Effects of different inoculation methods of *Serendipita indica* on some morphophysiological, biochemical, and yield traits of tomato under drought stress

Hassan Teimory[1], Mehdi Ghabooli[2*], zahra movahedi[1]

[1.] Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Malayer University, Malayer, Iran

[2.] Department of Agronomy and plant breeding, Faculty of Agriculture, Malayer University, Malayer, Iran.

Abstract

Serendipita indica transfers several benefits to hosts including enhancing plant growth and tolerance to abiotic stress. The aim of this study was to investigate the effects of different *Serendipita indica* inoculants on some morphophysiological, biochemical, and yield traits of tomatoes under drought stress. This experiment was conducted as a factorial experiment in a completely randomized design with three replications in Malayer greenhouse complex. The experimental factors included four fungal inoculants (P_0: uninoculated; P_1: spore suspension; P_2: mycelium suspension; P_3: foliar application of culture filtrate) under two drought stress levels (F.C. and 50% F.C.). The results showed that drought stress significantly decreases fruit weight, RWC, chlorophyll, total soluble carbohydrate proline, K and P; whereas inoculation with different fungus inoculants especially mycelium suspension filtrate, enhanced traits such as RWC (5.5%), Chlorophyll (2.6 times), carotenoid (17%), phosphorous (47%), and fruit weight (48%) and mitigate the adverse effect of drought stress. Drought stress with increasing electrolyte leakage causes membrane instability, but inoculation with *S. indica* decreased lipid peroxidation. Among the inoculums, mycelium suspension filtrate showed the best results. The results indicated the positive effect of different inoculums of *S. indica* on yield and physiological traits of tomato. The use of mycelium as a liquid plant-stimulating biofertilizer offers novel opportunities for the employment of *S. indica* in sustainable agriculture.

Keywords: Photosynthetic pigments, Lipid peroxidation, Drought stress, Symbiosis, fruit weight

* Corresponding Author: m.ghabooli@malayeru.ac.i

Copyright©2021, University of Isfahan. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (http://creativecommons.org/licenses/BY-NC-ND/4.0), which permits others to download this work and share it with others as long as they credit it, but they cannot change it in any way or use it commercially.

DOI. 10.22108/IJPB.2021.128853.1253

زیست‌شناسی گیاهی ایران، سال سیزدهم، شمارهٔ چهل و هشتم، تابستان ۱۴۰۰، صفحهٔ ۲۲-۱
تاریخ دریافت مقاله: ۱۴۰۰/۰۳/۱۲
تاریخ بررسی مجدد: ۱۴۰۰/۰۵/۰۶
تاریخ پذیرش نهایی: ۱۴۰۰/۰۶/۲۱
مقاله پژوهشی

اثر روش‌های مختلف تلقیح با قارچ *Serendipita indica* بر برخی صفات رویشی، بیوشیمیایی و عملکردی گیاه گوجه‌فرنگی در شرایط تنش خشکی

حسن تیموری[۱]، مهدی قبولی[۲*]، زهرا موحدی[۱]
[۱] گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ملایر، ملایر، ایران
[۲] گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ملایر، ملایر، ایران

