین گیاهان سازوکارهایی از قبیل تشکیل همزیستی با قارچ‌های میکوریز برای تسهیل جذب فسفر به کار می‌گیرند. هیف‌های قارچ قادر هستند که فسفات را از فاصله ۱۵ سانتی‌متری سطح ریشه تا چند متری عمق خاک زیر ریشه دریافت کنند. همچنین هیف‌ها در منافذی از خاک نفوذ می‌کنند که امکان نفوذ تارهای کشنده ریشه وجود ندارد. قطر تارهای کشنده حداقل ۲۰ میکرومتر است در حالی که قطر هیف‌ها حداکثر ۱-۲ میکرومتر می‌باشند. هیف‌ها از طریق افزایش سطح تماس یا از راه افزایش طول موثر ریشه جذب عناصر غذایی را به شدت افزایش می‌دهند. طبق گزارش (Allen et al., 1998) هر یک سانتی‌متر مکعب خاک دارای ۲ الی ۴ سانتی‌متر ریشه، ۱ تا ۲ متر تار کشنده و بیش از ۵۰ متر هیف است.

از سوی دیگر، کاربرد مقادیر زیاد کود فسفر از منبع فسفات محلول به همراه میکوریز *G. etunicatum* می‌تواند منجر به کاهش رشد رانگپورلایم حتی در غیاب دیگر فاکتورهای محدودکننده رشد گردد. به طوری که میکوریز فقط در سطوح کاربرد صفر و ۵۰ میلی‌گرم بر کیلوگرم خاک منجر به افزایش ماده خشک و مقدار فسفر و پتاسیم در رانگپورلایم شد. با کاربرد ۱۰۰ میلی‌گرم فسفر بر کیلوگرم خاک مقدار رشد رانگپورلایم مشابه گیاهان غیرمیکوریزا بود و در ۲۰۰ میلی‌گرم فسفر بر کیلوگرم خاک رشد به‌طور معنی‌داری کمتر از گیاهان غیرمیکوریزا بود (Antunes & Cardoso, 1991).

۳-۱-۲ نیتروژن

اهمیت همزیستی میکوریزایی در بهبود تغذیه نیتروژن به طور کامل درک نشده است. دلیل آن می‌تواند مربوط به این فرضیه باشد که قارچ‌های میکوریز توانایی کمی برای افزایش جذب عناصر متحرک از جمله نیترات در خاک دارند (Tinker & Nye, 2000). به طور کلی نیتروژن در دو شکل نیترات و آمونیوم توسط ریشه گیاهان جذب می‌شود. نیترات در خاک کاملاً متحرک می‌باشد اما آمونیوم در خاک تقریباً غیرمتحرک است. عموماً اثر همزیستی میکوریز بر جذب نیتروژن در سیستم کشت‌هایی که منبع کود نیتروژنه آنها آمونیوم باشد بیشتر از کشت‌هایی است که منبع کود نیتروژنه آنها نیترات است. از آنجا که یون نیترات شکل غالب نیتروژن در اغلب خاک‌های کشاورزی است، به نظر می‌رسد در این خاک‌ها میکوریز نقش چندانی در بهبود تغذیه نیتروژن نخواهد داشت. در شرایط خشکی تحرک نیترات در خاک به شدت کاهش می‌یابد. بنابراین تحت چنین شرایطی نقش میکوریز در انتقال نیترات به سطح ریشه گیاه ممکن است پررنگ‌تر گردد (Javaid, 2009). بنابراین، قارچ‌های میکوریز ممکن است در اقلیم‌های نیمه‌خشک و نیز اقلیم‌های با توزیع زمانی غیریکنواخت بارندگی نقش مهمی در جذب نیترات داشته باشند.

عنصر روی برای رشد گیاهان ضروری است. تقریباً ۳۰ درصد خاک‌های دنیا کمبود این عنصر را دارند. بنابراین کمبود روی در زمین‌های کشاورزی مشکل گسترده‌ای است که بر عملکرد، سطح هورمون‌ها، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و فعالیت‌های متابولیکی دیگر تاثیرگذار است (Chen et al., 2014). از سوی دیگر، یک سوم مردم جهان از کمبود روی و آهن در زنجیره غذایی رنج می‌برند (Xiao et al., 2010). در اغلب موارد قابلیت استفاده پایین فسفر، روی و آهن در خاک‌های زیر کشت مرکبات عامل محدود کننده رشد کافی این درختان است. بنابراین، استفاده از کودهای شیمیایی در این باغ‌ها یک عملیات معمول است. مواد گیاهی نقش مهمی در زنجیره غذایی بشر دارند. مرکبات به عنوان میوه به طور گسترده در جوامع بشری مصرف می‌شوند. بنابراین از این منظر نیز می‌توان برای بهبود وضعیت تغذیه‌ای مرکبات با هدف افزایش ورود عناصر به زنجیره غذایی بشر که نقش مهمی در سلامت جامعه انسانی دارد، اهمیت زیادی قائل شد.

طبق مطالعات انجام شده از میان گونه‌های مختلف قارچ میکوریزا، گونه *G. intraradices* در شرایط کمبود روی برای بهبود رشد پونسیروس مفیدتر است (Chen et al., 2017). علاوه بر این، قارچ میکوریزا (*G. intraradices*) می‌تواند منجر به بهبود رشد، فتوسنتز و غلظت روی در قسمت‌های مختلف دو رقم نیوهای و پونکن (هر دو روی پایه پونسیروس) به ویژه نیوهای تحت شرایط کمبود روی گردد. بنابراین قارچ *G. intraradices* پتانسیل لازم برای بهبود رشد و توزیع عنصر روی در نهال نیوهای رشد یافته در خاک با کمبود روی را دارد (Chen et al., 2014).

۳-۱-۴ دیگر عناصر غذایی

میکوریزا (*G. versiforme*) می‌تواند منجر به بهبود رشد، فتوسنتز و غلظت منیزیم در قسمت‌های مختلف دو رقم نیوهای و پونکن روی پونسیروس به ویژه نیوهای تحت شرایط کمبود منیزیم گردد. بنابراین قارچ *G. versiforme* پتانسیل لازم برای بهبود رشد و توزیع منیزیم در نهال نیوهای رشد یافته در خاک با کمبود منیزیم را دارد (Xiao et al., 2016).

شهسوار و همکاران (۱۳۹۶) به بررسی اثر قارچ میکوریزا در سه سطح (شاهد، *Rhizophagus irregularis* و *G. versiforme*) و نوع منبع آهن (کلات آهن و سولفات آهن) بر صفات رشدی و غلظت عناصر غذایی در گیاه مکزیکن لایم پرداختند. نتایج این محققین نشان داد که با کاربرد میکوریزا غلظت عناصر غذایی شامل نیتروژن، فسفر، پتاسیم، روی، مس، آهن و منگنز در گیاه مکزیکن لایم افزایش یافت. مایه‌زنی ریشه پایه‌های نارنج و بکرانی با قارچ میکوریزی (*G. intraradices*) منجر به افزایش جذب عناصر غذایی مانند فسفر، آهن، روی، مس و منگنز توسط این پایه‌های شد (کرمی و همکاران، ۱۳۹۶). در مطالعه‌ای دیگر مشاهده شد که با مایه‌زنی ریشه نارنج و رافلمون با قارچ میکوریزا (*G. mosseae*)، جذب عناصر غذایی و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان بهبود یافت (Zarei et al., 2016).

۲-۳- میکوریزا و تنش خشکی

تنش خشکی یکی از مهمترین فاکتورهای غیرزیستی محدودکننده تولید محصولات باغی در جهان است و ابعاد جدیت این مشکل در بسیاری از مناطق جهان در حال گسترش است (Shukla et al., 2012). علائم تنش خشکی شامل پژمردگی گیاه، کاهش سرعت فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای، کارایی مصرف آب، محتوای نسبی آب و تقلیل مقدار کلروفیل کل می‌باشند. در اثر تنش خشکی سیستم انتقال الکترون آسیب دیده و این امر منجر به تشکیل اکسیژن‌های فعال می‌گردد. رادیکال‌های آزاد اکسیژن طی دوره‌های تنش خشکی در گیاه تجمع یافته و به سیستم فتوسنتز آسیب می‌رسانند. تنش خشکی فاکتور محدودکننده رشد رویشی و عملکرد مرکبات است، علاوه بر این بر کیفیت میوه تاثیرگذار است و باعث کاهش بازده اقتصادی کشت مرکبات می‌شود (Rodriguez-Gamiret al., 2010). مکانیسم‌های انتقال عناصر غذایی در خاک شامل پخشیدگی و جریان توده‌ای تابعی از مقدار رطوبت و غلظت عناصر غذایی در خاک است. کاهش رطوبت خاک، شدت و مقدار غلظت عناصر غذایی را تغییر داده و منجر به کاهش انتقال عناصر غذایی به سمت ریشه گیاه می‌گردد.

گیاهان در پاسخ به تنش خشکی تغییراتی در سطح سلولی، ریخت‌شناسی و مورفولوژی ایجاد می‌نمایند. این تغییرات به گیاه اجازه می‌دهد که از شرایط تنش اجتناب کند و یا تحمل خود را نسبت به این شرایط افزایش دهد. سازگاری آناتومی و مورفولوژیکی برای برخی گیاهان نقش حیاتی دارد، اما این نوع تغییرات پاسخ عمومی همه گونه‌های گیاهی نسبت به شرایط تنش نیست. برعکس، به نظر می‌رسد همه گیاهان در پاسخ به تنش خشکی یکسری تغییرات در مقیاس سلولی دارند (Abbaspour et al., 2012).

۱-۲-۳ رابطه بین تنش خشکی و گسترش میکوریزا در مرکبات

در جدول ۲ اثر تنش خشکی بر کلونیزاسیون ریشه‌ی گونه‌های مختلف مرکبات توسط گونه‌های مختلف از قارچ میکوریزا آورده شده است. به طور کلی، اسپوره‌های قارچ‌های میکوریزا در پاسخ به شرایط خاکی و غیرخاکی در خاک جوانه زده و رشد می‌کنند. میزان رطوبت خاک بر جوانه‌زنی اسپورها تاثیرگذار است. به نظر می‌رسد سیکل‌های مرطوب و خشک شدن خاک جز فاکتورهای اصلی موثر بر بقا و جوانه‌زنی اسپوره‌های قارچ و به دنبال آن کارایی کلونیزاسیون مایکوریزایی می‌باشند (Wu et al., 2013). به نقل از Wu et al. (۲۰۱۳) تنش خشکی، صرف‌نظر از میزان رطوبت خاک، به شدت گسترش میکوریزا در مرکبات را محدود می‌سازد. با این حال تعدادی از گونه‌های قارچ میکوریز می‌تواند سریعاً خود را به شرایط تنش خشکی سازگار کرده و اثرات سودمندی برای گیاه میزبان در شرایط تنش خشکی داشته باشند. به طور مشخص کمبود آب خاک با کاهش قابلیت دسترسی فسفر در خاک همراه است که به نظر می‌رسد این امر اثرات مستقیم بیشتری بر کلونیزاسیون ریشه داشته باشد. هرچند رطوبت پائین خاک اثر منفی بر مقدار هیف‌های قابل استخراج قارچ میکوریز دارد، اما هنوز قارچ‌های میکوریز تحت چنین شرایطی منجر به افزایش جذب فسفر توسط گیاه میزبان می‌گردند (Neumann et al., 2009). در یک آزمایش با ذخیره اسپورهایی از گونه‌های مختلف قارچ میکوریز در خاک‌های با پتاسیل آب مختلف مشخص شد که بیشترین تلقیح برای گونه‌های *G. mosseae* و *G.*

deserticola بعد از ذخیره آنها در پتاسیل ۴۰- کیلوپاسکال و در مورد گونه *G. fasciculatum* با ذخیره در پتاسیل ۸۰۰- کیلوپاسکال اتفاق می افتد. امر فوق نشان می دهد که ویژگی های ژنتیکی و سازگاری های اکولوژیکی گونه های مختلف قارچ میکوریز در مقدار تحمل آنها نسبت به شرایط تنش خشکی اثر گذار است (Ruiz-Lozano & Azcón, 1996).

مقدار کلونیزاسیون ریشه توسط قارچ میکوریز در شرایط تنش خشکی به شدت و تناوب این تنش بستگی دارد. در یک آزمایش گلدانی مشاهده شد که کاهش کلونیزاسیون ریشه پرتقال پیوند شده بر پونسیروس وقتی این گیاه در معرض دوره های کوتاه مدت تنش خشکی (حداکثر تا ۶ روز) قرار گرفت، معنی دار نبود (Wu & Zou, 2009a). اما زمانی که مدت تنش خشکی به ۱۲ روز افزایش یافت مقدار کلونیزاسیون ریشه از ۴۰/۷ به ۸/۳ درصد کاهش یافت. این مطالعات بیان می کنند که کمبود رطوبت خاک در بازه های زمانی نسبتاً کوتاه مدت اثری بر مقدار کلونیزاسیون ریشه نخواهد داشت، این درحالی است که دوره های طولانی تنش خشکی کلونیزاسیون ریشه توسط قارچ میکوریز را کاهش خواهد داد. بنابراین به نظر می رسد مقدار بهینه رطوبت خاک برای رشد گیاه ممکن است برای گسترش میکوریزا نیز مناسب باشد. کاهش ذکر شده در کلونیزاسیون ریشه توسط قارچ میکوریز به دنبال تنش خشکی عمدتاً ناشی از کاهش قابلیت استفاده کربن در گیاه میزبان و کاهش جوانه زنی اسپورها در شرایط تنش خشکی است. طبق مطالعه ای دیگر، کلونیزاسیون ریشه تانجرین (*Citrus tangerine*) در شرایط تامین کافی آب (۷۵ درصد ظرفیت نگهداشت رطوبت در خاک) ۳۴ درصد بیشتر از شرایط تنش خشکی (۵۵ درصد ظرفیت نگهداشت رطوبت در خاک) بود (Wu & Xia, 2006a).

