Journal of Vegetables Sciences, Spring & Summer 2021, Vol 9, No 5(1), Pages 157-173

Ilam University doi: 10.22034/iuvs.2021.531386.1164 Article Type: Research Online ISSN: 2676-4822

Effect of Mycorrhiza Fertilizer on Physiological Traits and Economical Yield of Lettuce (*Lactuca sativa* L.) under Water Stress Conditions

Masoome Ghonjalipour Goshki[1], Farzin Abdollahi[2*] and Adnan Sadeghi Lari[2]

1- M.Sc. Student, Department of Horticulture, Faculty of Agriculture and Natural Resources, University of Hormozgan, Iran

2- Assistant Professor, Department of Horticulture, Faculty of Agriculture and Natural Resources, University of Hormozgan, Iran

[*]**Corresponding author:** fabdollahi@hormozgan.ac.ir

(**Received:** 31 May 2021 **Revise:** 10 August 2021 **Accepted:** 23 August 2021)

Extended Abstract

1. Introduction: One of the most important strategies to reduce the damage caused by environmental stresses, especially in arid and semi-arid regions, is use of beneficial microorganisms including mycorrhiza fungi. Plant-mycorrhiza fungi symbiosis by improving physiological and growth characteristics alleviates the negative effects of water stress on plants. Symbiosis of mycorrhizal fungi with plants under water stress conditions improves crop production by increase uptake of more immobilized nutrients such as phosphorus, zinc and copper via increasing the root development, chlorophyll content and Fv/Fm. Lettuce (*Lactuca sativa* L.) is used as a fresh vegetable because of its high nutritional value. Since there is no research about the ameliorating effects of mycorrhiza symbiosis on the growth characteristics of lettuce under water stress conditions in Iran, therefore the purpose of this study was to investigate the effect of different levels of water stress and mycorrhiza inoculation on some physiological traits, nutrient uptake and economical yield of lettuce.

2. Materials and Methods: In order to investigate the effect of mycorrhiza biofertilizer on physiological traits, nutrient uptake and economic yield of lettuce under drought stress conditions, a split plot layout based on a randomized complete block design with three replications was conducted at University of Hormozgan in 2017-18. Experimental factors were included water stress levels as the main factor in three levels including irrigation of lettuce plants based on providing 50, 75 and 100% of readily available water, equal to mild and moderate deficit irrigation and control respectively, and mycorrhiza fertilizer, it consists of three species of *Glumos intraradices*, *G. mosseae* and *G. fasciculatum*, at 0, 5, 10 and 20 $g.m^{-2}$ as sub factor. The studied traits included physiological traits (chlorophyll a, b and total, maximum photosystem II efficiency (Fv/Fm) and catalase activity, relative leaf water content) leaf P and K content and economical yield of lettuce.

3. Results and Discussion: The results of this study showed that water stress and mycorrhiza fertilizer significantly affected physiological traits of lettuce. With increasing in water stress level, root colonization percent, leaf chlorophyll a, b and total content, maximum photosystem II efficiency (Fv/Fm), leaf relative water content, P and K content and overall economic yield of lettuce were decreased, with the most reduction being in moderate water stress condition. While catalase activity and proline content was significantly increased under this condition. Application of mycorrhiza fertilizer under water stress conditions could improve physiological traits and nutrient content, so that in moderate water stress condition, application of 20 gm^{-2} of mycorrhiza fertilizer significantly increases the activity of catalase, Fv/Fm, chlorophyll a and total content, relative leaf water content, K and P of leaves by 53.1, 37.9, 30.1, 7.0, 105.4 and 52.7% respectively, compared with no fertilizer application. At each level of drought stress, mycorrhiza fertilizer often causes a significant increase in lettuce economic yield compared to no fertilizer application. So that, application of 20 gm^{-2} of mycorrhiza fertilizer in control irrigation, mild and moderate drought stress, increased the economic yield of lettuce by 43.9%, 80.8% and 59.5%, respectively, compared to the control (no application of mycorrhiza). These results showed that mycorrhiza fertilizer likely by improving the absorption of potassium and phosphorus of the leaf and increasing the synthesis of plant pigments and increasing the leaf relative water content, could increases Fv/Fm and the photosynthesis efficiency and thereafter economical yield of the lettuce plant under water stress condition. Similar to these results, some researchers have reported that mycorrhiza fertilizers could increase plant tolerance to water stress, via improving physiological and vegetative traits such as catalase activity and chlorophyll content and vegetative characteristics including plant relative water content, fresh and dry weight and economical yield. Mycorrhizal fungi also increase drought resistance by increasing plant antioxidant capacity and thus improve vegetative characteristics and plant yield (Wang et al., 2019; Rapparini & Penuelas, 2014).

4. Conclusion: In the present study, likely mycorrhiza fertilizer increased photosynthesis capacity by increasing leaf chlorophyll, relative leaf water content, photosystem II efficiency and catalase activity, which resulted in improvement of vegetative characteristics and, consequently, fresh weight, as an economical yield of lettuce under water stress conditions. In the present study, application of mycorrhizal biofertilizer through improved biochemical and vegetative characteristics increased tolerance of lettuce under water stress conditions. Therefore, it seems that the application of mycorrhiza can be considered as one of the feasible solutions to deal with environmental stresses in sustainable agriculture.

Keywords: Chlorophyll fluorescence, Catalase, Chlorophyll, Mycorrhiza.

Citation: Ghonjalipour Goshki, M., Abdollahi, F. & Sadeghi Lari, A. (2021). Effect of Mycorrhiza fertilizer on physiological traits and economical yield of Lettuce (*Lactuca sativa* L.) under water stress conditions. *Journal of Vegetables Sciences*, 5(1), 157-173. doi: 10.22034/iuvs.2021.531386.1164

Copyrights:
Copyright for this article is retained by the author(s), with publication rights granted to Journal of Vegetables Sciences. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (http://creativecommons.org/licenses/ by/4.0).

دوفصلنامه علمی علوم سبزی‌ها، سال ۵، دوره ۹، شماره ۱، بهار و تابستان ۱۴۰۰، صفحات (۱۷۳-۱۵۷)

شاپا الکترونیکی: ۴۸۲۲-۲۶۷۶ نوع مقاله: پژوهشی doi: 10.22034/iuvs.2021.531386.1164

اثر کود زیستی میکوریز بر شاخص‌های فیزیولوژیکی و عملکرد اقتصادی کاهو (*Lactuca sativa* L.) در شرایط تنش خشکی

معصومه غنجعلی‌پور گوشکی[۱]، فرزین عبدالهی[۲*] و عدنان صادقی لاری[۲]

۱- دانشجوی کارشناسی ارشد باغبانی، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه هرمزگان، هرمزگان، ایران

۲- استادیار گروه باغبانی، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه هرمزگان، هرمزگان، ایران

***نویسنده مسئول:** fabdollahi@hormozgan.ac.ir

(**تاریخ دریافت:** ۱۴۰۰/۰۳/۱۰ **تاریخ بازنگری:** ۱۴۰۰/۰۵/۱۹ **تاریخ پذیرش:** ۱۴۰۰/۰۶/۰۱)

چکیده

در سال‌های اخیر از کودهای زیستی به‌عنوان یکی از راهکارهای زیستی جهت بهبود تولید پایدار محصولات زراعی در شرایط تنش‌های محیطی از جمله تنش خشکی استفاده می‌شود. این پژوهش به‌منظور بررسی اثر کود زیستی میکوریز بر شاخص‌های فیزیولوژیکی و عملکرد اقتصادی کاهو در شرایط تنش خشکی به‌صورت آزمایش اسپیلت- پلات در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در سال زراعی ۹۷-۱۳۹۶در مزرعه پژوهشی دانشگاه هرمزگان اجرا گردید. فاکتورهای آزمایش شامل تنش خشکی به‌عنوان فاکتور اصلی در سه آبیاری کامل (شاهد)، تنش متوسط و تنش شدید خشکی و فاکتور فرعی شامل کود میکوریز در چهار سطح (صفر، پنج، ۱۰ و ۲۰ گرم میکوریز در مترمربع) بود. برای اعمال تیمارهای تنش خشکی، حجم آب آبیاری تیمار آبیاری کامل (شاهد)، تیمارهای تنش خشکی متوسط و شدید به‌ترتیب بر اساس تأمین ۱۰۰، ۷۵ و ۵۰ درصد تخلیه رطوبت سهل‌الوصول، با اندازه‌گیری رطوبت خاک و با توجه به عمق توسعه ریشه محاسبه گردید. نتایج نشان داد با افزایش شدت تنش خشکی میزان تشکیل کلونیزاسیون قارچ میکوریز روی ریشه، مقدار کلروفیل a، b و کل برگ، محتوای نسبی آب برگ، شاخص کارایی فتوسیستم II، میزان پتاسیم، فسفر برگ و در نتیجه عملکرد اقتصادی کاهو به‌طور معنی‌داری کاهش یافت؛ در حالی‌که میزان کاتالاز و پرولین برگ به‌طور معنی‌داری افزایش یافت. تحت شرایط تنش خشکی، کود میکوریز باعث بهبود ویژگی‌های فیزیولوژیکی و وزن تر اندام هوایی کاهو شد؛ به‌طوری‌که در شرایط تنش خشکی متوسط، کاربرد ۲۰ گرم در مترمربع کود میکوریز باعث افزایش معنی‌داری در سطح فعالیت کاتالاز، کارایی فتوسیستم II، کلروفیل a و کلروفیل کل، محتوای نسبی آب برگ، میزان پتاسیم و فسفر برگ به‌ترتیب به‌میزان ۵۳/۱، ۳۷/۹، ۳۰/۱، ۷/۰، ۱۰۵/۴ و ۵۲/۷ درصد در مقایسه با عدم کاربرد کود شد. نتایج نشان داد که کود میکوریز از طریق بهبود جذب عناصر غذایی، افزایش سنتز رنگیزه‌های گیاهی، افزایش محتوای آب نسبی برگ، فعالیت آنزیم کاتالاز و میزان پرولین برگ باعث بهبود کارایی فتوسیستم II و در نتیجه افزایش کارایی فتوسنتز کاهو شده که این موضوع باعث افزایش وزن تر اندام هوایی و در نتیجه عملکرد اقتصادی کاهو تحت شرایط تنش خشکی می‌گردد.