چکیده

قارچ *Serendipita indica* علاوه بر افزایش رشد، مقاومت گیاهان میزبان به تنش‌های زیستی و غیرزیستی را افزایش می‌دهد. هدف از این پژوهش بررسی تأثیر مایه تلقیح های مختلف قارچ *S. indica* بر برخی شاخص‌های مورفوفیزیولوژیک، بیوشیمیایی و عملکردی گوجه‌فرنگی تحت تنش خشکی بود. آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار در گلخانه‌ای تجاری در شهرک گلخانه‌ای ملایر انجام شد. تیمارهای آزمایش شامل چهار سطح تلقیح با قارچ (P_0: تلقیح‌نشده؛ P_1: تلقیح‌شده با اسپور؛ P_2: تلقیح‌شده با عصاره سوسپانسیون میسیلیوم؛ P_3: محلول‌پاشی برگی با عصاره محیط‌کشت قارچ) و در دو سطح تنش خشکی (ظرفیت زراعی و ۵۰٪ ظرفیت زراعی) انجام شد. نتایج نشان داد که تنش خشکی وزن میوه، محتوای نسبی آب، کربوهیدرات و غلظت پتاسیم و فسفر را کاهش می‌دهد. درحالی‌که تلقیح با مایه تلقیح‌های مختلف قارچ به‌ویژه عصاره سوسپانسیون میسیلیوم باعث افزایش صفاتی مانند محتوای نسبی آب (۵٪)، کلروفیل (۲/۶ برابر)، کاروتنوئید (۱۷٪)، فسفر (۴۷٪) و وزن میوه (۴۸٪) شده و آثار مضر تنش خشکی را کاهش داد. تنش خشکی با افزایش تشت الکترولیت باعث ناپایداری غشاء شد، اما تلقیح با *S. indica* باعث کاهش پراکسیداسیون لیپید و نشت یونی گردید. در بین مایه تلقیح‌های قارچ، عصاره سوسپانسیون میسیلیوم بهترین نتیجه را داشت. باتوجه‌به نتایج پژوهش حاضر و همچنین امکان کشت قارچ در محیط‌کشت مصنوعی، بررسی استفاده از عصاره سوسپانسیون میسیلیوم به‌عنوان کود زیستی، فرصت‌های جدیدی را برای استفاده از این قارچ در کشاورزی پایدار فراهم می‌کند.

واژه‌های کلیدی: رنگیزه‌های فتوسنتزی، پراکسیداسیون لیپید، تنش خشکی، همزیستی، وزن میوه

* نگارندهٔ مسؤول: نشانی پست الکترونیک: m.ghabooli@malayeru.ac.ir، شمارهٔ تماس:

Copyright©2021, University of Isfahan. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (http://creativecommons.org/licenses/BY-NC-ND/4.0), which permits others to download this work and share it with others as long as they credit it, but they cannot change it in any way or use it commercially.

مقدمه

تغییر اقلیم و افزایش گرمایش زمین در آینده می‌تواند آثار درخورتوجهی بر تولید محصولات زراعی داشته باشد. تنش خشکی یکی از مهم‌ترین تنش‌های محیطی است که به‌شدت بر رشد، تولید و عملکرد گیاهان تأثیر می‌گذارد. تنش خشکی علاوه‌بر کاهش رشد رویشی و تغییر ساختارهای تشریحی گیاه، از طریق ایجاد تنش ثانویه نظیر تنش اکسیداتیو سبب تغییر در مسیرهای سنتز ترکیبات و متابولیت‌های ثانویه می‌شود (Rajaeian *et al*., 2015). تجمع گونه‌های فعال اکسیژن در سلول موجب آسیب به لیپیدهای غشاء، پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک می‌شود. گیاهان دارای سازوکارهای آنتی‌اکسیدان آنزیمی و غیرآنزیمی برای مقابله با تنش اکسیداتیو ناشی از گونه‌های فعال اکسیژن هستند (Hasanuzzaman *et al*., 2013). تنظیم اسمزی نوعی سازگاری به تنش خشکی است که طی آن موادی مانند قندهای محلول، پرولین و پروتئین در سلول‌ها تجمع پیدا کرده و از این طریق به حفظ تورژسانس سلول‌ها و فرآیندهای وابسته به آن در شرایط تنش کمک می‌کند (Lokhande *et al*., 2010; Rahimi *et al*., 2019).

سهولت تهیه کودهای شیمیایی و استفاده از این کودها در کشاورزی، که هدف اصلی آن بالا بردن تولید و افزایش درآمد است، موجب شده تا اهمیّت حفظ حاصلخیزی و باروری خاک در نظر گرفته نشود (Gliessman, 2007). یکی از روش‌های زیستی بهبود رشد گیاه و افزایش مقاومت در شرایط تنش، همزیستی ریشه گیاهان با میکروارگانیسم‌های مفید خاک است که می‌تواند جایگزین استفاده از کودهای شیمیایی شود. همزیستی میکوریزی یکی از مهم‌ترین روابط همزیستی است که در آن قارچ‌های میکوریزی با جذب عناصر غذایی و همچنین، کاهش آثار مضر تنش‌های محیطی سبب بهبود رشد گیاهان و افزایش عملکرد آنها می‌شوند (Baum *et al*., 2015). قارچ‌های اندوفیت از طریق کاهش پراکسیداسیون لیپیدها و نفوذپذیری غشاء و افزایش تجمع ترکیبات تنظیم‌کننده اسمزی قادر به کاهش خسارت ناشی از تنش خشکی هستند (Zhu *et al*., 2010).