جدول ۲- اثر تنش خشکی بر کلونیزاسیون ریشه های گونه های مختلف مرکبات توسط قارچ میکوریزا

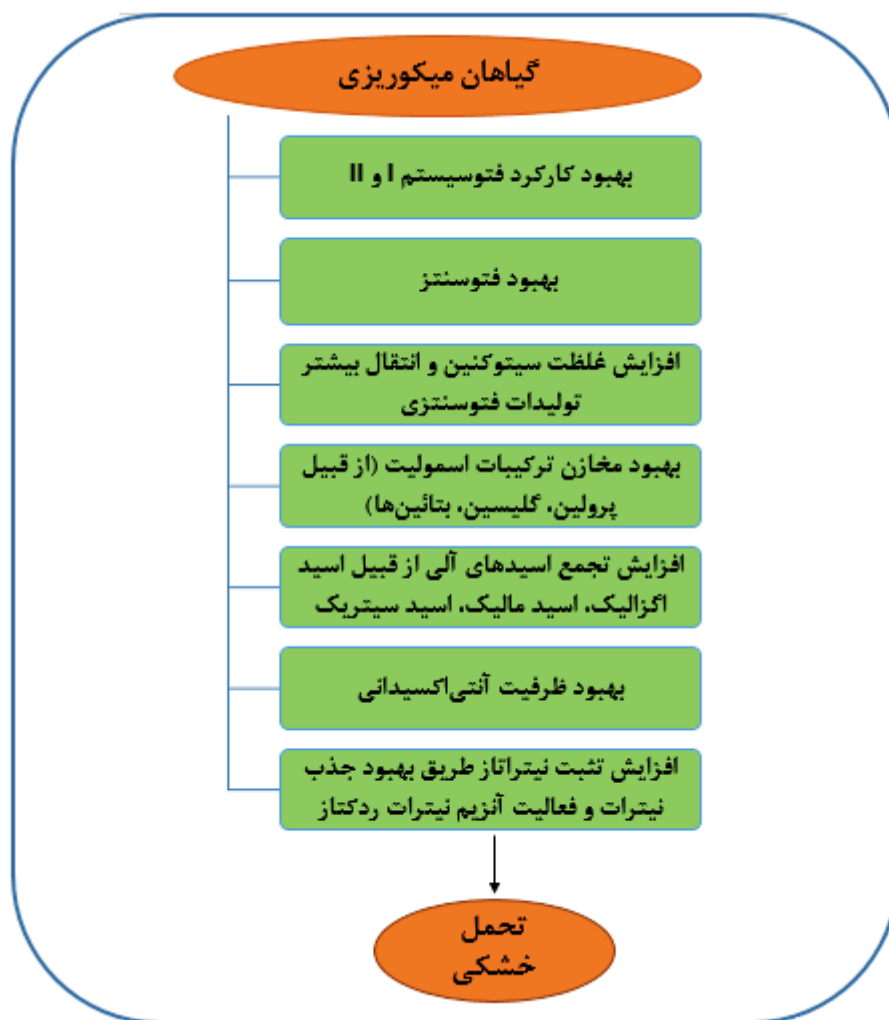
منبع	مدت تنش خشکی (روز)	تغییر	گونه قارچ	گیاه میزبان
کلونیزاسیون				
Eissenstat et al. (۱۹۹۹)	۴۲	-	<i>G. sp. FL904</i>	نارنج
Levy et al. (1983)	۴۰ <	↓	<i>G. mosseae</i>	
Wu & Zou (2009a)	۰-۱۲	↓	<i>G. versiforme</i>	تامسون/پونسیروس
Wu et al. (2007b)	۸۰	↓	<i>G. diaphanum</i>	تانجرین (تاناکا)
Wu et al. (2007b)	۸۰		<i>G. etunicatum</i>	
Wu et al. (2007b)	۸۰		<i>G. geosporum</i>	
Wu et al. (2008), Wu & Xia (۲۰۰۶)	۸۰، ۱۱۳، ۱۲۰		<i>G. mosseae</i>	
Wu et al. (2007b)	۸۰	↓	<i>G. versiforme</i>	پونسیروس Poncirus trifoliata L. Raf.
Wu & Xia (2006b)	۹۷	↓		
Wu et al. (2006b)	۸۰	↓	<i>G. diaphanum</i>	
Wu et al. (2008)	۸۰	↓		
Wu et al. (2006a)	۸۰	↓	<i>G. etunicatum</i>	
Wu et al. (2006a)	۸۰	↓	<i>G. geosporum</i>	
Wu et al. (2007b)	۸۰	↓	<i>G. mosseae</i>	

	۸۰			
Wu et al. (2006a)	۸۰	↓	<i>G. versiforme</i>	
Wu et al. (2007a)	۹۷	↓		
		↑		
Johnson & Hummel (1985)	۱۳۰~		<i>G. intraradices</i>	Poncirus trifoliata L. Raf. × Citrus sinensis

–، ↓، ↑ به ترتیب نشان دهنده عدم تغییر، کاهش و افزایش درصد کلونی‌زاسیون ریشه توسط قارچ میکوریزا به دنبال تنش خشکی

۳-۲-۲ بهبود تحمل تنش خشکی با استفاده از میکوریزا

کاربرد قارچ میکوریزا باعث بهبود درجه تحمل تنش خشکی در گیاهان مختلف از جمله مرکبات می‌گردد (Allen, 2011). بهبود تحمل خشکی در گیاه میزبان توسط قارچ میکوریزا فرایند بیولوژیکی پیچیده‌ای است که شامل چندین فرایند فیزیولوژیکی و ملکولی است. سازوکار اصلی دخیل در چنین افزایش تحملی هنوز به طور کامل شناخته نشده است. به هر حال، برخی مسیرهای محتمل در شکل ۳ نشان داده شده و در ادامه در مورد برخی از این سازوکارها که در مرکبات حائز اهمیت‌اند توضیحاتی آورده شده است.



شکل ۳- مهمترین سازوکارهای القا شده توسط قارچ میکوریزا برای افزایش تحمل گیاهان در شرایط تنش خشکی (Abdel Latef et al., 2016)

🌱 بهبود جذب آب از طریق هیف‌های بیرونی

هیف‌های بیرونی در خاک گسترش یافته و باعث اتصال گیاهان به یکدیگر از طریق شبکه‌ای تحت عنوان شبکه میکوریزایی می‌گردد (Simard et al., 2012). هیف‌های بیرونی چندین وظیفه بر عهده دارند که مهمترین آنها جذب و انتقال عناصر غذایی و آب از خاک به درون ریشه گیاه است (Wu et al., 2013). انتقال آب از طریق هیف‌ها ممکن است تحت شرایط خشکی از اهمیت بیشتری نسبت به شرایط اشباع خاک برخوردار باشد.

🌱 بهبود جذب عناصر غذایی

برقراری ارتباط میکوریزا اثر مهمی بر جذب عناصر معدنی به ویژه عناصر با تحرک کم از قبیل فسفر، روی و مس توسط گیاه میزبان دارد (Abbaspour et al., 2012). گسترش هیف‌های قارچ باعث افزایش سطح منطقه تخلیه عناصر غذایی در اطراف ریشه گیاه میزبان شده و کارایی جذب عناصر غذایی را افزایش می‌دهد و این امر موجب می‌شود که بعد از تامین آب، گیاهان میکوریزایی سریعتر ریکاوری شوند (Neumann & George, 2009). به نظر می‌رسد که بهبود جذب عناصر غذایی به ویژه فسفر تحت شرایط تنش در گیاه میزبان میکوریزا می‌تواند عامل مهمی در تحمل‌پذیری بیشتر شرایط تنش توسط گیاه میزبان باشد (Henderson & Davies, 1990).

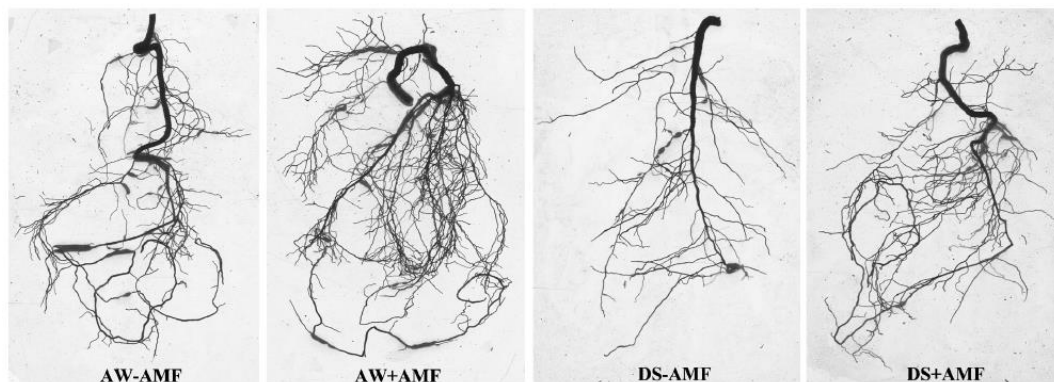
کلونیزاسیون ریشه پونسیروس با *G. versiforme* منجر به افزایش غلظت فسفر، پتاسیم و کلسیم در برگ و تجمع فسفر، کلسیم و آهن در ریشه این گیاه در شرایط تامین آب کافی و نیز در شرایط تنش خشکی گردید (Wu & Zou, 2009b). علاوه بر این، غلظت آهن و روی در برگ و غلظت پتاسیم و منیزیم در ریشه نهال‌های میکوریزایی این گیاه تحت شرایط تنش خشکی بیشتر از نهال‌های غیرمیکوریزایی بود. نقش میکوریزا در جذب عناصر غذایی (نیتروژن، فسفر، پتاسیم، آهن، منگنز و روی) در شرایط تنش خشکی نسبت به شرایط تامین آب کافی پررنگ‌تر بود (Wu & Zou, 2009b).

غلظت بالاتر عناصر غذایی به ویژه فسفر عمدتاً به دلیل هیف‌های بیرونی و افزایش فعالیت فسفاتاز اسیدی به دنبال برقراری ارتباط ریشه گیاه با میکوریزا است (Wu et al., 2011). با اضافه کردن کود فسفر به گیاهان غیرمیکوریزا می‌توان تفاوت ناشی از جذب فسفر بین گیاهان میکوریزا و غیرمیکوریزا در مورد انتقال آب را حذف نمود. بهبود وضعیت فسفر مرکبات به دنبال برقراری همزیستی میکوریزا منجر به بهبود رشد گیاه شده و بنابراین روابط آبی مرکبات را تحت‌تاثیر قرار می‌دهد (Wu et al., 2011). در این زمینه، رابطه مستقیم بین مقدار فسفر در برگ با وزن خشک ریشه و طول ریشه نهال ولکامریانا میکوریزا مشاهده شد (Fidelibus et al., 2001). در حالی که در مطالعه دیگر اختلافی بین غلظت فسفر در برگ نهال‌های *C. jambhiri* میکوریزایی و غیرمیکوریزایی مشاهده نگردید (Dixon et al., 1988). به عبارت دیگر، نتایج Graham et al (1987) حاکی از عدم تفاوت معنی‌دار روابط آبی دو پایه مرکبات (سیترنج و نارنج) میکوریزا و غیر میکوریزا (فسفر از منابع محلول تامین شده بود) تحت دو دوره خشکی کوتاه‌مدت بود. در واقع با حذف اثر تغذیه‌ای فسفر، به نظر می‌-

رسد میکوریزا اثر چندانی بر جذب آب توسط مرکبات در شرایط تنش خشکی نخواهد داشت (Graham & Syvertsen, 1987). بنابراین این مطالعات پیشنهاد می‌کنند که بهبود تغذیه فسفره گیاه به علت همزیستی میکوریزا، پیش‌نیازی برای بهبود جذب آب است.