واژه‌های کلیدی: فلورسانس کلروفیل، کاتالاز، کلروفیل، میکوریز.

استناد: غنجعلی‌پور گوشکی، م.، عبدالهی، ع. و صادقی‌لاری، ع. (۱۴۰۰). اثر کود زیستی میکوریز بر شاخص‌های فیزیولوژیکی و عملکرد اقتصادی کاهو (*Lactuca sativa* L.) در شرایط تنش خشکی. *علوم سبزی‌ها*، ۵(۱)، ۱۷۳-۱۵۷.

حق چاپ:

حق چاپ برای نویسنده (گان) این مقاله محفوظ است. بر اساس قوانین انتشارات با دسترسی آزاد، تمام مطالعات چاپ شده در این مجله به‌صورت آزاد در وب سایت مجله برای عموم بدون پرداخت هزینه قابل‌دسترس است.

مقدمه

تنش‌های زیستی و غیرزیستی از عوامل اصلی کاهش عملکرد محصولات زراعی از جمله سبزیجات برگی هستند. به همین دلیل راهکارهای زیستی در راستای تولید پایدار که موجب تعدیل اثرات منفی این تنش‌ها بر رشد و عملکرد گیاه گردد مورد توجه محققین قرار گرفته است. در بین تنش‌های غیرزیستی، کم‌آبی از عوامل اصلی کاهش عملکرد محصولات زراعی در اکثر نقاط جهان است که میزان این کاهش عملکرد، به‌نحوه پاسخ گیاه به شرایط تنش بستگی دارد (Arbona *et al*., 2017).

کاهو (*Lectuca sativa* L.) گیاهی از خانواده شب‌بو یا Asteraceae بوده که به‌عنوان یکی از مهمترین سبزی‌های برگی در ایران و بسیاری از مناطق جهان کشت می‌گردد. کاهو از جمله محصولات حساس به تنش خشکی است که در سطوح فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و سلولی به خشکی پاسخ داده و با ایجاد تغییراتی از قرارگرفتن تحت شرایط تنش اجتناب کرده یا مقاومت آن افزایش می‌یابد (Tsabedze & Wahome, 2010).

تنش خشکی از طریق ایجاد رادیکال‌های آزاد و گونه‌های فعال اکسیژن موجب تخریب رنگیزه‌های فتوسنتزی، کاهش سرعت و میزان فتوسنتز و در نتیجه کاهش تولید مواد پرورده در گیاهان زراعی می‌شود به‌طوری‌که کاهش کلروفیل را می‌توان به‌عنوان شاخص فعالیت اکسیداتیو گونه‌های فعال اکسیژن در گیاهان تحت تنش در نظر گرفت (Asrar & Elhindi, 2011). همچنین شرایط کم‌آبی از طریق اثر مخرب بر واکنش‌های نوری فتوسنتز گیاه از طریق کاهش حداکثر کارایی کوانتوم فتوسیستم II (F_v/F_m)، باعث کاهش عملکرد کوانتومی و در نتیجه کاهش ظرفیت فتوسنتزی می‌شود (Dalal & Tripathy, 2018; Chaves *et al*., 2009). از آنجا که در برگ‌هایی که در شرایط تاریکی قرار دارند تمام مراکز واکنشی در فتوسیستم II باز هستند، بنابراین با تابش نور قرمز فتوسیستم دارای کمترین فلورسانس اولیه (F0) است. هر چه این شاخص کمتر باشد بیانگر سرعت بیشتر انتقال الکترون و در نتیجه تسریع فتوسنتز است. تنش‌های محیطی با ایجاد خسارت به مراکز واکنش فتوسیستم II موجب تشدید فلورسانس اولیه می‌شوند (Dalal & Tripathy, 2018). وقتی شدت نور کامل باشد فلورسانس از مقدار F0 به حداکثر مقدار خود یعنی Fm می‌رسد. هر چه سیستم قادر باشد تعداد الکترون بیشتری را پذیرا باشد، کاراتر بوده و Fm بالاتری دارد. فلورسانس متغیر (Fv) بیانگر اختلاف بین فلورسانس حداکثر و فلورسانس اولیه است (Li *et al*., 2013). تنش‌ها غالباً سبب افزایش فلورسانس اولیه (F0) و کاهش فلورسانس متغیر (Fv) و در نتیجه کاهش Fv/Fm می‌گردد (Dalal & Tripathy, 2018). شواهدی مبنی بر کاهش کارایی فتوسیستم II در چغندرقند (*Beta vulgaris* L.) و ارقام مختلف لوبیا (*Phaseolus vulgaris* L.) در اثر تنش خشکی گزارش شده است (Ghanbari *et al*., 2013; Li *et al*., 2013).

تحقیقات نشان داده است گیاهان با فعال نمودن آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و سنتز ترکیبات سازگار مانند پرولین به تنش پاسخ می‌دهند. به‌عنوان مثال مشخص شده است فعالیت کاتالاز برای رفع سمیت پراکسید هیدروژن که تحت شرایط تنش ایجاد می‌شود بسیار ضروری است؛ زیرا از خسارت‌های حاصل از تنش اکسیداتیو جلوگیری می‌کند (Shivashankara *et al*., 2016).

محتوای نسبی آب برگ یکی از شاخص‌های مهم برای تعیین وضعیت رطوبتی و رشد گیاه در شرایط تنش است. بالا بودن این شاخص باعث بهبود رشد و افزایش تحمل گیاه در شرایط تنش خشکی می‌گردد (Soltys-Kalina *et al*., 2016). گزارش شده است که کم‌آبی، محتوای نسبی آب برگ را در برگ‌های گیاهان مختلف کاهش می‌دهد (Salehpour *et al*., 2009; Ghanbari *et al*., 2013; Jahangiri Nia *et al*., 2017).

کاربرد میکروارگانیسم‌های مفید از جمله قارچ‌های میکوریز از راهکارهای نوین کشاورزی پایدار جهت کاهش خسارت تنش‌های محیطی به‌ویژه در مناطق خشک و نیمه‌خشک محسوب می‌شوند (Rapparini & Penuelas, 2014; Haghighi & Najafai, 2020). ایجاد همزیستی میکوریزی یکی از قدیمی‌ترین و رایج‌ترین راهکارهای افزایش جذب عناصر غذایی و تحمل گیاهان در شرایط تنش‌های محیطی از جمله تنش خشکی است (Ortiz *et al*., 2015; Heidari & Karami, 2014; Rapparini & Penuelas, 2014). به‌طوری‌که همزیستی میکوریزی در شرایط تنش خشکی باعث بهبود تولید گیاهان از طریق جذب بیشتر عناصر غذایی غیرمتحرک مانند فسفر، روی و مس می‌شود، به‌علاوه تحمل گیاهان به تنش خشکی را از طریق بهبود جذب آب و پتانسیل آماس برگ، کنترل منافذ روزنه‌ای و تعرق، افزایش طول و عمق ریشه و توسعه ریسه‌های انتهایی افزایش می‌دهد (Ortiz *et al*., 2015; Rapparini & Penuelas, 2014). نقش مثبت کاربرد کود میکوریز در بهبود ویژگی‌های زراعی، فیزیولوژیک و عملکرد گیاهان مختلف از جمله کاهو گزارش شده است (Aroca *et al*., 2007, 2008; Esmaielpour *et al*., 2013; Kyriazopoulos *et al*., 2014; Badvi *et al*., 2015; Rahimi *et al*., 2018; Jahangiri Nia *et al*., 2017). برخلاف این نتایج گزارش شده است که افزایش تراکم قارچ‌های میکوریز در خاک‌های با درصد نیتروژن پایین از طریق افزایش رقابت بین قارچ و گیاه برای جذب نیتروژن موجب کاهش رشد گیاه میزبان می‌گردد (Wang *et al*., 2018).

در روابط آب، خاک و گیاه، ایجاد همزیستی بین گیاه و میکروارگانیزم‌های خاک جهت افزایش تحمل گیاه به شرایط تنش خشکی اهمیت زیادی دارد. با توجه به اینکه در ایران درباره تأثیر زندگی همزیستی میکوریزی بر ویژگی‌های فیزیولوژیکی و عملکرد کاهو در شرایط تنش خشکی پژوهش کمی انجام شده است، بنابراین هدف از انجام این پژوهش بررسی اثر سطوح مختلف تنش خشکی و کود میکوریز بر برخی ویژگی‌های فیزیولوزیکی و عملکرد اقتصادی کاهو می‌باشد.

مواد و روش‌ها

به‌منظور بررسی اثر کاربرد کود زیستی میکوریز بر ویژگی‌های فیزیولوژیکی و عملکرد اقتصادی کاهو رقم سیاهو در شرایط تنش خشکی، آزمایشی به‌صورت اسپلیت- پلات در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه هرمزگان در سال زراعی ۹۷-۱۳۹۶ انجام شد. فاکتورهای آزمایش شامل تنش خشکی به‌عنوان فاکتور اصلی در سه سطح آبیاری کامل (شاهد)، تنش متوسط و تنش شدید خشکی و فاکتور فرعی شامل کاربرد کود میکوریز به‌صورت مخلوط با خاک در چهار سطح (صفر، پنج، ۱۰ و ۲۰ گرم در مترمربع) بود. قبل از انجام آزمایش نمونه‌برداری خاک از عمق صفر تا ۳۰ سانتی‌متر انجام شد و برای تعیین خصوصیات فیزیکی و شیمیایی به آزمایشگاه خاک منتقل شد. نتایج آزمون خاک در جدول ۱ ارائه شده است. پس از آماده‌سازی تعداد ۳۶ عدد کرت فرعی با ابعاد ۱۰۰× ۱۲۵ سانتی‌متر و قبل از کشت کاهو، کود میکوریز (تهیه شده از شرکت دانش‌بنیان زیست‌فناور توران) که تلفیقی از سه گونه قارچ *Glumos intraradices*، *G. mosseae*، *G. fasciculatum* و شامل اسپور، ریسه و خاک آغشته به قارچ بود (جدول ۲). سطوح صفر، پنج، ۱۰ و ۲۰ گرم در مترمربع به‌طور یکنواخت در هر کرت با خاک مخلوط شد. بذر کاهو رقم سیاهو از شرکت پاکان بذر با درصد خلوص ۹۸ درصد و قوه نامیه بذر ۸۵ درصد تهیه و در اواخر آذرماه ۱۳۹۶ در هر واحد آزمایشی با فواصل ۲۵×۵۰ سانتی‌متر و تراکم هشت بوته در مترمربع کشت شدند. جهت جلوگیری از اختلاط تیمارهای آبیاری و کود، بین کرت‌های اصلی و فرعی به‌ترتیب ۷۵ و ۲۵ سانتی‌متر فاصله نکاشت در نظر گرفته شد.