قارچ *Serendipita indica* (با نام قبلی *Piriformospora indica*) یک قارچ اندوفیت مدل در مطالعات همزیستی محسوب می‌شود که در سال ۱۹۹۸ توسط وارما و همکاران (Varma *et al*., 1999) در ایالت راجستان هند شناسایی شد. بررسی‌های مولکولی و مطالعات میکروسکوپ الکترونی نشان می‌دهد که این قارچ بازیدیومیست و متعلق به خانواده سباسیناسه است (Varma *et al*., 1999). این قارچ توانایی ایجاد رابطه همزیستی با دامنه وسیعی از گیاهان میزبان را دارد (Gill *et al*., 2016; Khalvandi *et al*., 2017; Mensah *et al*., 2020). قارچ *S. indica* بر خلاف قارچ‌های میکوریزی، همزیست اختیاری است و به‌راحتی قادر به رشد در محیط‌های کشت مصنوعی است. تأثیر قارچ بر افزایش رشد، عملکرد و مقاومت به تنش‌های غیرزیستی مانند خشکی و شوری در گیاهان مختلف مانند جو (*Hordeum vulgare*)، خردل (*Brassica campestris*) و بادمجان (*Solanum melongena*) گزارش شده است (Ghabooli *et al*., 2013; Khalid *et al*., 2018; Swetha and Padmavathi, 2020). قارچ *S.*

indica به‌طور معنی‌داری رشد گیاهان را افزایش می‌دهد و این کار را از طریق افزایش جذب عناصر غذایی به‌ویژه فسفر، پتاسیم و منیزیم، تولید اکسین و سیتوکنین، بیان برخی ژن‌های مرتبط با انتقال‌دهنده‌های هگزوزها و ... انجام می‌دهد (Ghaffari *et al*., 2016; Khalid *et al*., 2019).

گوجه‌فرنگی (*Solanum lycopersicum*) یکی از مهم‌ترین محصولات نواحی نیمه‌خشک و مدیترانه‌ای است. گوجه‌فرنگی و فرآورده‌های آن به‌علت میزان پایین چربی و کالری، غنی بودن از ویتامین‌ها، میزان بالای کاروتن و لیکوپن دارای اهمیت هستند (Alam *et al*., 2006). کشت گلخانه‌ای گوجه‌فرنگی، به‌عنوان محصولی مهم و پربازده، در نقاط زیادی از کشور متداول است. افزایش عملکرد، کاهش مصرف کودهای شیمیایی و جایگزین نمودن مصرف بخشی از کودهای شیمیایی با کودهای زیستی از اهداف مهم کشاورزی پایدار در تولید این محصول است. فراهم نمودن شرایط استفاده از قارچ‌های اندوفیت به‌عنوان کودهای زیستی می‌تواند نقش مهمی در راستای نیل به این هدف داشته باشد.

چندین مطالعه مستقل نشان داده است که تلقیح گیاهان گوجه‌فرنگی با قارچ *S. indica* باعث افزایش مقاومت به تنش خشکی و همچنین، مقاومت به بیماری‌های گیاهی می‌شود (Panda *et al*., 2019; Abdelaziz *et al*., 2019). نتایج اغلب پژوهش‌ها بر تأثیر مثبت اسپور و میسلیوم قارچ *S. indica* بر رشد و شاخص‌های مورفوفیزیولوژیک و بیوشیمیایی گیاه گوجه‌فرنگی به‌ویژه در مرحله گیاهچه‌ای (رشد رویشی) دلالت دارند. بااین‌حال، در این روش‌ها ابتدا بذرها جوانه‌دار شده و سپس بعد از غوطه‌وری گیاهچه‌ها در سوسپانسیون اسپور یا میسلیوم، به گلدان منتقل شده‌اند. تلقیح ریشه گیاهان میزبان با اسپور و یا میسلیوم قارچ در شرایط مزرعه‌ای و گلخانه‌ای و همچنین، فراهم نمودن امکانات و شرایط کلونیزاسیون ساده نیست؛ بنابراین این امر امکان استفاده گسترده از قارچ را در سطح گلخانه یا مزرعه دشوار کرده است. هدف این پژوهش، بررسی کارایی روش‌های مختلف تلقیح با قارچ *S. indica* بر افزایش عملکرد گوجه‌فرنگی و بهبود مقاومت آن به تنش خشکی است، به شیوه‌ای که بر اساس نتایج به دست‌آمده، بتوان ساده‌ترین و در عین حال مؤثرین روش تلقیح گیاهان میزبان را مشخص نمود.