بهبود معماری سیستم ریشه

معماری سیستم ریشه در واقع ساختار فضایی سیستم ریشه در خاک است که نقش تعیین‌کننده در مقدار تحمل گیاه نسبت به شرایط نامناسب خاکی دارد. کلونیزاسیون ریشه با قارچ میکوریزا اغلب تغییراتی در ساختار فضایی ریشه گیاه میزبان ایجاد کرده که این تغییرات تابعی از گونه قارچ، گیاه و نیز قابلیت دسترسی به آب و عناصر غذایی است (شکل ۴). همان‌طور که در شکل ۴ ملاحظه می‌شود هم در شرایط تنش خشکی و هم در شرایط تامین رطوبت مود نیاز نهال پونسیروس، کاربرد مایکوریزا باعث افزایش حجم ریشه شده است. تغییر معماری ریشه توسط قارچ میکوریزا عمدتاً شامل طول ریشه، تعداد ریشه‌های جانبی، قطر ریشه، تراکم انشعابات ریشه و مرگ و میر ریشه است (Wu et al., 2013). تنش خشکی عمدتاً مرگ و میر ریشه را افزایش داده و سرعت تنفس ریشه‌های موئین نهال یک‌ساله ولکامریانا و ریشه‌های جانبی چوبی گریپ‌فروت شش‌ساله پیوند شده بر ولکامریانا را کاهش می‌دهد (Espeleta & Eissenstat, 1998). اگر چه تنش خشکی اثر منفی بر معماری ساختار ریشه دارد، اما مایه‌زنی با میکوریزا اثر منفی تنش خشکی بر ساختار ریشه را کاهش داده است (Wu & Xia, 2006a). هم‌چنین، تیمارهای مایکوریزا باعث افزایش طول ریشه نهال ولکامریانا در مقایسه با نهال غیرمیکوریزایی می‌گردد (Fidelibus et al., 2001). تنش آبی به مدت ۸۰ روز اثرات منفی بر ساختار فضایی ریشه نهال سه‌برگچه‌ای یک‌ساله داشته، درحالی که ریشه نهال کلونیزه شده توسط *G.moosseae* ساختار فضایی بهتر و تعداد ریشه جانبی بیشتری صرف‌نظر از تیمار آبی داشته است (شکل ۴). بهبود ساختار فضایی ریشه به دنبال کلونیزاسیون آن با میکوریزا باعث می‌شود حجم بیشتری از خاک توسط ریشه اشغال شده و تحمل گیاه در مواجهه با تنش خشکی افزایش یابد. تغییر معماری ساختار ریشه پس از مایه‌زنی با میکوریزا می‌تواند ناشی از اصلاح نسبت سیتوکنین به جبرلین، وضعیت تغذیه‌ای بهتر گیاهان میکوریزایی و سوخت و ساز پلی‌آمین‌ها به‌ویژه ساخت پوترسین در ریشه از طریق فعال‌سازی آنزیم دکربوکسیلاز آرژنین و دکربوکسیلاز اورنتین باشد (Wu et al., 2013).



شکل ۴- معماری ساختار ریشه نهال پونسیروس میکوریزایی و غیرمیکوریزایی تحت شرایط تامین آب کافی و خشکی (Wu et al., 2013)

تنظیم پلی آمین ها

پلی آمین ها عمدتاً شامل پوترسین دی آمین، اسپریمیدین تری آمین و اسپریمین تترا آمین، پلی کاتیون های با وزن ملکولی پایین می باشند که در همه جانداران از باکتری گرفته تا گیاه و حیوانات یافت می شوند. در گیاهان این پلی آمین ها نقش مهمی در تنظیم رشد گیاه داشته و به عنوان پیامبر ثانویه عمل می کنند. علاوه بر این، پلی آمین ها نقش مهمی در حفاظت گیاهان در برابر تنش های غیرزیستی شامل کمبود عناصر غذایی، خشکی، شوری و تنش سرما دارند (Wu et al., 2013).

به نقل از Wu et al., (2013) پوترسین در مرکبات قادر است توسعه و گسترش میکوریزا را از طریق تغییر توزیع کربوهیدرات در گیاه تحت تاثیر قرار دهد. کاربرد پوترسین همزیستی میکوریزا با ریشه نهال های نارنگی و پونسیروس را بهبود بخشید. اما اثر پلی آمین بر ایجاد همزیستی میکوریزا به نوع پلی آمین وابسته است. نتایج مطالعه نشان می دهد که اثر پوترسین بر توسعه میکوریزا در ریشه مرکبات بیشتر از اثرات اسپریمیدین و اسپریمین است، دلیل امر فوق می تواند به فراوانی بیشتر پوترسین در اسپور قارچ های میکوریزا ربط داده شده است (Wu et al., 2013). به هر حال، هنوز اطلاعات جامعی در مورد نحوه انتقال پوترسین از قارچ به گیاه میزبان وجود ندارد.

به نقل از Wu et al., (2013) در یک مطالعه گلدانی، نهال های پونسیروس مایه زنی شده با *G. mosseae* در ۷۵-۸۰ درصد ظرفیت زراعی و در ۴۵-۵۰ درصد ظرفیت زراعی آبیاری شدند. نتایج این مطالعه نشان داد که غلظت پوترسین و اسپریمیدین در نهال های میکوریزایی در مقایسه با نهال های غیرمیکوریزایی کمتر و مقدار اسپریمین در گیاهان میکوریزایی بیشتر از گیاهان غیرمیکوریزایی بود. نتایج تحقیق فوق حاکی از نقش مهم اسپریمین در مواجهه با تنش خشکی در گیاهان مرکبات است.

تنظیم اسمزی

تنظیم اسمزی مکانیسم موثری در افزایش تحمل خشکی در گیاهان است. تنظیم اسمزی از طریق کاهش پتاسیل اسمزی از طریق تجمع ترکیبات با وزن ملکولی پائین اتفاق می افتد (Martinez et al., 2004). این ترکیبات به دو گروه شامل نمک های معدنی (پتاسیم، کلسیم و منیزیم) و نمک های آلی (پرولین، پروتئین و قندها) تقسیم می گردند. ترکیبات آلی و معدنی به عنوان ترکیبات اسمزی عمل کرده و باعث جذب آب و پایداری ساختار سلول ها تحت شرایط تنش می گردند (Gomes et al., 2010).

در برخی تحقیقات از نقش تنظیم اسمزی به عنوان سازوکار استفاده شده توسط مرکبات جهت تحمل شرایط تنش خشکی گزارش شده است (Wu & Xia, 2006a). به عنوان مثال Wu et al., (2007) گزارش

کردند که همزیستی میکوریزا در نهال‌های پونسیروس بر توزیع کربن به سمت ریشه تاثیرگذار بوده و باعث افزایش تجمع ترکیبات اسمزی در پاسخ به تنش خشکی می‌گردد. همچنین، نتایج این مطالعه نشان داد که تنظیم اسمزی در نهال‌های میکوریزا با مقدار پرولین همبستگی نداشته اما با تجمع پتاسیم، کلسیم، منیزیم، گلوکز، فروکتوز و ساکاروز همبستگی داشت. در مطالعه‌ای دیگر مقادیر تجمع‌های خالص از کربوهیدرات‌های غیرساختاری در برگ، از پتاسیم در برگ، از کلسیم در برگ و ریشه و از منیزیم در برگ و ریشه نهال‌های نارنگی میکوریزایی به ترتیب ۱۱/۰٪، ۹/۴٪، ۳۷/۸٪، ۲۳/۴٪، ۶/۶٪ و ۲/۶٪ بود، درحالی‌که مقدار تجمع‌های خالص ترکیبات ذکر شده در نهال‌های نارنگی غیرمیکوریزایی به ترتیب ۹/۱٪، ۷/۸٪، ۱۳/۲٪، ۶/۱٪، ۶/۴٪ و ۱/۸٪ بود. بنابراین در مطالعه ذکر شده در بالا، سازوکار تنظیم اسمزی و تجمع بیشتر کربوهیدرات‌ها در نهال‌های میکوریزا تحت تنش خشکی باعث افزایش زیست‌توده گیاهان میکوریزا در مقایسه با گیاهان غیرمیکوریزا شده است (Wu & Xia, 2006a).

➡ بهبود ساختمان خاک

قارچ‌های میکوریزا می‌توانند رشد گیاه تحت شرایط تنش خشکی را به‌طور غیرمستقیم از طریق تاثیر بر ظرفیت نگهداشت آب در خاک از طریق ترشح گلومالین که بر پایداری خاکدانه‌های خاک تاثیرگذار است، تحت تاثیر قرار دهند. گلومالین، ترکیب گلیکوپروتئینی است که از اسپورها و دیواره هیف‌های قارچ میکوریزا ترشح می‌شود. ساختار ترکیبی گلومالین شامل ۳-۵ درصد نیتروژن، ۳۶-۵۹ درصد کربن، ۴-۶ درصد هیدروژن، ۳۳-۴۹ درصد اکسیژن، ۰/۳-۰/۱ درصد فسفر و ۰/۸-۸/۸ درصد آهن است. گلومالین ترکیبی پایدار و نامحلول در آب و مقاوم به تخریب گرمایی است (Wu et al., 2013). مشاهده رابطه مثبت بین غلظت پروتئین خاک، تراکم طول هیف‌ها و پایداری خاکدانه‌ها (< 2 میلی‌متر؛ ۲-۱ میلی‌متر و < 0.25 میلی‌متر) نشان‌دهنده اثرات مثبت برقراری همزیستی ریشه مرکبات با میکوریزا بر ساختمان خاک است (Wu et al., 2008). هرچند اثرات مستقیم مربوط به بهبود تغذیه عناصر معدنی تحت شرایط تنش با کاربرد میکوریزا را نمی‌توان نادیده گرفت.

به‌طور کلی، آربسکولار میکوریزا می‌تواند مقاومت گیاه میزبان نسبت به شرایط تنش خشکی را افزایش دهد، اما این می‌تواند پاسخ ثانویه به بهبود وضعیت تغذیه‌ای میزبان به ویژه فسفر باشد. علاوه بر این میکوریزا می‌تواند هدایت هیدرولیکی ریشه گیاه میزبان را افزایش دهد. هیف‌های خارجی میکوریزا می‌تواند ساختار ریزوسفر را تحت تاثیر قرار داده و روابط آبی گیاه میزبان را بهبود ببخشند. برای حذف اثرات تغذیه‌ای بر روابط آبی در مطالعات میکوریزایی، باید بافت گیاهان غیرمیکوریزایی غلظت مشابهی از فسفر و سایر عناصر غذایی دیگر را داشته باشند و تیمارهای میکوریزایی و غیرمیکوریزایی باید شامل گیاهان با اندازه مشابه باشند (Henderson & Davies, 1990).

۳-۳- میکوریزا و تنش ماندابی

شرایط فیزیکی و شیمیایی خاک (Ponnamperuma, 1972) و نیز قابلیت استفاده عناصر غذایی در شرایط مانداب تغییر می‌کند (Steffens et al., 2005). در شرایط مانداب ممکن است فسفر قابل استفاده و کربن قابل استفاده در خاک افزایش یابد (García et al. 2008) و ممکن است در این شرایط مقاومت خاک در مقابل نفوذ ریشه کاهش یابد (Rubio et al., 1997)، که دو فرایند فوق منجر به تسهیل دسترسی به فسفر خاک می‌گردد. به هر حال مهم‌ترین اثر ماندابی شدن خاک کاهش اکسیژن خاک است که منجر به کاهش جذب عناصر غذایی و کاهش سرعت رشد گیاه به ویژه سرعت رشد ریشه (García et al. 2008) می‌گردد.

ریشه‌های مرکبات به کمبود اکسیژن بسیار حساس هستند. مکان‌های بدون زهکشی، مناسب برای کشت مرکبات نمی‌باشند. درختان روی همه پایه‌ها در نهایت در شرایط مانداب آسیب می‌بینند. بنابراین اگر قرار است مرکبات در مکان‌های با زهکشی ضعیف احداث گردند، آماده‌سازی صحیح زمین شامل احداث زهکش مناسب پیش از عملیات کاشت ضروری است. اثرات تهویه ضعیف سریعاً در سطح ریشه مرکبات قابل مشاهده است. این مشکل به ویژه در مناطق دشت جلگه‌ای میانه و شرق مازندران (آمل، بابل، قائم‌شهر، بهنمیر، جویبار، کیاکلا، ساری و نکا) جدی است و سطح آب در برخی از ماه‌های سال در این مناطق نوسان شدید دارد و ممکن است در برخی موارد تا عمق ۲۰ تا ۵۰ سانتی‌متری سطح خاک نیز برسد. در فصل‌های بارانی، سطح آب معمولاً بالا می‌آید و برای مدتی، حالت غرقاب یا مانداب در خاک ایجاد می‌شود. بنابراین، زهکشی سطحی و عمقی خاک، قبل از کاشت مرکبات در این مناطق ضروری است. عملکرد پائین، خشکیدگی سرشاخه‌ها و زوال بیشتر باغ‌های مرکبات در مناطق ذکر شده را می‌توان ناشی از امر فوق دانست (اسدی کنگرشاهی و اخلاقی امیری، ۱۳۹۴).

تأثیر سطح آب زیرزمینی بر عمق و تراکم ریشه‌های تغذیه‌کننده:

۱- تهدید اصلی برای سلامت باغ‌های مرکبات، نوسان سطح آب زیرزمینی و مانداب سطحی است که در بیشتر مناطق شرق مازندران وجود دارد.

۲- نوسان آب زیرزمینی، خسارت شوری را در مناطق ساحلی با آب آبیاری شور مانند مناطق کیاکلا، بهنمیر، جنوب سارس و زاغمرز تشدید می‌کند.

۳- عمق توسعه ریشه درختان وابسته به سطح آب زیرزمینی است.

۴- کاهش سطح آب زیرزمینی از ۷۵ به ۱۷۵ سانتی‌متری، تعداد ریشه‌های تغذیه‌کننده را دو برابر می‌کند در نتیجه اندازه درختان به طور معنی‌داری افزایش می‌یابد.