جدول ۱- نتایج آزمایش برخی ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی خاک مزرعه در عمق صفر تا ۳۰ سانتی‌متر
Table 1- Laboratory results of some physical and chemical properties of field soil at a depth of 0 to 30 cm

بافت Texture	هدایت الکتریکی EC	pH	مس Cu	منگنز Mn	آهن Fe	روی Zn	پتاسیم قابل‌دسترس Available K	فسفر قابل‌دسترس Available P	نیتروژن کل Total N	کربن آلی Orgaic C
	دسی‌زیمنس بر مترمربع $dS\ m^{-2}$		---------- میلی‌گرم بر کیلوگرم $mg\ kg^{-1}$ ----------						---- درصد % ----	
سیلتی- لوم Silty-loam	1.21	7.68	0.9	6.1	9.7	0.8	519.33	20.6	0.03	0.35

جدول ۲- ویژگی‌های کود میکوریز
Table 1- Characteristics of mycorrhiza fertilizer

گونه قارچ Fungi species	تعداد تقریبی اسپور زنده قارچ در هر گرم Approximate number of live fungal spores per gram	طول تقریبی ریسه قارچ در هر گرم خاک (متر) Approximate length of fungus hyphae per gram of soil (m)
Glumos intraradices	70-120	15-40
Glumos mosseae	50-150	20-50
Glumos fasciculatum	50-150	10-30

جهت آبیاری کاهو از روش آبیاری قطره‌ای نواری (تی‌تیپ) استفاده شد. گیاهان تا مرحله دو تا چهار برگی به‌منظور استقرار بهینه، به‌صورت منظم و روزانه آبیاری شدند. برای اعمال تنش خشکی، حجم آب آبیاری تیمار آبیاری کامل (شاهد)، تنش خشکی متوسط و شدید به‌ترتیب بر اساس تأمین ۱۰۰، ۷۵ و ۵۰ درصد تخلیه رطوبت سهل‌الوصول، با اندازه‌گیری رطوبت خاک و با توجه به عمق توسعه ریشه محاسبه گردید. رطوبت خاک در حالت ظرفیت زراعی و نقطه پژمردگی دائم با استفاده از دستگاه صفحات فشاری (مدل Abzar Tosseh Sahand ساخت ایران) به‌ترتیب به‌میزان ۲۰ و ۶ درصد وزنی تعیین گردید. درصد رطوبت حجمی خاک از حاصلضرب درصد رطوبت وزنی در وزن مخصوص ظاهری خاک به‌دست آمد (Saxton & Rawls, 2006). عمق و حجم آب آبیاری در هر نوبت به‌صورت روابط ذیل مشخص گردید.

رابطه (۱) $\theta_{TAW}: \theta_{FC}-\theta_{PWP}$

رابطه (۲) $\theta_{RAW}: \theta_{TAW}\times MAD$

رابطه (۳) $d: \theta_{RAW}\times D_{rz}$

رابطه (۴) $V: d\times A$

در روابط بالا θ_{TAW}، θ_{FC}، θ_{PWP} و θ_{RAW} به‌ترتیب کل آب قابل‌دسترس برای گیاه، رطوبت حجمی در حالت ظرفیت مزرعه، رطوبت حجمی در حالت نقطه‌ی پژمردگی دائم و آب سهل‌الوصول برای گیاه می‌باشند. MAD: حداکثر تخلیه مجاز رطوبتی که بر اساس دستورالعمل فائو ۵۶ عدد ۰/۵ در نظر گرفته شد (Allen, 1998)، D_{rz}: عمق ریشه (میلی‌متر)، d: عمق آب آبیاری (میلی‌متر)، A: سطح هر کرت آزمایشی (مترمربع) و V: حجم آب آبیاری (لیتر).

جهت اجرای دقیق تیمارهای کم‌آبیاری در هر نوبت آبیاری دبی ورودی به هر لوله فرعی با استفاده از روش حجمی اندازه‌گیری و سپس از رابطه ۵ زمان آبیاری محاسبه گردید:

رابطه (۵) $t: (V/Q)/3600$

در رابطه بالا t: زمان آبیاری (ساعت)، Q: دبی ورودی به لوله فرعی (لیتر بر ثانیه) می‌باشد. درصد رطوبت حجمی خاک از حاصلضرب درصد رطوبت وزنی در وزن مخصوص ظاهری خاک به‌دست آمد (Saxton & Rawls, 2006). در هفته دهم پس از کاشت از هر کرت تعداد چهار بوته به‌صورت تصادفی انتخاب و صفات بیوشیمیایی شامل درصد تشکیل کلونیزاسیون قارچ بر

روی ریشه، رنگیزه‌های کلروفیل a، b و کلروفیل کل برگ، کارایی فتوسیستم II، فعالیت آنزیم کاتالاز و محتوای نسبی آب برگ اندازه‌گیری شد.

میزان درصد تشکیل کلونیزاسیون قارچ روی ریشه کاهو در زمان برداشت محصول با روش رنگ‌آمیزی اجزاء قارچ میکوریز با محلول ۰/۰۵ درصد تریپان بلو و لاکتوفنل از طریق برآورد طولی از ریشه که با میکوریز آلوده شده است با کمک میکروسکوپ چشمی مدل صا ایران با بزرگ‌نمایی ۲۵۰ تعیین شد (Phillips & Hayman, 1970). میزان کلروفیل و کاروتنوئید با حلال استون ارزیابی شد. مطابق این روش ۰/۵ گرم برگ تازه در داخل هاون چینی با ۱۰ میلی‌لیتر استون ۸۰ درصد سائیده گردید. عصاره حاصل برای ۱۰ دقیقه در دستگاه سانتریفوژ مدل MIKRO 220 Hettich با دور ۶۰۰۰ دور در دقیقه قرار داده شد. از محلول رویی مقدار سه میلی‌لیتر به داخل کووت اسپکتروفتومتر مدل Cecil CE2501 انگلستان ریخته شد و مقدار جذب در طول‌موج‌های ۶۴۹ و ۶۶۵ خوانده شد (Mackinney, 1941).

سنجش فعالیت آنزیم کاتالاز (واحد بر گرم وزن تر) با روش Aebi (۱۹۸۴) بر اساس کاهش جذب آب اکسیژنه (H_2O_2) در طول‌موج ۲۴۰ نانومتر صورت گرفت. مخلوط واکنش (سه میلی‌لیتر) شامل بافر پتاسیم فسفات ۵۰ میلی‌مولار، آب‌اکسیژنه ۱۵ میلی‌مولار و ۱۰۰ میکرو لیتر عصاره آنزیمی بود. با افزودن آب اکسیژنه به مخلوط واکنش، واکنش شروع و کاهش در جذب آب اکسیژنه در مدت ۶۰ ثانیه در طول موج ۲۴۰ نانومتر با دستگاه اسپکتروفتومتر مدل CE 2501, Cecil اندازه‌گیری شد.

برای سنجش محتوای پرولین از روش Bates و همکاران (۱۹۷۳) استفاده شد. ابتدا ۰/۵ گرم برگ تازه کاهو را در ۱۰ میلی‌لیتر اسید سولفوسالیسیلیک سه درصد سائیده شد. سپس محلول را با کمک کاغذ صافی به درون یک لوله آزمایش صاف کرده و به این محلول دو میلی لیتر ناین هیدرین و دو میلی لیتر اسید استیک غلیظ اضافه شد سپس لوله‌ها به‌مدت یک ساعت در حمام آب گرم BW-10G مدل Lab companion در دمای ۱۰۰ درجه سانتی‌گراد قرار گرفتند. پس از آن برای اتمام این مرحله لوله‌های حاوی محلول به درون یخ منتقل شدند. پس از سرد شدن محلول، چهار میلی‌لیتر تولوئن به محلول اضافه و بلافاصله به‌مدت ۳۰-۱۵ ثانیه ورتکس شد. از فاز رویی محلول، برای قرائت در طول موج ۵۲۰ نانومتر توسط دستگاه اسپکتروفتومتر استفاده شد. از تولوئن به‌عنوان محلول بلانک جهت رسم منحنی استاندارد استفاده شد. با کمک منحنی استاندارد میزان پرولین بر حسب میکرومول بر گرم وزن تر محاسبه شد.

حداکثر کارایی فتوسیستم II (Fv/Fm) حدود دو هفته پس از اعمال تنش با دستگاه کلروفیل فلوریمتر مدل (Hansatech, UK) اندازه‌گیری شد. برای اندازه‌گیری محتوای نسبی آب برگ از روش Ritchie و همکاران (۱۹۹۰) استفاده شد. برای محاسبه میزان پتاسیم و نیتروژن برگ از روش Cornelissen و همکاران (۲۰۰۳) استفاده شد. جهت اندازه‌گیری پتاسیم برگ از عصاره حاصل از سوزاندن تر و استفاده از دستگاه نورسنج شعله‌ای استفاده شد. جهت تهیه محلول استاندارد پتاسیم از کلریدپتاسیم استفاده شد. برای تعیین میزان فسفر برگ، از ۱۰ میلی‌لیتر عصاره حاصل از سوزاندن تر و افزودن ۱۰ میلی‌لیتر محلول آمونیوم مولیبدات و آمونیوم وانادات در اسید نیتریک و به حجم رساندن آن با آب مقطر به ۵۰ میلی‌لیتر و قرائت نمونه‌ها با روش رنگ‌سنجی با اسپکتروفتومتر در طول موج ۴۷۰ نانومتر استفاده شد. جهت تعیین عملکرد در پایان آزمایش به‌طور تصادفی در هر کرت از سطح یک مترمربع تعداد هشت بوته با در نظر گرفتن اثر حاشیه برداشت و بلافاصله با ترازوی دیجیتال توزین شدند.