مواد و روش‌ها

تکثیر قارچ *S. indica*

قارچ مطابق با روش قبولی و همکاران (Ghabooli *et al*., 2013) کشت شد و به‌مدت ۴ هفته در دمای ۲۸±۲ درجه سلسیوس قرار گرفت. پس از جمع‌آوری اسپورهای قارچ، تعداد اسپورها با استفاده از لام نئوبار شمارش شد. برای تهیه میسلیوم، دیسک‌های فعال قارچ از محیط‌کشت جامد هیل و کافر (Hill and Kaefer) (۵۰ میلی‌لیتر محلول نمکی ($NaNO_3$, KCl, $MgSO_4 \times 7\ H_2O$, ۲۰x KH_2PO_4)، ۲۰ گرم گلوکز، ۲ گرم پپتون، ۱ گرم عصاره مخمر، ۱ گرم کازامینواسید و یک میلی‌لیتر ریزمغذی‌ها ($MnCl_2$, H_3BO_3 , $ZnSO_4 \times 7\ H_2O$, KI, $NaMoO_4 \times 2\ H_2O$, $CuSO_4 \times 5\ H_2O$) به ارلن‌های ۲۵۰ میلی‌لیتری حاوی ۱۰۰ میلی‌لیتر محیط‌کشت هیل و کافر مایع منقل شد و سپس در

انکوباتور حاوی شیکر با دمای ۲±۲۸ درجه سلسیوس و ۱۵۰ دور در دقیقه به‌مدت ۱۰-۷ روز قرار داده شدند. در مرحله بعد، میسلیوم‌ها با استفاده از فیلتر کاغذی واتمن شماره ۱ از محیط‌کشت جدا و چندین‌بار با آب مقطر شستشو داده شد (Bajaj *et al.*, 2015). در این آزمایش، مایه تلقیح‌های مختلف قارچ *S. indica* عبارت بودند از: (۱) شاهد یا تلقیح‌نشده (P_0)؛ (۲) سوسپانسیون اسپور (۵×۱۰^۵ اسپور در میلی‌لیتر) (تیمار P_1)؛ (۳) عصاره سوسپانسیون میسلیوم (تیمار P_2)؛ (۴) عصاره محیط‌کشت قارچ (تیمار P_3).