نکته: از نظر باغداری آنچه بیشتر از عمق سطح ایستابی از سطح زمین اهمیت دارد کنترل سطح آب و توقف نوسان آن در منطقه ریشه است. در این شرایط درختان مرکبات، سیستم ریشه‌شان را در منطقه بالای سطح ایستابی توسعه می‌دهند.

۳-۳-۱ رابطه بین تنش مانداب و گسترش میکوریزا در مرکبات

قارچ‌های اکتومیکوریزا هوازی می‌باشند (Harley & Smith, 1983) و کلونیزاسیون ریشه گیاه توسط میکوریزا و نیز فرایند جذب فسفر نیازمند مقادیر کافی از اکسیژن (تهویه مناسب) است. در شرایط مانداب، جوانه‌زنی اسپور و نیز رشد هیف‌های قارچ با محدودیت اکسیژن روبرو می‌شود و به شدت کاهش می‌یابد. شرایط مانداب ممکن است کلونیزاسیون ریشه توسط قارچ میکوریزا را کاهش دهد (Muthukumar et al. ۱۹۹۷) و یا حتی ممکن است از این کلونیزاسیون ممانعت کند (Miller & Bever 1999). وقوع دو رخداد فوق به مقدار ارتباط برقرار شده بین ریشه گیاه و قارچ در هنگام وقوع شرایط مانداب بستگی دارد (Miller & Sharitz 2000; Neto et al. 2006). علاوه بر این، تحمل گونه‌های مختلف میکوریزا نسبت به رژیم‌های رطوبتی خاک مانند گیاهان متفاوت است (Worley & Hacskeylo, 1959). در تحقیقی که بر مقدار تغییر کلونیزاسیون ریشه پرتقال، نارنج و کاریزو سیترنج توسط قارچ پس از اعمال یک دوره ۲۱ روزه تنش ماندابی انجام شده، مشاهده شد که تنش مانداب فقط منجر به کاهش معنی‌دار کلونیزاسیون ریشه پرتقال شده است (مقدار کلونیزاسیون ریشه پرتقال از ۴۴/۴ درصد در شروع آزمایش به ۲۶/۸ درصد پس از ۲۱ روز اعمال تنش غرقابی کاهش یافته بود) و تاثیر معنی‌داری بر مقدار کلونیزاسیون ریشه نارنج و کاریزو سیترنج نداشته بود (Hartmond et al. 1978).

۳-۳-۲ بهبود تحمل تنش ماندابی با استفاده از میکوریزا

اطلاعات کمی در زمینه‌ی توانایی مایکوریزا در افزایش تحمل گیاهان نسبت به شرایط تنش مانداب وجود دارد. در گیاهان دیگر مشاهده می‌شود که برقراری همزیستی با میکوریزا می‌تواند اثرات مفیدی بر رشد گیاه در شرایط مانداب داشته باشد. این اثرات مثبت به بهبود جذب عناصر غذایی مانند نیتروژن (Neto et al. 2006) و فسفر (Fougnyes et al., 2007) توسط گیاهان میکوریزا در شرایط مانداب در مقایسه با گیاهان غیرمیکوریزایی در شرایط ذکر شده ربط داده می‌شود.

بررسی نتایج تحقیق Hartmond et al. (1978) نشان داد در شرایط اعمال یک دوره ۲۱ روزه تنش غرقابی، نهال‌های پرتقال، نارنج و کاریزو سیترنج میکوریزایی در مقایسه با گیاهان غیرمیکوریزا مقدار وزن خشک ریشه بیشتر و وزن بخش هوایی کمتری دارند. به عبارت دیگر برقراری ارتباط با میکوریز منجر به افزایش نسبت ریشه به بخش هوایی نهال‌های پرتقال، نارنج و کاریزو سیترنج در مقایسه با نهال‌های غیرمیکوریزا در شرایط مانداب شد، هرچند این افزایش فقط در مورد نهال‌های پرتقال معنی‌دار بود.

۳-۴ میکوریزا و تنش شوری

نمک‌ها، که از طریق برقراری پیوند بین کاتیون‌هایی از قبیل سدیم، پتاسیم، کلسیم، منیزیم با کلر و دیگر آنیون‌ها تشکیل می‌شوند، ترکیباتی معمول در خاک می‌باشند که طی فرایند هوادیدگی کانی‌های خاک آزاد می‌گردند. علاوه بر این، نمک‌ها از طریق نشست گرد و غبار در خاک، بارندگی، آب آبیاری، آب دریا و برخی

کودها در خاک رسوب می‌یابند (Gehring, 2017). نمک‌ها می‌توانند طی بارندگی از خاک شسته شوند، اما آب‌شویی نمک‌ها ممکن است در مناطق خشک و نیمه‌خشک محدود باشد و نمک‌ها در خاک تجمع یابند. مقدار و نوع نمک‌ها در انواع مختلف خاک‌ها متفاوت می‌باشد. چنانچه یون‌هایی مانند کلسیم و یا منیزیم عامل شوری باشند، این یون‌ها باعث بهبود تشکیل خاکدانه و ساختمان خاک می‌گردند. به هر حال در مناطقی که عامل شوری سدیم می‌باشد، این یون منجر به پراکنده شدن خاک و تخریب ساختمان خاک می‌گردد و سرعت نفوذ آب در خاک و هدایت هیدرولیکی خاک را کاهش داده و منجر به ایجاد سله در خاک می‌گردد (Miller & Donahue, 1995).

شوری خاک یکی از مهمترین تنش‌های غیرزیستی کاهش‌دهنده رشد گیاهان و تولیدات کشاورزی در جهان است. مرکبات گیاهان حساس به شوری هستند و بسیاری از ارقام مرکبات کشت شده در مناطق جنوبی کشور با این مخاطره روبرو هستند. به هر حال، این موضوع در بخش زیادی از استان‌های شمالی مرکبات‌خیز به دلیل مقدار بارندگی زیاد و به دنبال آن شستشوی نمک تجمع یافته در خاک به خارج از محدوده رشد ریشه مشکل‌ساز نمی‌باشد. مسئله شوری در استان‌های شمالی ناشی از نمک کلرید سدیم و دیگر نمک‌ها عمدتاً ناشی از آب استفاده شده برای آبیاری در مناطق ساحلی می‌باشد. به طور کلی شوری خاک یک مشکل عمده برای کشت مرکبات در مناطقی مانند بخش‌های زیادی از اراضی بهنمیر، کیاکلا، بابلسر، جویبار، شمال ساری و زاغمرز در استان مازندران می‌باشد که از آب‌های شور به عنوان منبع آبیاری مرکبات استفاده می‌کنند (اسدی کنگرگاهی و اخلاقی امیری، ۱۳۹۳).

طبق گزارش فائو در سال ۲۰۱۵، سطح کل خاک‌های شور و سدیمی در جهان به ترتیب ۳۹۷ میلیون و ۴۳۴ میلیون هکتار بوده است (FAO, 2015). هم‌چنین، طبق گزارش این سازمان بیش از ۵۰ درصد زمین‌های استفاده شده برای کشاورزی آبی متأثر از نمک بوده‌اند و از سال ۲۰۰۱ تا سال ۲۰۱۵، حدود ۱۲ میلیون هکتار از زمین‌های آبی قابلیت تولید کشاورزی خود را از دست داده‌اند. پیش‌بینی می‌شود تا حدود ۴۰ سال آینده بیش از ۵۰ درصد زمین‌های قابل زرع به علت شوری قابلیت تولید خود را ازدست خواهند داد (Porcel et al., 2012). بررسی منابع نشان می‌دهد مساحت زمین‌های شور در بسیاری از مناطق دنیا به ویژه مناطق خشک و نیمه‌خشک روبه افزایش است.

وجود نمک اثرات منفی بر مورفولوژی و فیزیولوژی گیاه داشته و از این طریق منجر به کاهش رشد گیاه می‌شود. تحت شرایط شوری جذب سدیم و کلر افزایش یافته و اثرات منفی بر رشد گیاه دارد. اثرات منفی جذب زیاد سدیم و کلر بر رشد گیاه می‌تواند ناشی از ۱- کاهش جذب عناصر غذایی ضروری از قبیل پتاسیم توسط گیاه؛ ۲- کاهش کارایی استفاده از آب؛ ۳- اثرات منفی سدیم و کلر بر ویژگی‌های مورفولوژیکی گیاه از قبیل اندازه سیستم ریشه، ۴- اثرات منفی سدیم و کلر بر ویژگی‌های فیزیولوژیکی گیاه از قبیل فعالیت آنزیم‌ها، عملکرد غشا سلولی و تولید هورمون‌های گیاهی و ۵- افزایش تنش اکسیداتیو از طریق غلظت زیاد سدیم و

کلر در بافت گیاه باشد (Miransari, 2017). گیاهان سازوکارهای مختلفی جهت کاهش تنش شوری به کار می‌گیرند. مهمترین این سازوکارها شامل تنظیم پتانسیل اسمزی از طریق تولید ترکیبات آلی و معدنی در بافت گیاه، تراوش سدیم از برگ گیاه و افزایش غلظت سدیم و کلر در سلول‌های گیاه می‌باشند.

۱-۴-۳- رابطه بین تنش شوری و گسترش میکوریزا در مرکبات

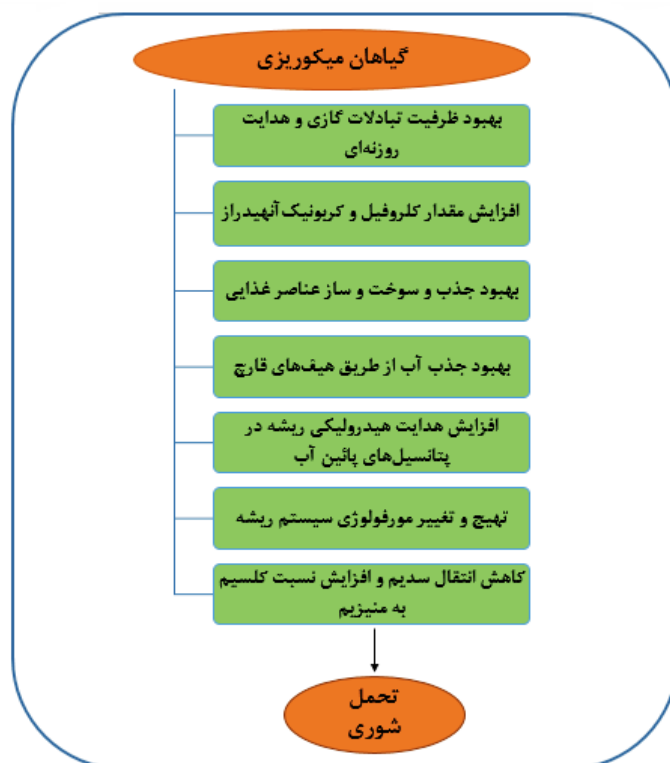
برخی گونه‌های آربسکولار میکوریزا به‌طور طبیعی در محیط‌های شور وجود دارند (Juniper & Abbott, 2006). گزارشات ضد و نقیضی در زمینه‌ی تاثیر شوری بر مقدار کلونیزاسیون ریشه مرکبات توسط قارچ میکوریزا وجود دارد. برای مثال نتایج برخی مطالعات حاکی از کاهش کلونیزاسیون ریشه برخی گونه‌های مرکبات با افزایش سطح شوری (Zarei & Paymaneh, 2014) و یا عدم تاثیر شوری بر مقدار کلونیزاسیون ریشه برخی گونه‌های مرکبات توسط قارچ میکوریزا می‌باشد (Hartmond et al. 1978). دلیل این تفاوت‌ها می‌تواند تا حدودی ناشی از تفاوت بین گونه‌های قارچ استفاده شده در مطالعات مختلف و نیز سازگاری متفاوت این قارچ‌ها نسبت به شرایط نامناسب محیطی از جمله شوری باشد. حضور نمک زیاد در محلول خاک می‌تواند رشد یک ریزجاندان را از طریق سمیت یون ویژه یا تنش اسمزی محدود سازد. اهمیت نسبی این دو فاکتور بسته به گونه ریزجاندان و غلظت یون و مقدار تحمل ریزجاندان نسبت به اثرات یون ویژه و تنش اسمزی، متفاوت خواهد بود (Sterne et al. 1976; Brownell & Schneider 1985). علاوه براین، این احتمال نیز وجود دارد که وجود تنش در برخی مراحل زندگی یک ریزجاندان در مقایسه با سایر مراحل محدود کننده‌تر باشد (Juniper & Abbott, 2006).