تجزیه و تحلیل داده‌های به‌دست‌آمده، از طریق برنامه آماری SAS (9.1) انجام شد و میانگین داده‌ها از طریق آزمون حداقل تفاوت معنی‌دار LSD در سطح آماری پنج درصد مقایسه شدند.

نتایج و بحث

درصد تشکیل کلونیزاسیون قارچ روی ریشه

تنش خشکی باعث کاهش معنی‌دار تشکیل کلونیزاسیون قارچ روی ریشه کاهو شد؛ به‌طوری‌که این شاخص تحت شرایط آبیاری کامل، تنش متوسط و شدید خشکی به‌ترتیب ۳۱/۶، ۲۲/۷ و ۱۶/۷ درصد بود (جدول ۳).

به‌نظر می‌رسد تنش خشکی اثر منفی بر کارایی همزیستی قارچ میکوریز دارد که این موضوع توسط سایر مطالعات نیز مورد تأیید قرار گرفته است (Badvi *et al*., 2015). با افزایش میزان کود میکوریز، درصد تشکیل کلونیزاسیون قارچ بر روی ریشه کاهو به‌طور معنی‌دار در مقایسه با عدم کاربرد میکوریز افزایش یافت. در بین سطوح کود میکوریز بیشترین (۲۹/۸ درصد) و کمترین (۱۶/۵ درصد) میزان کلونیزاسیون قارچ به‌ترتیب در سطوح ۲۰ و پنج گرم در مترمربع به‌دست آمد (جدول ۳).

محتوای نسبی آب برگ

با افزایش شدت تنش خشکی محتوای نسبی آب برگ به‌طور معنی‌دار کاهش یافت؛ به‌طوری‌که در شرایط تنش متوسط و شدید خشکی محتوای نسبی آب برگ به‌ترتیب حدود ۴/۴ و ۱۴/۹ درصد در مقایسه با آبیاری کامل کاهش یافت (جدول ۳).

مشابه این نتایج گزارش شده است که تنش خشکی باعث کاهش محتوای رطوبت نسبی برگ کاهو می‌شود (Valença *et al*., 2018). معمولاً هر چه مقدار رطوبت خاک کمتر باشد، جذب آب توسط ریشه گیاه کمتر شده و پتانسیل آب برگ و در نتیجه محتوای نسبی آب برگ کاهش می‌یابد (Molina-Montenegro *et al*., 2011). میکوریز سبب افزایش محتوای نسبی آب برگ گردید؛ به‌طوری‌که کاربرد پنج، ۱۰ و ۱۲ گرم میکوریز به‌ترتیب سبب افزایش ۴/۸، ۶/۴ و ۹/۱ درصدی محتوای نسبی آب برگ گیاه کاهو گردید. نتایج همچنین نشان داد که بیشترین (۸۳/۸ درصد) و کمترین (۷۶/۸ درصد) محتوای رطوبت نسبی برگ به‌ترتیب در شرایط کاربرد ۲۰ گرم میکوریز و عدم کاربرد میکوریز مشاهده شد (جدول ۳). مشابه این نتایج گزارش شده است که تشکیل همزیستی میکوریزی و توسعه ریسه‌های قارچ میکوریز در گیاهان باعث افزایش جذب آب و در نتیجه بهبود محتوای نسبی آب برگ می‌شود (Jahangiri Nia *et al*., 2017; Rapparini & Penuelas, 2014).

رنگیزه‌های فتوسنتزی برگ

با افزایش سطح تنش خشکی میزان کلروفیل a و کل کاهش یافت؛ به‌طوری‌که در شرایط عدم کاربرد میکوریز، تنش شدید خشکی باعث کاهش معنی‌دار کلروفیل a و کل به‌ترتیب به‌میزان ۱۷/۸ و ۱۹/۳ درصد در مقایسه با آبیاری کامل شد (شکل ۱ و جدول ۴). کاربرد کود میکوریز باعث افزایش کلروفیل a و کل برگ کاهو در سطوح مختلف تنش خشکی شد. این افزایش در اغلب موارد معنی‌دار بود به‌طوری‌که با افزایش کود میکوریز از صفر به ۲۰ گرم در مترمربع، میزان کلروفیل a در شرایط آبیاری کامل، تنش متوسط و شدید خشکی به‌ترتیب به‌میزان ۲۹/۰، ۳۳/۹ و ۳۷/۹ درصد افزایش یافت (جدول ۴). این افزایش برای کلروفیل کل به‌ترتیب به‌میزان ۲۷/۸، ۳۱/۸ و ۳۰/۱ درصد بود (شکل ۱). این نتایج بیانگر این موضوع هستند که کاربرد کود میکوریز در شرایط تنش خشکی در مقایسه با شرایط بدون تنش در بهبود میزان کلروفیل برگ کاهو مؤثرتر می‌باشند. تنش خشکی باعث کاهش معنی‌دار کلروفیل b شد؛ به‌طوری‌که تنش شدید خشکی باعث کاهش میزان کلروفیل b به‌میزان ۲۵/۸ درصد در مقایسه با شاهد شد (جدول ۳). بررسی اثر سطوح مختلف کود میکوریز بر تغییرات کلروفیل b نشان داد که اگرچه تمام سطوح کود میکوریز باعث افزایش معنی‌دار این شاخص در مقایسه با شاهد شده است ولی تفاوت معنی‌داری بین سه سطح کود میکوریز مشاهده نمی‌شود (جدول ۳).

مشابه این نتایج برخی محققین نیز گزارش کردند کـه تنش خشـکی باعث کاهش معنی‌دار میزان کلروفیل در کاهو می‌شود (Valenca *et al*., 2018; Agami,

2013). می‌توان گفت در شرایط کم‌آبی در اثر فعالیت آنزیم‌های کلروفیلاز و پراکسیداز، کلروپلاست و کلروفیل تجزیه شده و در نتیجه غلظت رنگدانه‌های فتوسنتزی کاهش می‌یابد (Arbona *et al*., 2017). از طرف دیگر کاهش محتوای کلروفیل برگ ممکن است به‌علت کاهش فعالیت آنزیم گلوتامات لیگاز باشد که نقش مهمی در سنتز کلروفیل دارد (Dalal & Tripathy, 2018). همچنین گزارش شده است که در شرایط تنش خشکی در اثر تجمع گونه‌های فعال اکسیژن (Ajithkumar & Panneerselvam, 2014) و پراکسید هیدروژن کلروفیل تخریب می‌شود (Karagoz *et al*., 2018). مشابه این نتایج گزارش شده است که میکوریز در شرایط تنش‌های محیطی از جمله تنش خشکی باعث افزایش میزان کلروفیل در گیاهان می‌شود (Rapparini & Penuelas, 2014; Wang *et al*., 2019)، احتمالاً در شرایط تنش خشکی افزایش کلروفیل در اثر حضور مقادیر کم تا متوسط کود میکوریز (پنج و ۱۰ گرم در مترمربع) به‌دلیل افزایش سهم کربن جهت سنتز ترکیبات‌ایزوپرنوئیدی مانند کلروفیل توسط قارچ میکوریز است (Rapparini & Penuelas, 2014). برخلاف این نتایج برخی مطالعات نشان داده که در شرایط تنش خشکی کلروفیل تحت تأثیر میکوریز قرار نمی‌گیرد (Jahangiri Nia *et al*., 2017).

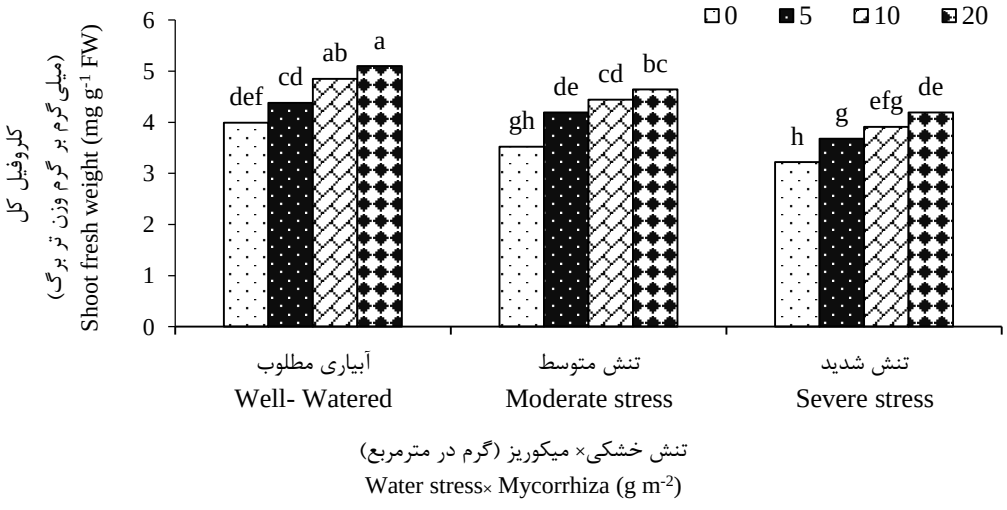
جدول ۳- تأثیر میکوریز و تنش خشکی بر میزان کلونیزاسیونزاسیون ریشه، کلروفیل b و مقدار رطوبت نسبی برگ کاهو

Table 3- The effect of mycorrhiza and drought stress on root colonization, chlorophyll b and relative moisture content of lettuce leaves

تنش خشکی Water stress	درصد کلونیزاسیونزاسیون قارچ در ریشه Root colonization (%)	کلروفیل b (میلی‌گرم بر گرم وزن تر) Chl b (mg g FW^{-1})	محتوای نسبی آب برگ (درصد) Leaf relative water content (%)
آبیاری مطلوب	31.6^{a}	1.87^{a}	84.3^{a}
تنش متوسط	22.7^{b}	1.69^{b}	76.1^{b}
تنش شدید	16.7^{c}	1.38^{c}	60.7^{c}
میکوریز (گرم در مترمربع) Mycorrhiza (g m^{-2})			
0	0.00^{c}	1.44^{b}	76.8^{c}
5	16.45^{b}	1.66^{a}	80.5^{b}
10	21.18^{ab}	1.73^{a}	81.7^{ab}
20	29.76^{a}	1.69^{a}	83.8^{c}

در هرستون میانگین‌های دارای حداقل یک حرف مشابه، از نظر آماری در سطح ۵ درصد اختلاف معنی‌دار ندارند.