شیوه کشت گیاه و تیمار با روش‌های مختلف تلقیح با قارچ *S. indica*

این آزمایش به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار در گلخانه تجاری در شهرک گلخانه‌ای شهرستان ملایر انجام شد. تیمارهای آزمایش شامل ۴ نوع مایه تلقیح قارچ (P_0-P_3) و ۲ سطح تنش خشکی (نرمال) F.C و ۵۰٪ F.C بود. برای انجام این آزمایش، بذرهای گوجه‌فرنگی رقم کوئین (F_1 Queen) در داخل گلخانه و در سینی‌های کشت حاوی پیت‌ماس کاشته شدند و در شرایط بهینه بذرها جوانه‌زدند و در نهایت نشاءهای آماده به‌منظور انتقال به گلدان اصلی تولید شدند. قبل از انتقال به گلدان، ریشه گیاهان گروه P_1 به‌مدت ۲-۱ ساعت در سوسپانسیون اسپور حاوی ۵×۱۰^۵ اسپور در میلی‌لیتر غوطه‌ور شده و سپس به گلدان‌ها منتقل شدند. در مورد تیمار با عصاره سوسپانسیون میسلیوم (P_2)، میسلیوم ۱۰-۷ روزه قارچ توسط یک مخلوط‌کن خرد شدند. یک گرم از مسیلیوم خرد شده با ۵ میلی‌لیتر آب مقطر مخلوط شده و سوسپانسیون به دست آمده با استفاده از کاغذ صافی واتمن شماره ۱ فیلتر شد. سپس به بستر کشت هر بوته، ۵ میلی‌لیتر از عصاره سوسپانسیون میسلیوم اضافه شد. در تیمار عصاره کشت قارچ (P_3)، محیط‌کشت مایع قارچ اتوکلاو شد (دمای ۱۲۱ درجه سلسیوس به‌مدت ۱۵ دقیقه) و سپس فیلتر گردید. از این عصاره به‌صورت محلول‌پاشی برگی (در مرحله گلدهی) و در ترکیب با آب معمولی استفاده شد و محلول‌پاشی برای هر بوته به میزان ۱۰ میلی‌لیتر تعیین شد. در مورد تیمار شاهد، بوته‌ها پس از تیمار با آب مقطر به گلدان‌ها منتقل شدند. پنجاه روز پس از کلونیزاسیون و انتقال نشاءها به گلدان اصلی و پس از مشاهده آثار کلونیزاسیون، تنش خشکی به‌صورت وزنی القا شد. بدین منظور برخی صفات مانند ارتفاع، تعداد برگ، سطح برگ بین گیاهان تیمارهای مختلف بررسی و در صورت وجود تفاوت بین تیمارها، به‌صورت تصادفی نمونه‌برداری از ریشه‌ها انجام شد و با استفاده از میکروسکوپ نوری، کلونیزاسیون ریشه در تیمارها مورد بررسی قرار گرفت. به‌منظور جلوگیری از آسیب به بوته‌ها، اعمال تنش به‌صورت تدریجی انجام شد. هفتاد روز پس از اعمال تنش (۱۷ هفته پس از انتقال نشاءها) و در مرحله رسیدگی میوه از اندام هوایی و میوه‌ها نمونه‌برداری شد و صفات مورد نظر (تعداد میوه، وزن کل میوه در بوته، رنگیزه‌های فتوسنتزی (کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و کاروتنوئید)، محتوای نسبی آب، نشت الکترولیت، پراکسید هیدروژن، پرولین، شاخص Brix، سدیم، پتاسیم و فسفر برگ، پتاسیم و کلسیم میوه) مورد سنجش قرار گرفتند.

بررسی صفات رویشی و فیزیولوژیک

برای اندازه‌گیری تعداد و وزن کل میوه در بوته، تعداد ۲ گیاه در هر تکرار انتخاب و تعداد و وزن میوه‌های آنها محاسبه شد. رنگیزه‌های برگ با استفاده از استون ۸۰ درصد استخراج و سنجش آن مطابق با روش Arnon (1949) و Lichtenthaler (1987) انجام شد. بدین منظور ۱۰ میلی‌لیتر استون به ۰/۱ گرم وزن تر نمونه اضافه شد و با استفاده از هاون چینی محلول یکنواختی به دست آمد. این محلول سپس از کاغذ صافی عبور داده شد. غلظت کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و کارتنوئید به ترتیب در طول موج‌های ۶۶۳، ۶۴۵، ۶۵۲ و ۴۷۰ نانومتر به‌وسیله اسپکتروفتومتر (Analytikjena SPELORD 205، آلمان) تعیین گردید. برای اندازه‌گیری محتوای نسبی آب برگ (RWC)، از روش Barrs و Weatherly (1962) و معادله RWC (%) = [(FW - DW)/ (TW - DW)] × 100 استفاده شد که در آن FW، TW و DW به‌ترتیب وزن تر، وزن آماس و وزن خشک است. نشت الکترولیت مطابق با روش ارشادی و همکاران (Ershadi *et al*., 2016) و با استفاده از دستگاه EC متر (ARTON PE103، ایران) اندازه‌گیری شد. نمونه‌های برگی پس از شستشو توسط آب مقطر درون ظرف قرار داده شد و سپس ۱۰ میلی‌لیتر آب مقطر به آن افزوده شد. نمونه‌ها به‌مدت ۳۰ دقیقه با دور ۶۰rpm شیک شده و مقدار هدایت الکتریکی آن با EC متر اندازه‌گیری شد (EC_1). سپس ظروف حاوی نمونه‌ها به‌مدت ۱۰ دقیقه در آب جوش قرار گرفته و پس از ۳۰ دقیقه شیک شدن مقدار هدایت الکتریکی آنها مجدد سنجیده شد (EC_2). در نهایت، شاخص نشت الکترولیت از فرمول $EL\%=(EC_1/ EC_2)\times100$ محاسبه شد.