در مطالعه‌ای مشاهده شد با اعمال شوری مقدار کلونیزاسیون ریشه نارنج توسط قارچ *Funneliformis mosseae* از ۵۴/۴ در شرایط غیرشور به ۲۹/۳ درصد در شرایط شوری کاهش یافت و مقدار کلونیزاسیون ریشه ولکامریانا توسط قارچ *Funneliformis mosseae* تحت شرایط آزمایشی ذکر شده از ۶۵/۸ به ۲۸/۳ درصد کاهش یافت (Khalil et al., 2011). نتایج تحقیقی دیگر نشان داد با افزایش شوری از ۲ به ۸ دسی‌زیمنس بر متر درصد کلونیزاسیون ریشه نهال رافلمون توسط قارچ *G. intraradices* از ۷۲/۳ به ۳۲/۳ درصد و توسط قارچ *G. etunicatum* از ۶۵ به ۳۱/۱ درصد کاهش یافت. نتایج این مطالعه نشان داد که در تمام سطوح شوری اعمال شده (۲، ۴، ۶ و ۸) درصد کلونیزاسیون ریشه رافلمون توسط قارچ *G. intraradices* بیشتر از *G. etunicatum* بود. نتیجه فوق نشان می‌دهد که قارچ *G. intraradices* احتمالاً توانایی بیشتری برای افزایش تحمل نهال رافلمون نسبت به شرایط شوری دارد (Zarei & Paymaneh, 2014). هر چند نتایج برخی تحقیقات دیگر نشان می‌دهد که درصد کلونیزاسیون بالاتر ریشه، لزوماً ارتباط مستقیمی با بهبود رشد گیاه ندارد (Smith et al. 2004). در مطالعه‌ای دیگر مشاهده شد که با کاربرد ۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم به همراه محلول غذایی درصد کلونیزاسیون ریشه پایه ماکروفیل توسط ترکیبی از قارچ‌های *Rhizophagus irregularis* و *F. mosseae* از ۸۸/۹ به ۶۷/۶ درصد و کلونیزاسیون ریشه کلئوپاترامانداین توسط قارچ‌های ذکر شده از

۶۸/۶ به ۵۴/۶ درصد کاهش یافت، هرچند این کاهش فقط در مورد پایه ماکروفیلای معنی‌دار بود (Navarro et al., 2014). در این مطالعه علیرغم درصد کلونیزاسیون بیشتر ریشه ماکروفیلای در مقایسه با کلثوپاترا در شرایط تنش شوری، اما نقش همزیستی مایکوریزا در بهبود رشد کلثوپاترا نسبت به ماکروفیلای در شرایط تنش شوری بیشتر بود. دلیل امر فوق را می‌توان ناشی از تحمل متفاوت این دو پایه نسبت به تنش شوری مربوط دانست. در تحقیقی دیگر که بر مقدار تغییر کلونیزاسیون ریشه پرتقال، نارنج و کاریزو سیترنج توسط قارچ پس از اعمال یک دوره ۲۴ روزه تنش شوری انجام گردیده، مشاهده شد که تنش شوری تاثیر معنی‌داری بر مقدار کلونیزاسیون ریشه هیچ یک از سه پایه مورد بررسی نداشته است (Hartmond et al. 1978).

۲-۴-۳- بهبود تحمل تنش شوری با استفاده از میکوریزا

علیرغم این موضوع که شوری تاثیری منفی بر درصد کلونیزاسیون ریشه‌ی مرکبات توسط میکوریزا در اکثر موارد دارد، با این وجود حضور قارچ میکوریزا می‌تواند تحمل مرکبات را نسبت به تنش شوری افزایش دهد. اثرات مثبت همزیستی میکوریزا بر تحمل گیاه نسبت به شرایط شور می‌تواند ناشی از بهبود وضعیت تغذیه‌ای گیاه میزبان، افزایش نسبت پتاسیم به سدیم در بافت گیاه میزبان و بهبود تنظیم اسمزی از طریق تجمع ترکیبات محلول باشد. هم‌چنین حضور میکوریزا می‌تواند منجر به بهبود فتوسنتز و کارایی مصرف آب گیاه در شرایط تنش شوری گردد. هم‌چنین، گیاهان میکوریزا فعالیت آنتی‌اکسیدانی بالاتری در مواجهه با شرایط تنش شوری دارند (Porcel et al., 2012). در شکل ۵ مهمترین سازوکارهای القا شده توسط قارچ میکوریزا برای افزایش تحمل گیاهان در شرایط شور آورده شده است. سپس، در ادامه به برخی سازوکارهای اصلی و تاثیرگذار بر افزایش تحمل درختان مرکبات میکوریزا نسبت به تنش شوری اشاره می‌گردد.



شکل ۵- مهمترین سازوکارهای القا شده توسط قارچ میکوریزا برای افزایش تحمل گیاهان در شرایط شور (Abdel Latef et al., 2016)

افزایش جذب عناصر غذایی

در برخی پژوهش‌ها عنوان شده است که افزایش مقاومت به شوری در همزیستی میکوریزی ناشی از بهبود رشد گیاه به دنبال افزایش جذب عناصر مورد نیاز گیاه است (Navarro et al., 2014; Khalili et al., 2011). این افزایش جذب عناصر معدنی در گیاهان میکوریزی به علت افزایش جذب و انتقال آنها توسط هیف‌های میکوریز است، البته در برخی گزارشات مشاهده شده این افزایش در جذب عناصر فقط در سطوح شوری کم و متوسط امکان پذیر است و در سطوح شوری زیاد، تفاوتی از نظر جذب عناصر بین گیاهان میکوریز و غیر میکوریز وجود ندارد، چون در سطوح شوری بالا میزان همزیستی ریشه با قارچ میکوریز کاهش یافته و میزان جذب عناصر نیز کاهش می‌یابد.

در مطالعه‌ای در شیراز مشاهده شد که در سطوح شوری ۲ تا ۸ دسی‌زیمنس بر متر وزن بخش هوایی راف-لمون و مقدار جذب پتاسیم و پرولین در نهال‌های راف‌لمون مایه‌زنی شده با قارچ بیشتر از نهال‌های مایه‌زنی نشده بود (Zarei & Paymaneh, 2014). تنش شوری مقدار جذب پتاسیم و نسبت پتاسیم به سدیم را در گیاه کاهش می‌دهد. وجود مقادیر زیادی از سدیم در محیط و جذب زیاد سدیم اثرات آنتاگونیسمی بر جذب پتاسیم توسط گیاه دارد. به عبارت دیگر، جذب سدیم با جذب دیگر یون‌ها به ویژه پتاسیم رقابت دارد (Murkut et al., 2005). در شرایط تنش شوری جذب پتاسیم توسط نهال راف‌لمون میکوریزایی و غیرمایکوریزایی کاهش یافت. به هر حال، تحت شرایط تنش شوری مقدار جذب پتاسیم و نسبت پتاسیم به سدیم در نهال‌های میکوریزا بیشتر از نهال‌های غیرمیکوریزا بود. همچنین مقدار جذب عناصر غذایی شامل فسفر، روی، مس و منگنز در بخش هوایی نهال راف‌لمون میکوریزای بیشتر از نهال غیرمیکوریزا بود. بنابراین یکی دیگر از دلایل احتمالی بهبود تحمل نهال میکوریزا نسبت به تنش شوری در مقایسه با نهال غیرمیکوریزا می‌تواند به دلیل وضعیت تغذیه‌ای بهتر نهال میکوریزا باشد. برای مثال پایه کلثوپاتراماندرا این مایه‌زنی شده با ترکیبی از دو گونه قارچ نسبت به پایه ماکروفیلا مایه‌زنی شده با ترکیب ذکر شده نسبت به تنش شوری برتری داشت. در این مطالعه توجه پاسخ متفاوت دو پایه کلثوپاتراماندرا و ماکروفیلا نسبت به تنش شوری صرفاً بر اساس اثر میکوریزا بر جذب یون‌های کلر و سدیم توسط این دو پایه امکان‌پذیر نبود. پژوهشگران این تحقیق تحمل بیشتر پایه کلثوپاتراماندرا در مقایسه با ماکروفیلا نسبت به تنش شوری را به وضعیت تغذیه‌ای بهتر این پایه و اثرات بهبود دهنده بیشتر کاربرد میکوریزا در پایه کلثوپاترا در جذب عناصر فسفر، پتاسیم، آهن و مس مرتبط دانستند (Navarro et al., 2014).

تعدیل و تنظیم اسمزی

یکی از مهم‌ترین پیامدهای تنش شوری، خروج آب درون‌سلولی می‌باشد. تعدیل اسمزی گیاهان را قادر می‌سازد با حفظ پتانسیل اسمزی تنش شوری را تحمل کنند. گیاه از طریق انباشتگی یون‌های آلی یا مواد

محلول در سیتوپلاسم فشار اسمزی را افزایش می‌دهد. مواد محلولی که در تنظیم اسمزی نقش دارند شامل یون‌های غیرآلی مانند پتاسیم، کلسیم یا ترکیبات غیر باردار آلی مثل پرولین و یا کربوهیدرات‌ها می‌باشند (Lauchli & Grattan, 2014). قارچ‌های میکوریز سرعت فتوسنتز را به دلیل نیاز به کربوهیدرات تحریک می‌کنند، این نیاز باعث تجمع قندها در ریشه می‌شود که در نهایت باعث افزایش مقاومت به تنش شوری می‌گردد. یکی از شاخص‌های مقاومت به شوری اندازه‌گیری میزان پرولین می‌باشد. پرولین نقش مهمی در بافر کردن پتاسیل احیا درون سلولی در شرایط تنش دارد و نیز در خنثی‌سازی رادیکال‌های آزاد ناشی از تنش شوری در گیاه نقش مهمی ایفا می‌کند (Porcel et al., 2012). گزارشات نشان داده که در تنش شوری میزان پرولین در نهال رافلمون میکوریز و بدون میکوریز افزایش پیدا می‌کند ولی این افزایش در گیاهان میکوریز بیشتر است و بنابراین تجمع پرولین یکی از سازوکارهای گیاهان میکوریزا در تحمل شرایط شور می‌باشد (Zarei & Paymaneh, 2014).

✚ حفاظت در برابر خسارت اکسیداسیون حاصل از تنش شوری

وجود غلظت زیاد کلرید سدیم در خاک و یا آب موجب بروز تغییرات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی بسیاری در گیاهان می‌شود. یکی از عوامل مهم در تعیین مقاومت به کلرید سدیم، کارایی غشاهای سلولی در شرایط تنش کلرید سدیم می‌باشد. چربی‌ها یکی از مهمترین ترکیبات تشکیل دهنده غشاهای سلولی هستند. در غشاهایی با ثبات بیشتر، نشت یونی کمتری صورت گرفته و مقاومت به کلرید سدیم بیشتری وجود دارد. یکی از سازوکارهای القا شده توسط قارچ‌های میکوریزا، افزایش توانایی گیاه میزبان در مواجهه با رادیکال‌های آزاد ایجاد شده به دنبال تنش شوری می‌باشد.

۳-۵- تنش دمایی

دامنه بهینه‌ی میانگین سالیانه دما برای رشد مرکبات در مناطق گرمسیری از ۲۶ تا ۳۳ و در مناطق نیمه-گرمسیری از ۱۹ تا ۲۶ درجه سلسیوس متغیر می‌باشد (Sys, 1991). علاوه بر این طبق منابع موجود در مناطقی که تعداد ماه‌ها با میانگین دمای سالیانه بیشتر از ۳۸ و یا کمتر از ۱۳ درجه سلسیوس بیشتر از دو ماه باشد، اثرات منفی بر عملکرد مرکبات خواهد داشت. به هر حال، مناطق جنوبی ایران اغلب دارای تابستان‌های گرم و مناطق شمالی دارای زمستان‌های سرد می‌باشند. علاوه بر این، طبق منابع موجود طی صد سال گذشته دمای هوا حدود ۰/۵ درجه سلسیوس افزایش یافته است و انتظار می‌رود که دمای هوا طی دو دهه‌ی بعدی ۰/۲ درجه سلسیوس به ازای هر دهه افزایش یابد و دمای هوا ۱ تا ۳/۴ درجه سلسیوس به ازای هر دهه در سال ۲۱۰۰ گرم‌تر گردد (IPCC 2007; Wahid et al. 2012). تولید محصولات کشاورزی شدیداً متأثر از افزایش دما و به‌ویژه اثرات این افزایش بر تشدید تنش شوری، خشکی و سمیت عناصر می‌باشد (Wahid et al., 2012). عموماً در کنار تنش گرما، احتمال بروز تنش خشکی نیز وجود دارد (Zandalinas et al., 2016).

به نقل از تاجور (۱۳۹۵) در گیاهان تنش گرمایی (حتی در شرایط آبیاری مطلوب) منجر به واکنش‌های فیزیولوژیک همچون بسته شدن روزنه و نقصان در عملکرد فتوسنتز می‌گردد. علاوه بر بسته شدن روزنه، کاهش واکنش کربوکسیلاسیون به دلیل نقصان فعالیت آنزیم روبیسکو، تخریب کلروفیل و اختلالات در سیستم فتوسنتز شرایط تنش گرمایی نیز می‌توانند بر تقلیل فتوسنتز موثر باشند. در شرایط وقوع تنش دمای بالا در مرکبات تجمع رادیکال‌های آزاد اکسیژن و واکنش‌های دفاعی آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان گزارش گردیده که با توجه به نوع ژنوتیپ متفاوت است.