In each column, the means with at least one same letter are not statistically significant at the 5% level.



شکل ۱- تأثیر میکوریز بر میزان کلروفیل کل برگ کاهو

Figure 1- Effect of mycorrhiza on the total chlorophyll content of lettuce leaves

میزان پرولین برگ

کاربرد کود میکوریز در شرایط آبیاری کامل و تنش متوسط خشکی باعث افزایش معنی‌دار پرولین برگ شد؛ اما در شرایط تنش شدید خشکی به‌دلیل کاهش میزان تشکیل کلونیزاسیون قارچ بر روی ریشه کاهو، سطوح پنج و ۱۰ گرم در مترمربع کود میکوریز نتوانست میزان پرولین برگ را به‌طور معنی‌دار افزایش دهد (جدول ۴). مشابه این نتایج گزارش شده است که تنش خشکی باعث افزایش سنتز پرولین به‌ویژه در شرایط تنش متوسط خشکی در گیاهان می‌شود؛ در حالی‌که با افزایش شدت تنش خشکی به‌دلیل کاهش فعالیت آنزیم‌های دخیل در بیوسنتز پرولین، سنتز این اسید آلی کاهش می‌یابد (Ghafari *et al*., 2018; Yooyongwec *et al*., 2013). همچنین گزارش شده است که به‌دلیل کاهش قدرت همزیستی قارچ‌های میکوریز در شرایط تنش شدید خشکی (Badvi *et al*., 2015) ممکن است تأثیر کود میکوریز در بهبود میزان پرولین برگ سبزیجات کاهش می‌یابد.

فسفر برگ

در هر سطح آبیاری، کاربرد کود میکوریز باعث افزایش فسفر برگ در مقایسه با شاهد (بدون کاربرد کود میکوریز) شد که این افزایش برای سطوح ۱۰ و ۲۰ گرم در مترمربع معنی‌دار بود. بیشترین میزان فسفر برگ هنگام کاربرد ۲۰ گرم در مترمربع کود میکوریز در آبیاری کامل (۲۵/۸ میلی‌گرم در گرم) و تنش متوسط خشکی (۲۴/۸ میلی‌گرم در گرم) به‌دست آمد که بیانگر ۴۴/۱ و ۵۴/۰ درصد افزایش در این صفت در مقایسه با شاهد (عدم کاربرد میکوریز) بود (جدول ۴). مشابه این نتایج گزارش شده است که تنش خشکی از طریق کاهش رشد ریشه و انتقال عناصر غذایی به ریشه موجب کاهش جذب عناصری چون فسفر می‌شود (Ortiz *et al*., 2015; Heidari & Karami, 2014). یکی از راهکارهای مهم برای افزایش فراهمی فسفر خاک یا افزایش جذب آن توسط ریشه گیاه، ایجاد زندگی همزیستی میکوریزی در گیاهان زراعی است (Gholinezhad & Darvishzadeh, 2015). همزیستی میکوریز در ریزوسفر گیاهان زراعی از طریق تشکیل ریسه قارچ موجب افزایش سطح تماس و قدرت جذب ریشه گیاه و در نتیجه بهبود جذب عناصر غذایی به‌ویژه فسفر می‌شود و به‌دنبال آن رشد گیاه در شرایط تنش خشکی افزایش می‌یابد (Wang *et al*., 2019; Gholinezhad & Darvishzadeh, 2015)

پتاسیم برگ

در تمام سطوح تنش خشکی کاربرد کود میکوریز باعث افزایش پتاسیم برگ شد. به‌طوری‌که کمترین (۱/۴۸) و بیشترین (۳/۹۴میلی‌گرم بر گرم) میزان پتاسیم برگ به‌ترتیب در تیمار تنش شدید خشکی و عدم کاربرد کود میکوریز و تیمار آبیاری کامل (شاهد) و کاربرد ۲۰ گرم در متربع کود میکوریز به‌دست آمد. با افزایش میزان کود میکوریز از صفر به ۲۰ گرم در مترمربع، میزان پتاسیم برگ در شاهد (آبیاری کامل)، تنش خشکی متوسط و تنش شدید خشکی به‌ترتیب ۱۳۱/۸، ۹۶/۴ و ۱۰۵/۴ درصد افزایش یافت (جدول ۴). مشابه این نتایج گزارش شده است که میکوریز باعث افزایش معنی‌دار پتاسیم برگ در شرایط تنش خشکی می‌شود (Esmaielpour *et al*., 2013). یکی از دلایل اصلی افزایش جذب پتاسیم توسط ریشه در حضور قارچ‌های میکوریز، افزایش سطح تماس و جذب ریشه گیاه در اثر تشکیل ریسه قارچ می‌باشد که این موضوع به‌دلیل نقش تنظیم کنندگی اسمزی پتاسیم باعث افزایش تحمل گیاهان به تنش خشکی می‌شود (Ortiz *et al*., 2015; Heidari & Karami, 2014; Rapparini & Penuelas 2014). نتایج نشان داد که جذب پتاسیم توسط کاهو در شرایط تنش خشکی کاهش می‌یابد. گزارش شده است که تنش خشکی به‌دلیل تأثیر بر سرعت تعرق و بارگیری عناصر در آوند چوبی و هچنین انحلال‌پذیری عناصر غذایی سبب کاهش مقدار عناصر غذایی گیاه می‌شود (Karagoz et al., 2018). از طرف دیگر در شرایط تنش خشکی به‌دلیل کاهش رشد ریشه و محدود شدن انتشار یون پتاسیم به سمت ریشه، جذب پتاسیم

توسط گیاهان محدود شده که این موضوع باعث کاهش تحمل گیاه به شرایط تنش می‌گردد (Wang *et al*., 2019; Ortiz *et al*., 2015).

کارایی فتوسیستم II

نتایج نشان داد که کاربرد کود زیستی میکوریز در شرایط تنش خشکی موجب بهبود شاخص کارایی فتوسیستم II کاهو شد. در هر سطح تنش خشکی با افزایش میزان کود میکوریز، کارایی فتوسیستم II افزایش یافت که این افزایش برای سطوح کودی ۱۰ و ۲۰ گرم در مترمربع در شرایط تنش خشکی متوسط و شدید معنی‌دار بود. در مجموع، بیشترین میزان کارایی فتوسیستم II (۰/۸۵) در تیمار ۲۰ گرم کود میکوریز+ شاهد و کمترین میزان (۰/۷۳) در تیمار عدم‌کاربرد کود میکوریز+ تنش خشکی متوسط به‌دست آمد (شکل ۲).

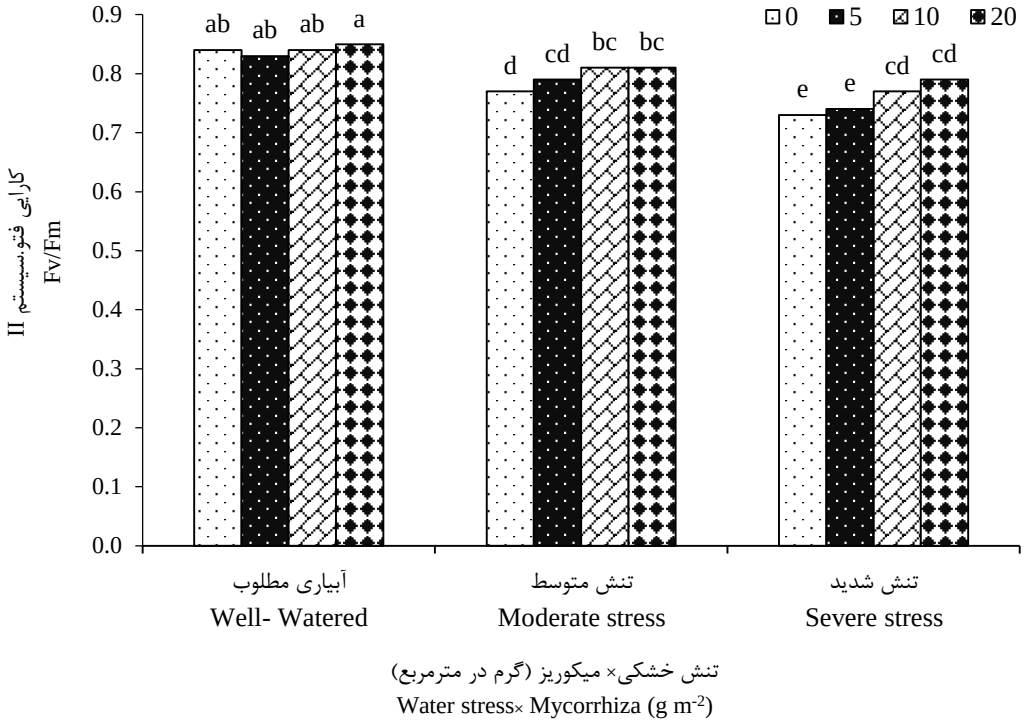
جدول ۴- اثر برهم‌کنش کود میکوریز و تنش خشکی بر ویژگی‌های فیزیولوژیکی و عملکرد اقتصادی کاهو
Table 4- Interaction effect of mycorrhiza fertilizer and water stress on physiological traits and economical yield of lettuce

تنش خشکی Water stress	میکوریز (گرم در مترمربع) Mycorrhiza ($g\ m^{-2}$)	پرولین (میکرومول بر گرم وزن تر) Proline ($\mu mol\ g^{-1}\ FW$)	کلروفیل a (میلی‌گرم بر گرم وزن تر) Chlorophyll a ($mg\ g^{-1}\ FW$)	فسفر (میلی‌گرم در گرم وزن خشک) P ($mg\ g^{-1}DW$)	پتاسیم (میلی‌گرم در گرم وزن خشک) K ($mg\ g^{-1}DW$)
شاهد Control	0	0.64^{e}	2.41^{de}	17.9^{efg}	1.70^{ef}
	5	0.68^{de}	2.59^{cd}	19.9^{de}	2.20^{de}
	10	0.75^{cd}	2.79^{bc}	23.1^{bc}	3.58^{ab}
	20	0.84^{ab}	3.11^{a}	25.8^{a}	3.94^{a}
تنش ملایم Mild	0	0.74^{cd}	2.01^{f}	16.1^{gh}	1.68^{ef}
	5	0.82^{bc}	2.44^{de}	18.2^{d-g}	1.77^{ef}
	10	0.84^{ab}	2.65^{cd}	20.7^{cd}	2.58^{cd}
	20	0.92^{a}	3.01^{ab}	24.8^{ab}	3.30^{b}
تنش متوسط Moderate	0	0.68^{de}	1.98^{f}	15.0^{h}	1.48^{f}
	5	0.75^{cd}	2.23^{ef}	17.3^{fgh}	1.94^{ef}
	10	0.75^{cd}	2.55^{cd}	19.3^{def}	2.50^{cd}
	20	0.79^{bc}	2.73^{c}	22.9^{bc}	3.04^{bc}

در هرستون میانگین‌های دارای حداقل یک حرف مشابه، از نظر آماری در سطح ۵ درصد اختلاف معنی‌دار ندارند.
In each column, the means with at least one same letter are not statistically significant at the 5% level.