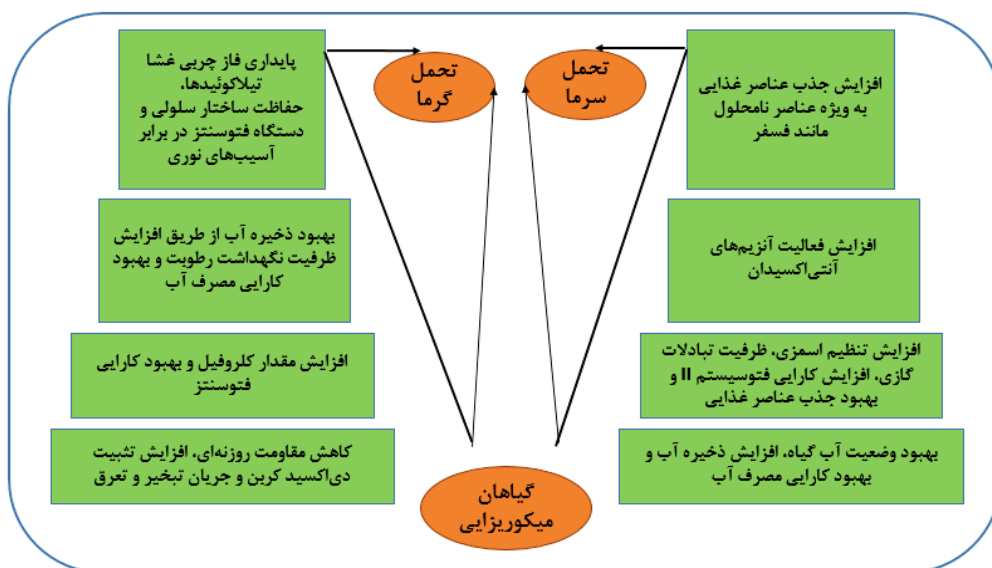
۱-۵-۳- رابطه بین تنش‌های دمایی و گسترش میکوریزا در مرکبات

در اغلب موارد کلونیزاسیون ریشه گیاهان توسط قارچ میکوریزا با صعود دما به بالاتر از ۳۰ درجه سلسیوس در مقایسه با دمای بهینه برای رشد کاهش می‌یابد (Bowen 1987) و در شرایطی که دمای خاک بالاتر از ۴۰ درجه سلسیوس باشد قارچ‌های میکوریزا کارایی لازم را ندارند (Bendavid-Val et al. 1997). برای مثال جوانه‌زنی اسپور دو گونه قارچ *G. heterogama* و *G. coralloidea* در دمای بیشتر از ۳۴ درجه سلسیوس کاهش می‌یابد (Schenck et al., 1975). بررسی نتایج مطالعه‌ی انجام شده در چین نشان داد که تعداد وزیکول و درصد کلونیزاسیون ریشه پونسیروس توسط قارچ *G. mosseae* با اعمال دمای ۳۵ درجه سلسیوس در مقایسه با دمای بهینه ۲۵ درجه سلسیوس به ترتیب ۱۳ و ۲۱ درصد کاهش و تعداد آربسکول ۱/۴ درصد افزایش یافته است (Wu, 2011).

دمای پائین (۱۵ درجه سلسیوس) نیز در اغلب موارد اثرات منفی بر گسترش میکوریزا دارد. برای مثال تعداد وزیکول، آربسکول و درصد کلونیزاسیون ریشه پونسیروس توسط قارچ *G. mosseae* با اعمال دمای ۱۵ درجه سلسیوس در مقایسه با دمای بهینه ۲۵ درجه سلسیوس به ترتیب ۱۵، ۱۷ و ۳۹ درصد کاهش یافته است (Wu, 2011). علاوه بر این در مطالعه‌ای دیگر مشاهده شد که اثرات سودمند میکوریزا بر رشد نهال‌های نارنگی (دمای ۲۵ درجه سلسیوس) در شرایط اعمال دمای ۱۵ درجه سلسیوس کاهش یافت (Wu & Zou, 2010).

۲-۵-۳- بهبود تحمل تنش دمایی با استفاده از میکوریزا

در شکل ۶ مهمترین سازوکارهای القا شده توسط قارچ میکوریزا برای افزایش تحمل گیاهان در شرایط تنش دمایی آورده شده است. در زمینه‌ی تاثیر میکوریزا بر تحمل مرکبات نسبت به تنش دمایی اطلاعات کمی موجود است. طبق منابع موجود، شاخص‌های رشد پایه پونسیروس میکوریزایی (*G. mosseae*) در مقایسه با پونسیروس غیرمیکوریزایی به مقدار کمتری متأثر از دمای ۳۵ درجه سلسیوس بود. همچنین، فعالیت آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز و غلظت پروتئین محلول در پایه پونسیروس میکوریزایی نسبت به پونسیروس غیرمیکوریزایی تحت شرایط تنش گرمایی (دمای ۳۵ درجه سلسیوس) افزایش یافته و این فاکتورها موجب بهبود تحمل شرایط تنش گرمایی توسط نهال‌های میکوریزایی در مقایسه با نهال‌های غیرمیکوریزایی شده است (Wu, 2011).



شکل ۶- مهمترین سازوکارهای القا شده توسط قارچ میکوریزا برای افزایش تحمل گیاهان در شرایط تنش دمایی (Abdel Latef et al., 2016)

۳-۶- تنش‌های زیستی

عوامل مختلفی مانند قارچ‌ها، باکتری‌ها، ویروس‌ها و شبه ویروس‌ها و نماتدها باعث بروز بیماری در گیاهان می‌شوند. مرکبات نیز از این امر مستثنی نیستند و بیماری‌های متعددی از این گیاهان گزارش شده است. میکوریزا در کنترل بیماری‌ها، مخصوصاً بیماری‌هایی که به سیستم ریشه گیاه آسیب وارد می‌کنند نقش مهمی دارند. در مرکبات بیماری‌های قارچی گموز یا انگومک مرکبات، پوسیدگی آرمیلاریایی ریشه مرکبات، پوسیدگی خشک ریشه مرکبات، پوسیدگی سفید ریشه، مرگ گیاهچه و نماتد مرکبات با آلودگی ریشه باعث خسارت کمی و کیفی و حتی مرگ درخت می‌شوند.

میکوریزا رشد گیاه را در شرایط نامساعد و تنش‌زا تحت تاثیر قرار می‌دهند و به عنوان عوامل کنترل بیولوژیک بر علیه بیمارگرهای خاک‌زاد عمل می‌کنند. میکوریزا باعث افزایش مقاومت گیاه در برابر عوامل بیماری‌زا می‌شوند.

۳-۶-۱- بهبود مقاومت در برابر تنش‌های زیستی با استفاده از میکوریزا

گزارش‌های بسیاری از تاثیر میکوریزا در کاهش آلودگی ریشه در گیاهان زراعی و باغی وجود دارد. مانند کاهش بیماری‌های زردی فیتوپلاسمایی و فیتوفتورای گوجه‌فرنگی، پوسیدگی ریشه فوزاریومی لوبیا و سایر بیماری‌های خاک‌زاد ناشی از قارچ‌های *Rhizoctonia*, *Pythium*, *Cylindrocladium*, *Aphanomyces* و *Verticillium* و نماتدها (Abdalla & Abdel-Fateh, 2000; Pozo et al., 2002; Lingua et al., 2002; Dar et al., 1997; Harrier & Watson, 2004; Whipps, 2004;

بر اساس تحقیقات صورت گرفته استفاده از میکوریزا باعث کاهش پوسیدگی ریشه ناشی از قارچ *Phytophthora parasitica* در مرکبات، یونجه و آووکادو می شود (Davis & Youpensuk et al. 2012; Menge, 1978).

میکوریزا باعث آلودگی حشرات گیاهخوار نیز می شوند ولی میزان تاثیر، بستگی به نحوه تغذیه و چرخه زندگی حشره دارد (Hartley & Gange 2009; Koricheva et al. 2009). بر اساس مطالعات هارتلی و گنگ (۲۰۰۹) این قارچ ها تاثیر منفی بر حشرات موجود در خاک دارند ولی تاثیر آنها بر حشراتی که از اندام های هوایی تغذیه می کنند کمتر است. نوع حشرات نیز در این رابطه موثرند مثلاً شته ها نسبت به حشرات برگ خوار بیشتر تحت تاثیر قرار می گیرند که احتمالاً به علت نحوه تغذیه آنها است. میکوریزا با تاثیر بر وجود و عملکرد شکارگرها و پارازیتوئیدهای حشرات آفت به طور غیر مستقیم روی آنها تاثیر می گذارند. به طور مثال در گوجه فرنگی های همزیست با میکوریزا، ترکیبات فرار متصاعد شده باعث جذب پارازیتوئیدهای شته نسبت به گیاهان شاهد شد (Guerrieri et al., 2004).

۲-۶-۳- مکانیزم کنترل بیماری ها توسط قارچ های میکوریز

- ۱- ایجاد سد مکانیکی در برابر نفوذ و گسترش بیمارگرها توسط میکوریزای پوششی.
- ۲- اکتومیکوریزا به صورت یک شبکه سطح ریشه های گیاه را می پوشانند و سلول های پوست را در بر می گیرند و با این عمل مانع نفوذ قارچ ها و نماتدها به ریشه گیاه می شوند.
- ۳- با لیگنینی کردن و تولید سایر پلی ساکاریدها باعث ضخیم شدن دیواره سلولی می شوند و از این طریق از ورود قارچ بیمارگر به ریشه جلوگیری می کنند.
- ۴- ریشه گیاه را به تولید و تجمع متابولیت ها مانند ترپن ها، فنل ها و غیره تحریک می کنند و این امر موجب افزایش مقاومت بافت میزبان در برابر تهاجم بیمارگر می شود.
- ۵- با افزایش ترکیبات فنلی باعث اختلال در عملکرد بیمارگر می شوند.
- ۶- باعث تولید ترکیبات ضد قارچی و باکتریایی و توکسین ها بر علیه بیمارگرها می شوند.
- ۷- در جذب مواد غذایی محیط اطراف و سطح ریشه با بیمارگرها رقابت می کنند.
- ۸- فعالیت میکروبی و رقابت را در محیط اطراف ریشه تحریک می کنند و دسترسی بیمارگر به ریشه را مشکل می کنند.
- ۹- کمبود مواد غذایی ناشی از آسیب ریشه توسط عوامل بیماری زا را جبران می کنند.
- ۱۰- نوع و میزان ترشحات گیاهی مورد نیاز بیمارگر را به ضرر آن تغییر می دهند.
- ۱۱- باعث افزایش تولید متابولیت های ثانویه گیاه مانند فیتوالکسین ها - که در مقاومت گیاه به بیمارگرها نقش مهمی دارند - می شوند (Zeng, 2006).

برای تاثیر بیشتر و پایدار میکوریزا در مدیریت بیماری‌های گیاهی باید اثر آنها در شرایط طبیعی مورد ارزیابی قرار گیرد. استفاده از انواع مختلف قارچ‌های میکوریز در مقایسه با کاربرد یک نوع قارچ اثر بیشتری دارد. استفاده از گونه‌های بومی به علت سازگاری بیشتر با شرایط مفیدتر است.

۴- معرفی گونه‌هایی از قارچ آربسکولار میکوریزا استفاده شده در پژوهش‌های مرتبط با مرکبات در خاک‌های غیر حاصلخیز، همزیستی مایکوریزی می‌تواند عملکرد و کیفیت تولید را در سطح مناسبی نگه دارد. در واقع، در خاک‌های فقیر به ویژه از لحاظ فسفر، سرعت آلودگی گیاه با میکوریزا بومی خاک زیاد است و اگر بنا بر دلایلی ترجیح باغدار بر این است که از قارچ‌های غیر بومی استفاده کند باید جمعیت بالایی از قارچ میکوریزا مورد نظر در خاک وارد شود تا این جمعیت بتواند با جمعیت بومی خاک برای برقراری همزیستی با ریشه رقابت کند. توانایی گونه‌های مشابه از قارچ میکوریزا آربسکولار در موقعیت‌های جغرافیائی مختلف ممکن است برای کلونیزه کردن ریشه‌ها و بهبود رشد گیاه متفاوت باشد (Camprubi & Calvet, 1996). علاوه بر این پاسخ گونه‌های مختلف آربسکولار میکوریزا نسبت به ارقام مختلف مرکبات متفاوت می‌باشد (جدول ۳).

جدول ۳- گونه‌هایی از قارچ آربسکولار میکوریزا استفاده شده در پژوهش‌های مرتبط با مرکبات

گونه قارچ	پایه/پیوندک	شرایط مطالعه	محل مطالعه	منبع
<i>G. intraradices</i> , <i>G. etunicatum</i> , non-mycorrhizal (NM) control	راف لمون (<i>Citrus jambheri</i>)	تنش شوری	ایران- شیراز	Zarei & Paymaneh (2014)
<i>Rhizophagus intraradices</i> <i>Glomus versiforme</i>	مکزیکن لایم	کمبود آهن	ایران- شیراز	شهسوار و همکاران (۱۳۹۱)
<i>G. intraradices</i>	نارنج و بکرای	عناصرص غذایی	ایران- میناب	کریمی و همکاران (۱۳۹۶)
<i>Rhizophagus intraradices</i> <i>Glomus versiforme</i>	مکزیکن لایم و نارنج	کمبود آهن	ایران- شیراز	مقدم (۱۳۹۱)
<i>G. clarium</i> , <i>G. margarita</i> , <i>G. mosseae</i> , Dr. Kindom (commercial inoculum), indigenous mycorrhiza	نارنج	-	ترکیه	Ortas & Ustuner (2013)
<i>Rhizophagus irregularis</i> + <i>Funneliformis mosseae</i>	کلثوباتراماندارین ماکروفیلا	تنش شوری	اسپانیا	Navarro et al. (2014)
<i>G. versiforme</i>	تانجرین	تنش خشکی	چین	Wu & Xia (2006a)

		-	راف -	G. fasciculatus
			لمون < نارنج < ماکرو فیلا ترویر سیترنج پرتقال پونسیروس	
Xiao et al., 2014	چین	کمبود منیزیم	نیوهال/پونسیروس پونکن/پونسیروس	G. versiforme
Chen et al., 2014	چین	کمبود روی	نیوهال/پونسیروس پونکن/پونسیروس	G. intraradices
Wu et al. (2013)	چین	تنش شوری	پونسیروس	Funneliformis mosseae
Khalil et al., 2011	مصر	تنش شوری	نارنج ولکامریانا	G. intraradices
Hartmond et al. (1987)	فلوریدا	تنش غرقاب	پرتقال نارنج کاریزو سیترنج	G. intraradices
Wu (2011)	چین	تنش گرمائی	پونسیروس	G. mosseae

(۳۵ درجه سلسیوس)

۵- نتیجه گیری

- ✓ اثر میکوریزا بر رشد و تحمل نهال مرکبات در برابر تنش های محیطی به گونه قارچ مورد استفاده و پایه بستگی دارد.
- ✓ در اغلب موارد به دنبال برقراری همزیستی با میکوریزا، رشد نهال مرکبات و کیفیت میوه آنها بهبود می یابد.
- ✓ برقراری همزیستی با میکوریزا منجر به افزایش جذب عناصر غذایی توسط پایه های مختلف مرکبات می گردد.
- ✓ سازوکارهای افزایش تحمل خشکی پس از برقراری همزیستی با میکوریزا شامل: افزایش جذب عناصر غذایی، افزایش جذب آب، افزایش فشار اسمزی، پایداری خاکدانه ها و افزایش تحمل گیاه نسبت به رادیکال های آزاد اکسیژن می باشد.
- ✓ بیشترین اثر مرتبط با افزایش تحمل خشکی در نهال های میکوریزی ناشی از جذب بیشتر فسفر توسط این نهال ها می باشد.

- ✓ سازوکارهای افزایش تحمل شوری در نهال‌های میکوریزی شامل: بهبود روابط آبی، تعادل یونی و افزایش فشار اسمزی در بافت‌های گیاه می‌باشد.
- ✓ به طور کلی مهمترین اثرات برقرای همزیستی با میکوریزا برای گیاهان عبارتند از: افزایش جذب عناصر غذایی به‌ویژه فسفر، روی، مس و آمونیوم؛ افزایش جذب آب؛ تحریک رشد گیاه؛ بهبود کیفیت میوه؛ افزایش تحمل نسبت به تنش‌های غیرزیستی؛ افزایش تحمل نسبت به بیماری‌های خاکزاد.

**استفاده از قارچ میکوریزا می تواند باعث تحریک رشد
نهال و بهبود کیفیت میوه درختان مرکبات شده و نیز
تحمل نهال های مرکبات نسب به تنش های زیستی و
غیرزیستی را افزایش دهد.**

۶- منابع

- اسدی کنگرشاهی، ع. و اخلاقی امیری، ن. ۱۳۹۳. تغذیه پیشرفته و کاربردی مرکبات (جلد اول). انتشارات آموزش و ترویج کشاورزی.
- تاجور، ی. ۱۳۹۵. تنش گرمایی در مرکبات. نشریه نی به شماره ۵۱۲۶۰. کمیته انتشارات پژوهشکده مرکبات و میوه‌های نیمه گرمسیری.
- سالاردینی، ع. ۱۳۸۲. حاصلخیزی خاک (چاپ ششم). موسسه انتشارات و چاپ دانشگاه تهران.
- شهسوار، ع.، مقدم، ط.، زارعی، م. و اصل مشتاقی، ا. ۱۳۹۶. برهمکنش قارچ‌های میکوریز آربوسکولار و منابع آهن بر ویژگیهای رشد و جذب عناصر غذایی پایه مکزیکن لایم. نشریه دانش آب و خاک، جلد ۲۷: ۱۷۳-۱۸۴
- زنگنه، س.، شیروانی، ع.، علیان، ی.، نجفی‌نیا، م.، کریمپور، ف. و قلعه‌دزدانی، ح. ۱۳۸۴. معرفی گونه‌های جدیدی از قارچ‌های آربوسکولار-میکوریزا از ریزوسفر مرکبات ایران. رستنی‌ها، ۶: ۷۷-۸۴
- کرمی، ی.، فقیهی، م.م.، حسینی، ی. و رضازاده، ر. ۱۳۹۶. تاثیر قارچ میکوریزایی بر غلظت عناصر غذایی در نهال‌های نارنج و بکرایی. مجله اکوفیزیولوژی گیاهی، ۲۸: ۱۷۶-۱۶۸.
- مقدم، ط. ۱۳۹۱. اثر قارچ‌های میکوریز آربوسکولار بر ارامترهای رشد و جذب آهن پایه‌های مرکبات. پایان‌نامه کارشناسی ارشد علوم باغبانی - دانشکده کشاورزی - دانشگاه شیراز.
- Abbaspour, H., Saeidi-Sar, S., Afshari, H. and Abdel-Wahhab, M.A., 2012. Tolerance of mycorrhiza infected pistachio (*Pistacia vera* L.) seedling to drought stress under glasshouse conditions. J. Plant Physiol. 169: 704-709.
- Abdalla, M.E. and Abdel-Fattah, G.M. 2000. Influence of the endomycorrhizal fungus *Glomus mosseae* on the development of peanut pod rot disease in Egypt. Mycorrhiza. 10: 29-35.
- Abdel Latef, A.A., Abeer, H., Saiema, R., et al. 2016. Arbuscular mycorrhizal symbiosis and abiotic stress in plants: A review. J. Plant Physiol. 59: 407-426.
- Allen, M.F., 2011. Linking water and nutrients through the vadose zone: a fungal interface between the soil and plant systems. J. Arid Land 3: ۱۵۵-۱۶۳.
- Antunes, V. and Cardoso, E.J.B.N. 1991. Growth and nutrient status of citrus plants as influenced by mycorrhiza and phosphorus application. Plant and Soil 131: 11-19

- Balser, T.C., Wixon, D., Moritz, L.K., Lipps, L., 2010. The microbiology of natural soils. In: Dixon, G.R., Tilston, E.L. (Eds.), *Soil Microbiology and Sustainable Crop Production*. Springer Science+Business Media B.V., New York, USA, pp. 27–57.
- Bendavid-Val, R., Rabinowitch, H.D., Katan, J. and Kapulnik, Y. 1997. Viability of VA-mycorrhizal fungi following soil solarization and fumigation. *Plant Soil* 195: 185–193
- Bowen, G.D. 1987. The biology and physiology of infection and its development. In: Safir, G.R. (ed), *Ecophysiology of VA mycorrhizal plants*. CRC, Boca Raton, Fla, USA, pp. ۲۷–۷۰.
- Brownell, K.H. and Schneider, R.W. 1985. Roles of matric and osmotic components of water potential and their interaction with temperature in the growth of *Fusarium oxysporum* in synthetic media and soil. *Phytopathology* 75: 53–57
- Cavagnaro, T.R., Jackson, L.E., Scow, K.M. and Hristova, K.R. 2007. Effects of arbuscular mycorrhizas on ammonia oxidizing bacteria in an organic farm soil. *Microb. Ecol.* 54: 618–626.
- Chen, Y.Y., Hu, C.Y. and Xiao, J.X. 2014. Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation on the growth, zinc distribution and photosynthesis of two citrus cultivars grown in low-zinc soil. *Trees* 28: 1427–1436
- Chen, Y.Y., Hu, C.Y. and Xiao, J.X. 2017. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth and zinc uptake of trifoliate orange (*Poncirus trifoliata*) seedlings grown in low-zinc soil. *J. Plant Nutr.* 40: 324–331.
- Dar, H.G., Zargar, M.Y. and Beigh, G.M. 1997. Biocontrol of *Fusarium* root rot in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) by using symbiotic *Glomus mosseae* and *Rhizobium leguminosarum*. *Microb. Ecol.*, 34: 74–80.
- Davis, R.M., Menge, J.A. and Zentmyer, G.A. 1978. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizae on *Phytophthora* root rot of three crop plants. *Phytopathology* 68:1614–۱۶۱۷.
- Dixon, R.K., Garrett, H.E. and Cox, G.S. 1988. Carbohydrate relationships of Citrus jambhiri inoculated with *Glomus fasciculatum*. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 113: 239–242. –236.
- Eissenstat, D.M., Whaley, E.L., Volder, A. and Wells, C.E. 1999. Recovery of citrus surface roots following prolonged exposure to dry soil. *J. Exp. Bot.* 50: 1845–1854.
- Espeleta, J.F. and Eissenstat, D.M. 1998. Responses of citrus fine roots to localized soil drying: a comparison of seedlings with adult fruit trees. *Tree Physiol.* 18: 113–119.
- Fidelibus, M.W., Martin, C.A. and Stutz, J.C. 2001. Geographic isolates of *Glomus* increase root growth and whole-plant transpiration of Citrus seedlings grown with high phosphorus. *Mycorrhiza* 10: 231–236.
- Fougnyes L, Renciot S, Muller F, et al. 2007. Arbuscular mycorrhizal colonization and nodulation improve flooding tolerance in *Pterocarpus officinalis* Jacq. seedlings. *Mycorrhiza* 17: 159–166

- Gadkar, V., David-Schwartz, R., Kunik, T. et al. 2001. Arbuscular mycorrhizal fungal colonization. Factors involved in host recognition. *Plant Physiol* 127: 1493–1499
- García, I., Mendoza, R. and Pomar M.C. 2008. Deficit and excess of soil water impact on plant growth of *Lotus tenuis* by affecting nutrient uptake and arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant Soil* 304: 117–131
- Gehring, C.A. 2017. Introduction: Mycorrhizas and Soil Structure, Moisture, and Salinity. pp. 235-240.
- Gomes, F.P., Oliva, M.A., Mielke, M.S., et al. 2010. Osmotic adjustment, proline accumulation and cell membrane stability in leaves of *Cocos nucifera* submitted to drought stress. *Sci. Hortic.* 126: 379–384.
- Gosling, P., Hodge, A., Goodless, G. and Bending, G.D. 2006. Arbuscular mycorrhizal fungi and organic farming. *Agr Ecosyst Environ.* 113: 17–35.
- Graham, J.H., Syvertsen, J.P. and Smith M.L. 1987. Water relations of mycorrhizal and phosphorus-fertilized non-mycorrhizal Citrus under drought stress. *New Phytol.* 105: 411–419.
- Graham, J.H. and Syvertsen, J.P. 1987. Do mycorrhizae influence the drought tolerance of citrus. *J. Environ. Hortic.* 5: 37–39.
- Graham, J.H. and Syvertsen, J.P. 1985. Host determinants of mycorrhizal dependency of citrus rootstock seedlings. *New Phytol.* 101: 667-676.
- Hall, I.R. 1975. Endo-mycorrhizas of *Metrosideros umbellata* and *Weinmannia racemosa*. *N. Z. J. Botany*, 13: 463.
- Harley, J.L., and Smith, S.E. 1983. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, New York.
- Harrier, L.A. and Watson, C.A. 2004. The potential role of Arbuscular Mycorrhizal (AM) fungi in the bioprotection of plants against soil-borne pathogens in organic and/or other sustainable farming systems. *Pest Manage. Sci.*, 60: 149-157.
- Hartley S.E. and Gange A.C. 2009 Impacts of plant symbiotic fungi on insect herbivores: mutualism in a multitrophic context. *Annu Rev Entomol.* 54: 323–342.
- Hartmond, U., Schaesberg, N.V., Graham J.H. and Syvertsen J.P. 1978. Salinity and flooding stress effects on mycorrhizal and non-mycorrhizal citrus rootstock seedlings. *Plant and Soil* 104: 37-43
- Hayman, D., 1982. Influence of soils and fertility on activity and survival of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Phytopathology* 8: 1119–1125.
- Henderson, J.C. and Davies Jr., F.T. 1990. Drought acclimation and the morphology of mycorrhizal *Rosa hybrida* L. cv. 'Ferdy' is independent of leaf elemental content. *New Phytol.* 115: 503–510.
- Henderson, J.C. and Davies, F.T. 1990. Drought acclimation and the morphology of mycorrhizal *Rosa hybrida* L. cv. 'Ferdy' is independent of leaf elemental content. *New Phytol.* 115: 503-510.