شواهدی مبنی بر کاهش نسبت کارایی فتوسیستم II و در نتیجه کارایی فتوسیستم II در کاهو (Shin *et al*., 2020)، چغندرقند (Li *et al*., 2013)، ارقام مختلف لوبیا (Ghanbari *et al*., 2013) و ژنوتیپ‌های مختلف نخود (Rahbarian *et al*., 2011) در اثر تنش‌های‌محیطی‌مانندخشکی گزارش‌شده‌است. حداکثر کارایی فتوسیستم II با تحمل به خشکی در گیاهان همبستگی مثبت داشته و در گیاهان سالم مقدار آن بین ۰/۸۲ تا ۰/۸۵ می‌باشد (Shin *et al*., 2020). بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که کاهو نسبت به تنش خشکی به‌ویژه تنش متوسط (رطوبت خاک در حد ۵۰ درصد تخلیه رطوبت سهل‌الوصول) حساس بوده و قادر به حفظ ظرفیت فتوسنتزی خود مشابه گیاهان سالم نیست. مطالعات نشان دادند که در شرایط تنش خشکی، کاربرد میکوریز موجب افزایش کارایی فتوسیستم II در گیاهان می‌شود (Fini *et al*., 2011; Ruiz-Sanchez *et al*., 2011; Yooyongwech *et al*., 2013). این موضوع موجب کاهش تخریب نوری ساختار فتوسنتزی گیاه و در نتیجه افزایش میزان تثبیت دی‌اکسید کربن در شرایط تنش خشکی می‌شود (Yooyongwech *et al*., 2013). در همین رابطه گزارش شده که تلقیح گیاهان با میکوریز از طریق بهبود روابط آبی گیاه سبب

افزایش تعرق می‌شود که در این شرایط دمای برگ کاهش‌یافته و از آسیب ناشی از افزایش دما در شرایط تنش خشکی به فتوسیستم II و غشا تیلاکوئید جلوگیری می‌شود (Wu & Zou, 2009).



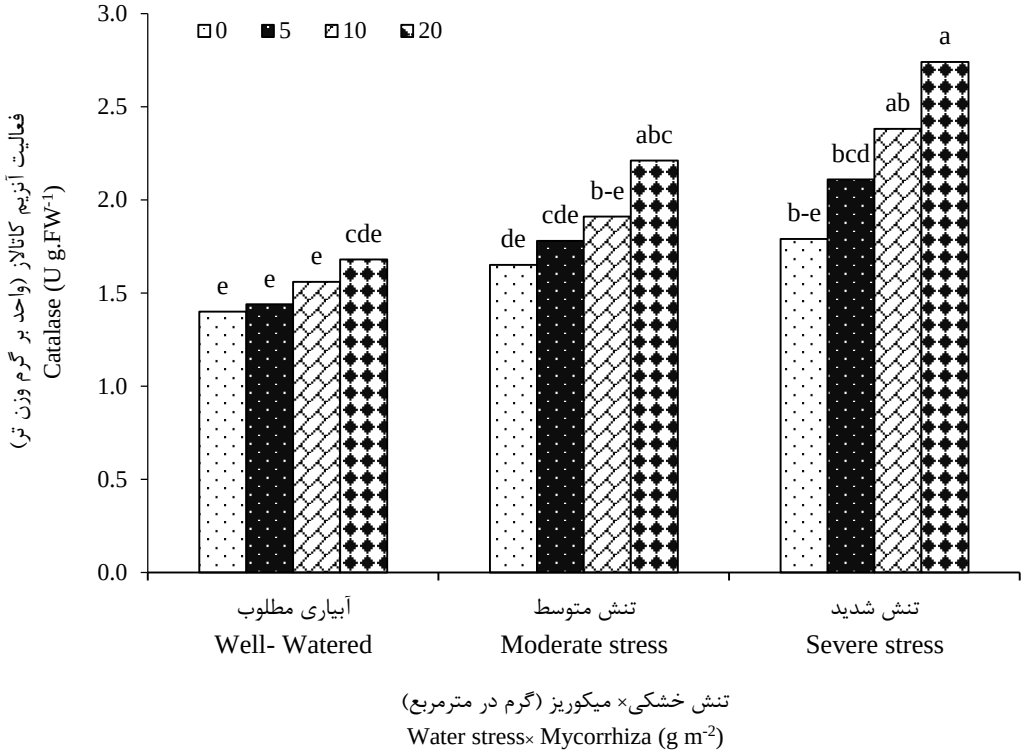
شکل ۲- تأثیر میکوریز بر میزان کارایی فتوسیستم II کاهو
Figure 2- The effect of mycorrhizae on Fv/Fm lettuce

فعالیت کاتالاز برگ

کاربرد میکوریز اگرچه باعث افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز در گیاه کاهو شد؛ اما تنها کاربرد ۲۰ گرم در مترمربع کود میکوریز در شرایط تنش خشکی متوسط و شدید باعث افزایش معنی‌دار کاتالاز در مقایسه با شاهد (عدم کاربرد میکوریز) گردید. به‌طوری‌که کاربرد ۲۰ گرم در مترمربع میکوریز در شرایط آبیاری کامل (شاهد)، تنش متوسط و شدید باعث افزایش فعالیت کاتالاز در مقایسه با شاهد (عدم کاربرد کود میکوریز) به‌ترتیب به‌میزان ۲۰/۰، ۳۳/۹ و ۵۳/۱ درصد شد (شکل ۳). در شرایط تنش خشکی به‌دلیل آسیب ساختار فتوسیستم II و کاهش کارایی دریافت نور خورشید، انرژی مازاد نورانی منجر به تولید گونه‌های فعال اکسیژن و در نتیجه تخریب ساختار غشای سلولی می‌شود (Dalal & Tripathy, 2018). در این شرایط جهت دفع گونه‌های فعال اکسیژن فعالیت آنزیم کاتالاز افزایش می‌یابد (Shivashankara *et al*., 2016). در این راستا افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان از جمله کاتالاز جهت مقابله با تنش اکسیداتیو ناشی از تنش‌های محیطی در گیاهان مختلف گزارش شده است (Ajithkumar & Panneerselvam, 2014; Shivashankara *et al*., 2016).

در این پژوهش، در هر سطح کود میکوریز، افزایش تنش خشکی باعث افزایش فعالیت کاتالاز شد که این افزایش در تنش خشکی شدید در مقایسه با شاهد معنی‌دار بود (شکل ۳). مشابه این نتایج مطالعات نشان داده است که قارچ میکوریز در افزایش تحمل گیاهان به تنش‌های محیطی از جمله تنش خشکی، از طریق افزایش میزان و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان از جمله کاتالاز نقش دارد (Rapparini & Penuelas, 2014). گزارش شده است که تلقیح میکوریز از طریق تغییر در میزان بیان ژن‌های مؤثر در فعالیت آنزیم‌های

آنتی‌اکسیدان از جمله کاتالاز سبب افزایش فعالیت آن‌ها در بافت گیاه می‌گردد (Wu & Zou, 2009).



شکل ۳- تأثیر میکوریز بر فعالیت آنزیم کاتالاز در کاهو

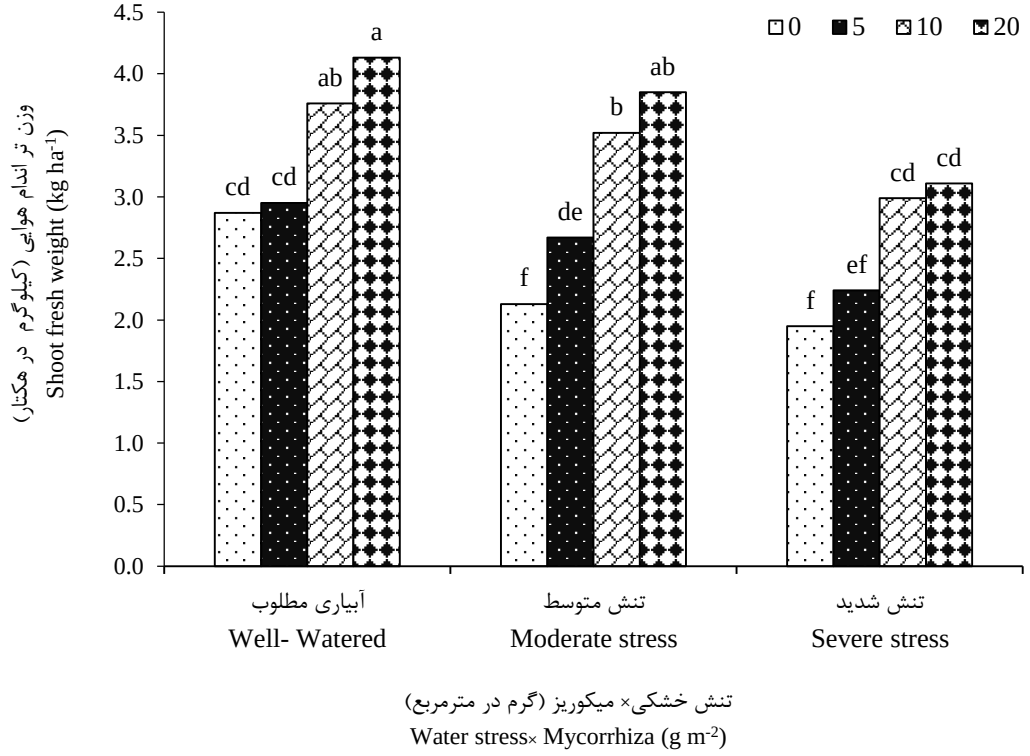
Figure 3- Effect of mycorrhiza on catalase activity in lettuce