- IPCC (Intergovernmental Panel on Climatic Change). 2007. The physical science basis: summary for policymakers, IPCC WG1 4th Assessment Report.
- Jackson, L.E., Burger, M., Cavagnaro, T.R. 2008. Roots, nitrogen transformations, and ecosystem services. *Ann Rev. Plant Biol.* 59: 341–363.
- Johnson, C.R. and Hummel, R.L. 1985. Influence of mycorrhizae and drought stress on growth of Poncirus×Citrus seedlings. *HortScience* 20: 754–755.
- Jakobsen, I. 1995. Transport of phosphorus and carbon in VA mycorrhizas. In: Varma, A., Hock, B. (Eds), *Mycorrhiza*. Springer, Berlin, pp 297–324
- Javaid A. 2009. Arbuscular mycorrhizal mediated nutrition in plants. *J Plant Nutr.* 32: 1595–1618
- Lenoir, I., Fontaine, J. and Sahraoui, A. 2016. Arbuscular mycorrhizal fungal responses to abiotic stresses: A review. *Phytochemistry*, 123: 4–15
- Lingua, G., D'Agostino, G., Massa, N., Antosiano, M. and Berta, G. 2002. Mycorrhiza-induced differential response to a yellows disease in tomato. *Mycorrhiza*. 12: 191-198.
- Juniper, S. and Abbott, L.K. 2006. Soil salinity delays germination and limits growth of hyphae from propagules of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 16: 371–379
- Khalil, H.A., Eissaa, A.M., El-Shazly, S.M. and Aboul Nasrb, A.M. 2011. Improved growth of salinity-stressed citrus after inoculation with mycorrhizal fungi. *Sci. Hortic.* 130: 624–632
- Koricheva J., Gange A.C. and Jones T. 2009. Effects of mycorrhizal fungi on insect herbivores: a meta analysis. *Ecology* 90: 2088–2097.
- Lauchli, A. and Grattan, S.R. 2014. Plant Abiotic Stress: Salt. In: Van Alfen, N. (Ed.), *Encyclopedia of Agriculture and Food Systems*, Vol. 4. San Diego: Elsevier, pp. 313-329.
- Levy, Y., Syvertsen, J.P. and Nemec, S. 1983. Effect of drought stress and vesicular arbuscular mycorrhiza on citrus transpiration and hydraulic conductivity of roots. *New Phytol.* 93: 61–66
- Li, X.L., Christie, P. 2001. Changes in soil solution Zn and pH and uptake of Zn by arbuscular mycorrhizal red clover in Zn-contaminated soil. *Chemosphere* 42: 201–207.
- Lingua G.D., Agostino G. Massa N., Antosiano M. and Berta G. 2002. Mycorrhiza induced differential response to a yellows disease in tomato. *Mycorrhiza*, 12: 191-198.
- Martinez, J.P., Lutts, S., Schanck, A., et al. 2004. Is osmotic adjustment required for water stress resistance in the Mediterranean shrub *Atriplex halimus*L? *J. Plant Physiol.* 161, 1041–1051.
- McIlveen, W.D. and Cole, H.Jr. 1974. Effect of zinc on germination of spores of *Glomus mosseae* and infection of soybean roots. *Proc Am. Phytopathol. Soc.* 1: 140.
- Menge, J.A., Johnson, E.L.V. and Platt, R.G. 1978. Mycorrhizal dependency of several citrus cultivars under three nutrient regimes. *New Phytol.* 81: 553-559

- Miller, R.W. and Donahue, R.L. 1995. Soils in Our Environment, Seventh ed. Prudence Hall, Englewood Cliffs, NJ. 323pp.
- Miller, S.P. and Bever, J. 1999. Distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in stands of the wetland grass *Panicum hemitomon* along a wide hydrologic gradient. *Oecologia* 119: 586–592
- Miller, S.P. and Sharitz, R.R. 2000. Manipulation of flooding and arbuscular mycorrhiza formation influences growth and nutrition of two semiaquatic grass species. *Funct Ecol* 14: 738–748
- Miransari M. 2017. Arbuscular mycorrhizal fungi and soil salinity. In: Johnson, N.C., et al. (Eds), *Mycorrhizal Mediation of Soil*, Elsevier, pp. 263–277.
- Muthukumar, T., Udaiyan, K., Karthikeyan, A. and Manian, S. 1997. Influence of native endomycorrhiza, soil flooding and nurse plant on mycorrhizal status and growth of purple nutsedge (*Cyperus rotundus* L.). *Agric Ecosyst Environ.* 61: 51–58
- Navarro, J.M., 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. *J Plant Physiol.* 171: 76– 85.
- Nemec, S., Menge, J.A., Platt, R.G., Johnson, E.L.V. 1981. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with citrus in Florida and California and notes on their distribution and ecology. *Mycologia* 73: 112–127
- Neto, D., Carvalho, L.M., Cruz, C. and Martins-Loução, M.A. 2006. How do mycorrhizas affect C and N relationships in flooded *Aster tripolium* plants? *Plant Soil* 279: 51–63
- Neumann, E., Schmid, B., Romheld, V. and George, E. 2009. Extraradical development and contribution to plant performance of an arbuscular mycorrhizal symbiosis exposed to complete or partial rootzone drying. *Mycorrhiza* 20: 13–23.
- Neumann, E. and George, E. 2009. The effect of arbuscular mycorrhizal root colonization on growth and nutrient uptake of two different cowpea (*Vigna unguiculata* [L.] Walp.) genotypes exposed to drought stress. *Emir. J. Food Agric.* 21: 1–17.
- Opik, M., Zobel, M., Cantero, J.J., et al. 2013. Global sampling of plant roots expands the described molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 23: 411–430.
- Ortas, I. 2012. Mycorrhiza in citrus: Growth and nutrition. In: Srivastava, A.K. (Ed.), *Advances in Citrus Nutrition*, Springer Science. Pp. 333-351.
- Parniske, M. 2008. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endo-symbioses. *Nat. Rev. Microbiol.* 6: 763–775.
- Ponnamperuma, F.N. 1972. Chemistry of submerged soils. *Adv Agron.* 24:29–96

- Porcel, R., Aroca, R. and Ruiz-Lozano, J.M. 2012. Salinity stress alleviation using arbuscular mycorrhizal fungi. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 32: 181–200
- Pozo M.J., Cordier C., Dumas-Gaudot E., Gianinazzi S., Barea J.M. and Azcon-Aguilar C. ۲۰۰۲. H_2O_2 and salicylic acid accumulation in tomato roots and their role in defence responses to *Phytophthora* infection in tomato plants. *J Exp Bot.* 53: 525–534.
- Rodriguez-Gamir, J., Primo-Millo, E., Forner, J.B. and Angeles Forner-Giner, M. ۲۰۱۰. H_2O_2 and salicylic acid accumulation in tomato roots and their role in defence responses to *Phytophthora* infection in tomato plants. *J Exp Bot.* 53: 525–534.
- Ruiz-Lozano, J.M. and Azcón, R., 1996. Viability and infectivity of mycorrhizal spores after long term storage in soils with different water potentials. *Appl. Soil Ecol.* 3: 183–186.
- Rubio, G., Oosterheld, M., Alvarez, C.R. and Lavado, R.S. 1997. Mechanisms for the increase in phosphorus uptake of waterlogged plants: Soil phosphorus availability, root morphology and uptake kinetics. *Oecologia* 112: 150–155
- Schenck, N.C., Graham, S.O. and Green, N.E. 1975. Temperature and light effects on contamination and spore germination of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycologia* 67: 1189–1192
- Shukla, N., Awasthi, R.P., Rawat, L. and Kumar, J. 2012. Biochemical and physiological responses of rice (*Oryza sativa* L.) as influenced by *Trichoderma harzianum* under drought stress. *Plant Physiol. Biochem.* 54: 78–88
- Simard, S.W., Beiler, K.J., Bingham, M.A., et al. 2012. Mycorrhizal networks: mechanisms, ecology and modelling. *Fungal Biol. Rev.* 26: 39–60
- Smith, S.E., Smith, F.A. and Jakobsen, I. 2004. Functional diversity in arbuscular mycorrhizal symbioses: the contribution of the mycorrhizal P uptake pathway is not correlated with mycorrhizal responses in growth or total P uptake. *New Phytol.* 162: ۵۱۱–۵۲۴.
- Steffens, D., Hütsch, B.W., Eschholz, T., et al. 2005. Water logging may inhibit plant growth primarily by nutrient deficiency rather than nutrient toxicity. *Plant Soil Environ.* 51: ۵۴۵–۵۵۲
- Sterne, R.E., Zentmyer, G.A. and Bingham, F.T. 1976. The effect of osmotic potential and specific ions on growth of *Phytophthora cinnamomi*. *Phytopathology* 66: 1398–1402
- Sys, C., Van Ranst, E. and Debaveye, J. 1991. Land evaluation, Part III: crop requirement. No. 7. GADC, Brussels, Belgium, 104 p.
- Tinker, P.B. and Nye, P.H. 2000. Solute Movement in the Rhizosphere. New York: Oxford University Press.
- Wang, W., Vinocur, B. and Altman, A. 2003. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta* 218: 1–14.
- Wahid, A., Farooq, M., Hussain, I., Rasheed, R. and Galani, S. 2012. Responses and Management of Heat Stress in Plants. In: Ahmad, P., Prasad, M.N.V. (eds.), *Environmental adaptations and stress tolerance of plants in the era of climate change*. Springer Science+Business Media, LLC, pp. 135–157

- Whipps, J.M. 2004. Prospects and limitations for mycorrhizas in biocontrol of root pathogens. *Can. J. Bot.* 82: 1198–1227
- Worley, J.E. and Hacskeylo, E. 1959. Effect of available soil moisture on the mycorrhizal association of Virginia pine. *Forest Sci.* 5: 267–268.
- Wu, Q.S. and Xia, R.X. 2006a. Arbuscular mycorrhizal fungi influence growth, osmotic adjustment and photosynthesis of citrus under well-watered and water stress conditions. *J. Plant Physiol.* 163: 417–425.
- Wu, Q.S. and Xia, R.X. 2006b. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on leaf solutes and root absorption areas of trifoliate orange seedlings under water stress conditions. *Front. For. China* 1: 312–317.
- Wu, Q.S., Xia, R.X., Zou, Y.N. and Wang, G.Y. 2007a. Osmotic solute responses of mycorrhizal citrus (*Poncirus trifoliata*) seedlings to drought stress. *Acta Physiol. Plant.* 29: 543–549.
- Wu, Q.S., Zou, Y.N., Xia, R.X. and Wang, M.Y. 2007b. Five *Glomus* species affect water relations of Citrus tangerine during drought stress. *Bot. Stud.* 48: 147–154.
- Wu, Q.S., Xia, R.X. and Zou, Y.N. 2008. Improved soil structure and citrus growth after inoculation with three arbuscular mycorrhizal fungi under drought stress. *Eur. J. Soil Biol.* 44: 122–128.
- Wu, Q.S. and Zou, Y.N. 2009a. Mycorrhiza has a direct effect on reactive oxygen metabolism of drought-stressed citrus. *Plant Soil Environ.* 55: 436–442.
- Wu, Q.S. and Zou, Y.N. 2009b. Mycorrhizal influence on nutrient uptake of citrus exposed to drought stress. *Philipp. Agric. Scient.* 92: 33–38.
- Wu, Q.S. and Zou, Y.N. 2010. Beneficial roles of arbuscular mycorrhizas in citrus seedlings at temperature stress. *Sci. Hortic.* 125: 289–293.
- Wu Q.S., Zou Y.N. and He X.H. 2011. Differences of hyphal and soil phosphatase activities in drought-stressed mycorrhizal trifoliate orange (*Poncirus trifoliata*) seedlings. *Sci. Hortic.* 129: 294–298.
- Wu, Q., Srivastava, A.K. and Zoua, Y. 2013. AMF-induced tolerance to drought stress in citrus: A review. *Sci. Hortic.* 164: 77–87
- Xiao, J.X., Qi, X.X. and Zhang, S.L. 2010. Effects of zinc- and iron deficiency on physiological indices, mineral contents, and leaf ultrastructure of *Poncirus trifoliata*. *Chinese J Appl Ecology* 21: 1974–1980
- Xiao, J.X., Hu, Ch.Y., Chen, Y.Y., et al. 2016. Effects of low magnesium and an arbuscular mycorrhizal fungus on the growth, magnesium distribution and photosynthesis of two citrus cultivars. *Sci. Hortic.* 177: 14–20
- Youpensuk S., Piwpueak W. and Rerkasem B. 2012. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on resistance to *Phytophthora parasitica* of citrus seedlings and on growth of Thai honey tangerine scions on citrus rootstocks. *Afr. J. Biotechnol.* 11: 11400–11406.

- Zarei M. and Paymaneh Z. 2014. Effect of salinity and arbuscular mycorrhizal fungi on growth and some physiological parameters of *Citrus jambhiri*. Arch Agron Soil Sci. 60: 993-1004
- Zarei, M., Paymaneh, Z. and Ronaghi, A. 2016. The effects of arbuscular mycorrhizal fungus and water stress on some antioxidant enzymes activities and nutrients uptake of two citrus rootstocks. Iran Agric Res. 35: 19-26
- Zandalinas, S.I., Rivero, R.M., Martínez, V., Gómez-Cadenas, A. and Arbona, V. 2016. Tolerance of citrus plants to the combination of high temperatures and drought is associated to the increase in transpiration modulated by a reduction in abscisic acid levels. BMC Plant Biol.16:105.
- Zeng, R.S. 2006. Disease resistance in plants through mycorrhizal fungi induced allelochemicals. In Inderjit, Mukerji, K.G. (Eds.). Allelochemicals: Biological control of plant pathogens and diseases. Springer Netherlands. 208p.

**پژوهشکده مرکبات
و میوه‌های نیمه گرمسیری**

رامسر: خیابان استاد مطهری

تلفن: ۵۵۲۲۲۰۸۱-۰۱۱

دورنگار: ۵۵۲۳۳۲۸۲-۰۱۱

کد پستی: ۴۶۹۱۷۳۳۱۱۳

صندوق پستی: ۳۳۵-۴۶۹۱۵

www.icri.areeo.ac.ir