وزن تر اندام هوایی

در هر سطح تنش خشکی کاربرد کود میکوریز در محیط ریشه اغلب باعث افزایش معنی‌دار وزن تر اندام هوایی کاهو در مقایسه با عدم کاربرد کود شد. کاربرد کود میکوریز باعث افزایش معنی‌دار وزن تر اندام هوایی در شرایط تنش خشکی در مقایسه با آبیاری کامل بدون کاربرد کود میکوریز شد و تفاوت معنی‌دار بین سطوح ۱۰ و ۲۰ گرم کود میکوریز مشاهده نشد. از طرف دیگر کاربرد ۲۰ گرم کود میکوریز در شرایط آبیاری کامل، تنش متوسط و شدید خشکی، باعث افزایش وزن تر اندام هوایی کاهو به‌ترتیب به‌میزان ۴۳/۹، ۸۰/۸ و ۵۹/۵ درصد در مقایسه با شاهد (عدم کاربرد میکوریز) شد. این نتایج بیانگر تأثیر بیشتر میکوریز در افزایش عملکرد کاهو در شرایط کم‌آبی است. در مجموع بیشترین (۴/۱۳ کیلوگرم در مترمربع) و کمترین (۱/۹۵ کیلوگرم در مترمربع) وزن تر اندام هوایی کاهو به‌ترتیب با کاربرد ۲۰ گرم در مترمربع میکوریز+ آبیاری کامل و عدم کاربرد میکوریز+ تنش خشکی متوسط به‌دست آمد (شکل ۴).

هر چند برخلاف این نتایج گزارش شده است که تنش خشکی متوسط باعث افزایش عملکرد اقتصادی کاهو می‌شود (Paim *et al*., 2020)، ولی گزارش شده است که تنش خشکی از طریق کاهش کارایی فتوسیستم II و سرعت فتوسنتز (Valenca *et al*., 2018)، بسته شدن روزنه به‌دلیل افزایش هورمون آبسیزیک اسید، کاهش محتوای نسبی آب برگ، کاهش جذب دی‌اکسید کربن و در نتیجه کاهش سرعت فتوسنتز (Molina-Montenegro *et al*., 2011)، کاهش سرعت رشد محصول (Kizil *et al*., 2012) و ایجاد رادیکال‌های آزاد و گونه‌های فعال اکسیژن باعث تخریب و کاهش کلروفیل (Shivashankara *et al*.,

2016) و در نتیجه باعث کاهش وزن اندام هوایی و عملکرد اقتصادی کاهو می‌شود. از طرف دیگر گزارش شده است که در شرایط تنش خشکی، با کاهش محتوای نسبی آب برگ و فشار تورژسانس سلول، سرعت فتوسنتز و تولید و انتقال مواد پرورده کاهش می‌یابند که این موضوع باعث کاهش سرعت رشد گیاه و در نتیجه کاهش وزن اندام هوایی سبزیجات برگی می‌شود (Assaha *et al*., 2016).



شکل ۴- تأثیر میکوریز بر وزن تر اندام‌های هوایی کاهو
Figure 4- Effect of mycorrhizae on the shoot fresh weight of lettuce

مشابه این نتایج نقش مثبت کاربرد کود میکوریز در بهبود ویژگی‌های رویشی و عملکرد اقتصادی گیاهان مختلف از جمله کاهو در شرایط تنش‌های محیطی به‌ویژه خشکی گزارش شده است (Rahimi *et al*., 2018; Jahangiri Nia *et al*., 2017; Gholinezhad *et al*., 2015; Kyriazopoulos *et al*., 2014; Esmaielpour *et al*., 2013; Aroca *et al*., 2007 & 2008).

به‌نظر می‌رسد در این مطالعه کود میکوریز از طریق افزایش فعالیت کاتالاز، شاخص کارایی فتوسیستم II، میزان کلروفیل و محتوی نسبی آب برگ و همچنین بهبود جذب عناصر غذایی پتاسیم و فسفر موجب افزایش میزان فتوسنتز و در نتیجه بهبود وزن تر اندام هوایی و در نتیجه عملکرد اقتصادی کاهو در شرایط تنش گردید. مطالعات نشان داده است که قارچ‌های میکوریز از طریق بهبود و توسعه ریشه گیاهان در اثر افزایش سطح جذب فعال ریشه از طریق نفوذ ریسه‌های قارچ در خاک باعث افزایش جذب عناصر غذایی به‌ویژه فسفر و پتاسیم و بهبود ویژگی‌های رویشی گیاهان در شرایط تنش‌های محیطی از جمله خشکی می‌شود (Wang *et al*., 2019; Gholinezhad *et al*., 2015). از طرف دیگر به‌نظر می‌رسد قارچ‌های میکوریز به‌ویژه جنس *Glumos* از طریق تعدیل جذب عناصر غذایی مورد نیاز گیاه، ساخت و ترشح مواد محرک رشد گیاهی و ترشح اسیدهای‌آمینه مختلف موجب رشد و

توسعه ریشه و اندام هوایی و در نتیجه افزایش عملکرد اقتصادی در شرایط تنش‌های محیطی می‌شوند (Wang *et al*., 2019; Oritz *et al*., 2015; Habibi *et al*., 2014; Rapparini & Penuelas, 2014). همچنین قارچ‌های میکوریز از طریق افزایش ظرفیت آنتی‌اکسیدانی گیاه باعث افزایش مقاومت به خشکی و در نتیجه بهبود ویژگی‌های رویشی و عملکرد گیاهان در شرایط کم‌آبی می‌شوند (Rapparini & Penuelas 2014; Yooyongwech *et al*., 2013).

نتیجه‌گیری کلی

کاربرد کودهای زیستی از جمله کودهای میکوریز در راستای نیل به اهداف کشاورزی زیستی و پایدار و جهت کاهش اثرات منفی تنش‌های محیطی مورد توجه محققین و کشاورزان قرار گرفته است. نتایج این پژوهش که بر روی پاسخ شاخص‌های فیزیولوژیکی و عملکرد اقتصادی کاهو به کاربرد کود میکوریز در شرایط تنش خشکی انجام شد، نشان داد که در شرایط تنش خشکی صفاتی مانند تشکیل کلونیزاسیون ریشه، عملکرد اقتصادی، محتوای نسبی آب برگ، میزان کلروفیل a، b و کل، کارایی فتوسیستم II و میزان فسفر و پتاسیم برگ کاهش در حالی‌که میزان کاتالاز برگ افزایش یافت. کاربرد کود میکوریز از طرفی باعث بهبود ویژگی‌های فیزیولوژیکی برگ مانند میزان کلروفیل a، b و کل، محتوای نسبی آب برگ، کارایی فتوسیستم II و میزان کاتالاز طرف دیگر موجب افزایش جذب عناصر غذایی شامل فسفر و پتاسیم در کاهو شد. تأثیر کاربرد کود میکوریز بر صفات مورد ارزیابی در شرایط تنش خشکی متوسط به‌دلیل کاهش تشکیل کلونیزاسیون قارچ روی ریشه کاهو کاهش یافت. به‌نظر می‌رسد در این مطالعه کود میکوریز از طریق افزایش محتوای نسبی آب برگ، جذب عناصر غذایی، فعالیت آنزیم کاتالاز و کلروفیل باعث افزایش فتوسنتز گردید که این موضوع باعث بهبود وزن تر اندام هوایی و در نتیجه عملکرد اقتصادی در کاهو در شرایط تنش خشکی گردید.

References

- Aebi, H. (1984). Catalase in vitro. *Methods Enzymology*, 105, 121-126.
- Agami, R. A. (2013). Salicylic acid mitigates the adverse effect of water stress on lettuce (*Lactuca sativa* L.). *Journal of Applied Sciences Research*, 9, 5701-5711.
- Ajithkumar, I. P. & Panneerselvam, R. (2014). ROS scavenging system, osmotic maintenance, pigment and growth status of *Panicum sumatrense* roth. under drought stress. *Cell Biochemistry and Biophysics*, 68, 587-595.
- Arbona, V., Manzi, M., Zandalinas, S. I., VivesPeris, V., Perez-Clemente, R. M. & Gomez Cadenas, A. (2017). Physiological, metabolic, and molecular responses of plants to abiotic stress. In: M. Sarwat, A. Ahmad, M. Z. Abdin & M. M. Ibrahim. (Eds.). *Stress Signaling in Plants: Genomics and Proteomics Perspective*. (pp. 1-35.) Springer Cham.
- Allen, R. G., Pereira, L. S., Raes, D. & Smith, M. (1998). Crop evapotranspiration; Guidelines for computing crop water requirements. FAO Irrigation and Drainage Paper No. 56, Rome, Italy.
- Aroca, R., Porcel, R. & Ruiz-Lozano, J. M. (2007). How does arbuscular mycorrhizal symbiosis regulate root hydraulic properties and plasma membrane aquaporins in *Phaseolus vulgaris* under drought, cold or salinity stresses? *New Phytologyst*, 173, 808-816.
- Aroca, R., Vernieri, P. & Ruiz-Lozano, J. M. (2008). Mycorrhizal and nonmycorrhizal *Lactuca sativa* plants exhibit contrasting responses to exogenous ABA during drought stress and recovery. *Journal of Experimental Botany*, 59, 2029-2041.
- Assaha, D. V. M., Liu, L., Ueda, A., Nagaoka, T. & Saneoka, H. (2016). Effect of drought stress on growth, solute accumulation amd membrane stability of leafy vegetable, huckleberry (*Solanum scabrum* Mill.). *Journal of Environmental Biology*, 37, 107-114.

- Asrar, A. & Elhindi, K. M. (2011). Alleviation of drought stress of marigold (*Tagetes ereca*) plants by using arbuscular mycorrhizal fungi. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 18, 93-98.
- Badvi, H., Alemzade Ansari, N., Mahmoodi sorestani, M. & Eskandari, F. (2015). Effects of drought stress and mycorrhizal fungi on some morphophysiological characteristics of lettuce (*Lactuca sativa* L.). *Journal of Plant Productions*, 38, 27-39. (In Persian)
- Bates, L. S., Waldern, R. P. & Teare, I. D. (1973). Rapid assay for determination of free proline for water stress studies. *Plant and Soil*, 39, 205-207.
- Chaves, M. M., Flexas, J. & Pinheiro, C. (2009). Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*, 103, 551-560.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., Ter Steege, H., Morgan, H. D., Van Der Heijden, M. G. A., Pausas, J. G. & Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335-380.
- Dalal, V. K. & Tripathy, B. C. (2018). Water-stress induced downsizing of light-harvesting antenna complex protects developing rice seedlings from photo-oxidative damage. *Scientific Reports*, 8, 5955.
- Esmaielpour, B., Jalilvand, P. & Hadian, J. (2013). Effects of drought stress and arbuscular mycorrhizal fungi on some morphophysiological traits and yield of savory (*Satureja hortensis* L.). *Journal of Agroecology*, 5, 169-177. (In Persian)
- Fini, A., Frangi, P., Amoroso, G., Piatti, R., Faoro, M., Bellasio, C. & Ferrini, F. (2011). Effect of controlled inoculation with specific mycorrhizal fungi from the urban environment on growth and physiology of containerized shade tree species growing under different water regimes. *Mycorrhiza*, 21, 703-719.
- Ghafari, H., Tadayon, M. R. & Razmjoo, J. (2018). Effect foliar of proline on some physiological indices of sugar beet (*Beta vulgari* L.) to water deficit condition. *Journal of Plant Process and Function*, 7, 13-26. (In Persian)
- Ghanbari, A.A., Shakiba, M.R., Toorchi, M. & Choukan. R. (2013). Morpho-physiological responses of common bean leaf to water deficit stress. *European Journal of Experimental Biology*, 3, 487-492
- Gholinezhad, E. & Darvishzadeh, R. (2015). Effect of mycorrhizal fungi on yield and yield components of sesame (*Sesamum indicum* L.) landraces under different irrigation levels. *Journal of Agricultural Science and Sustainable Production*, 25, 119-135. (In Persian)
- Habibi, S., Meskarbashee, M. & Farzaneh, M. (2014). Influence of three species of mycorrhizal fungi (*Glomus* SPP.) on physiological characters of wheat under the salinity conditions. *Journal of Plant production* (*Scientific Journal of Agriculture*), 37, 37-52. (In Persian)
- Haghighi, M. & Najafai, H. (2020). The effect of humic acid on alleviating drought stress effects in tomato (*Lycopersicum esculentum* Mill.). *Journal of Vegetables Science*. 3,147-158. (In Persian).
- Heidari, M. & Karami, V. (2014). Effect of drought stress and mycorrhizal species on yield and grain yield components, chlorophyll rate and biochemical compounds of sunflower. *Evironmental Stresses in Crop Sciences*, 6, 17-26. (In Persian)
- Jahangiri Nia, E., Syyadat, A., Koochakzadeh, A., Sayyahfar, M. & Moradi Telavat, M. R., (2017). The effect of vermicompost and mycorrhizal inoculation on grain yield and some physiological characteristics of soybean (*Glycine max* L.) under water Stress Condition. *Journal of Agroecology*, 8(4),

583-597. (In Persian)
- Karagoz, H., Cakmakci, R., Hosseinpour, A. & Kodaz, S. (2018). Alleviation of water stress and promotion of the growth of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) plants by multi-traits rhizobacteria. *Applied Ecology and Environmental Research*, 16, 6801-6813.
- Kizil, U., Genç, L., Inalpulat, M., Sapolyo, D. & Mirik, M. (2012). Lettuce (*Lactuca sativa* L.) yield prediction under water stress using artificial neural network (ANN) model and vegetation indices. *Zemdirbyste Agriculture*, 99, 409-418.
- Kyriazopoulos, A. P., Orfanoudakis, M., Abraham, E. M., Parissi, Z. M. & Serafidou, N. (2014). Effects of arbuscular mycorrhiza fungi on growth characteristics of *Dactylis glomerata* L. under drought stress conditions. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 42, 132-137.
- Li, G. L., Wu, H. X., Sun, Y. Q. & Zhang, S. Y. (2013). Response of chlorophyll fluorescence parameters to drought stress in sugar beet seedlings. *Russian Journal of Plant Physiology*, 60, 337-342.
- Mackinney, G. (1941). Absorption of light by chlorophyll solutions. *Journal of Biological Chemistry*, 140, 315-322.
- Molina-Montenegro, M. A., Zurita-Silva, A. & Oses, R. (2011). Effect of water availability on physiological performance and lettuce crop yield (*Lactuca sativa*). *Ciencia e Investigación Agraria*, 38, 65-74.
- Ortiz, N., Armada, E., Duque, E., Roldan, A. & Azcon. R. (2015). Contribution of arbuscular mycorrhizal fungi and/or bacteria to enhancing plant drought tolerance under natural soil conditions: effectiveness of autochthonous or allochthonous strains. *Journal of Plant Physiology*, 174, 87-96.
- Paim, B. T., Crizel, R. L., Tatiane, S. J., Rodrigues, V. R., Rombaldi, C. V. & Galli. V. (2020). Mild drought stress has potential to improve lettuce yield and quality. *Scientia Horticulturae*, 272, 109578.
- Phillips, J. M. & Hayman. D. S. (1970). Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society*, 55, 158-161.
- Rahbarian, R., khavari-Nejad, R., Ganjeali, A., Bagheri, A. & Najafi, F. (2011). Drought stress effects on photosynthesis, chlorophyll fluorescence and water relations in tolerant and susceptible chickpea (*Cicer arietinum* L.) genotyps. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*, 53, 47-56.
- Rahimi, A., Jahanbin, S., Salehi, A. & Farajee, H. (2018). The effect of mycorrhiza on yield, oil content and water use efficiency of medicinal plant of Borage (*Borago officinails* L.) under water stress. *Iranian Journal of Horticultural Science*, 49, 407-415. (In Persian)
- Rapparini, F. & Penuelas, J. (2014). Mycorrhizal fungi to alleviate drought stress on plant growth. In: M., Miransari M. (Ed.). *Use of microbes for the alleviation of soil stresses* (vol 1). (pp. 21-42). Springer New York.
- Ritchie, S. W., Nguyen, H. T. & Holaday, A. S. (1990). Leaf water content and gas exchange parameters of two wheat genotypes differing in drought resistance. *Crop Science*, 30, 105-111.
- Ruiz-Sanchez, M., Armada, E., Munoz, Y., de Salamone, I. E. G., Aroca R, Ruiz-Lozano J. M., & Azcon, R. (2011). *Azospirillum* and arbuscular mycorrhizal colonization enhanced rice growth and physiological traits under well-watered and drought conditions. *Journal of Plant Physiology*, 168, 1031-1037.
- Salehpour, M., Ebadi, A., Izadi, M. & Jamaati-e-Somarin, S. (2009). Evaluation of water stress and nitrogen fertilizer effects on relative water content, membrane stability index, chlorophyll

and some other traits of lentils (*Lens culinaris* L.) under hydroponics conditions. *Research Journal of Environmental Sciences*, 3, 103-109.
- Saxton, K. E. & Rawls, W. J. (2006). Soil water characteristic estimates by texture and organic matter for hydrologic solutions. *Soil Science Society of America Journal*, 70, 1569-1578.
- Shivashankara, K. S., Pavithra, K. C. & Geetha, G. A. (2016). Antioxidant protection mechanism during abiotic stresses. In: N. K. S., Rao. & K. S. Shivashankara (Eds). *Abiotic Stress Physiology of Horticultural Crops*. (pp. 47-70.) Springer Nature, India.
- Shin, Y. K., Bhandari, S. R., Jo, J. S., Song, J. W., Cho, M. C., Yang, E. Y. & Lee, J. G. (2020). Response to salt stress in lettuce: changes inchlorophyll fluorescence parameters, phytochemical contents, and antioxidant activities. *Agronomy*, 10, 1627.
- Soltys-Kalina, D., Plich, J., Strzelczyk-Zyta, D., Sliwka, J & Marczewski, W. (2016). The effect of drought stress on the leaf relative water content and tuber yield of a half-sib family of 'Katahdin'-derived potato cultivars. *Breeding Science*, 66, 328-331.
- Tsabedze M. W. & Wahome P. K. (2010). Influence of different irrigation regimes on production of lettuce. *American-Eurasian Journal of Agricultural and Environmental Science*, 8, 233-238.
- Valença, D. C., Carvalho, D. F., Reinert, F., Azevedo, R. A., Pinho, C. F. & Medici, L. O. (2018). Automatically controlled deficit irrigation of lettuce in "organic potponics". *Scientia Agricola*, 75, 52-59.
- Wang, J., Fu, Z., Ren, Q., Zhu, L., Lin, J., Zhang, J., Cheng, X., Ma, J. & Yue, J. (2019). Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on growth, photosynthesis, and nutrient uptake of *Zelkova serrata* (thunb.) makino seedlings under salt stress. *Forests*, 186.
- Wang, X. X., Wang, X., Sun, Y., Cheng, Y., Liu, S., Chen, X., feng, G. & Kuyper, T. W. (2018). Arbuscular mycorrhizal fungi negatively affect nitrogen acquisition and grain yield of maize in an N deficient soil. *Frontiers in Microbiology*, 9, 418.
- Wu, Q. S. & Zou Y. N. (2009). Mycorrhiza has a direct effect on reactive oxygen metabolism of drought-stressed citrus. *Plant, Soil and Environment*, 55, 436-442.
- Yooyongwech, S., Phaukinsang, N., Cha-Um, S. & Supaibulwatana, K. (2013). Arbuscular mycorrhiza improved growth performance in *Macadamia tetraphylla* L. grown under water deficit stress involves soluble sugar and proline accumulation. *Plant Growth Regulation*, 69, 285-293.