اندازه‌گیری پراکسید هیدروژن به‌وسیله اسپکتروفتومتر و مطابق با روش ولیکووا و همکاران (Velikova and Loreto 2005) انجام شد. بدین منظور ۵ میلی‌لیتر از محلول تری کلرواستیک اسید (TCA) به ۰/۱ گرم بافت تازه و سائیده شده برگ اضافه و با استفاده از کاغذ صافی فیلتر شد. سپس به آنها بافر یدید پتاسیم (اسیدیته ۷/۵) اضافه و جذب آن در طول موج ۳۹۰ نانومتر قرائت گردید. برای سنجش پرولین از روش بیتس و همکاران (Bates *et al*., 1973) استفاده شد. ۰/۵ گرم بافت تر در ۱۰ میلی‌لیتر سولفوسالیسیلیک اسید ۳ درصد سائیده و به‌طور کامل همگن شد. دو میلی‌لیتر از عصاره صاف‌شده با دو میلی‌لیتر محلول نین‌هیدرین و دو میلی‌لیتر استیک اسید گلاسیال مخلوط شد و به‌مدت یک ساعت در حمام آب گرم قرار گرفت. پس از آن با قرار دادن لوله‌های آزمایش در حمام یخ واکنش یادشده پایان یافت. سپس چهار میلی‌لیتر تولوئن به محتویات هر لوله اضافه گردید و به‌مدت ۱۵ ثانیه به‌شدت هم زده شد. فاز رویی که شامل تولوئن و پرولین بود از فاز آبی جدا شد و جذب در طول‌موج ۵۲۰ نانومتر تعیین گردید. استخراج کربوهیدرات کل محلول از بافت تر با استفاده از دستگاه اسپکتروفتومتر در طول موج ۶۲۰ نانومتر قرائت شد (Irigoyen *et al*., 1992). ۱۰ میلی‌لیتر اتانول ۷۰ درصد به ۰/۱ گرم از ماده خشک اضافه و به‌مدت یک هفته در یخچال قرار داده شد. پس از یک هفته، نیم میلی‌لیتر از محلول رویی نمونه‌ها برداشته شد و با آب مقطر حجم آن به دو میلی‌لیتر

رسانده شد. به هر یک از محلول‌های تهیه‌شده، یک میلی‌لیتر فنل ۵ درصد اضافه گردید و پس از مخلوط کردن به آن پنج میلی‌لیتر اسیدسولفوریک غلیظ اضافه شد. محلول زردرنگی به دست آمد که به مرور تغییر رنگ داد. این محلول نیم ساعت در دمای آزمایشگاه قرار داده شد تا خنک شود و رنگ نهایی به دست آید. سپس شدت رنگ حاصله با استفاده از دستگاه اسپکتروفتومتر در طول موج ۴۸۵ نانومتر خوانده شد.

برای اندازه‌گیری میزان جذب عناصر در بخش هوایی، پودر خشک گیاهی خاکستر شد و مورد استفاده قرار گرفت. سپس میزان فسفر گیاه به‌وسیله اسپکتروفتومتر جذب اتمی (Analytikjena ContrAA 700، آلمان) اندازه‌گیری شد (Ryan *et al*., 2001). سنجش سدیم و پتاسیم گیاه به‌وسیله دستگاه فلیم فتومتر (405 G، ایران) انجام شد (Gupta, 1999). اندازه‌گیری عناصر میوه توسط اسپکتروفتومتر جذب اتمی و بر اساس روش کاستا و همکاران (Costa *et al*., 2011) انجام شد. به منظور اندازه‌گیری شاخص بریکس (مواد جامد محلول) از روش رفراکتومتری (Refractometer ATAGO، ژاپن) و از دستورالعمل هوهن و همکاران (Hohen *et al*., 2003) استفاده شد. به‌این‌صورت که ابتدا رفراکتومتر با آب مقطر کالیبره شد و سپس یک قطره از عصاره میوه روی منشور شیشه‌ای ریخته شد و در مقابل نور، عدد بریکس یا همان مواد جامد محلول که نشانه میزان قند تولید شده در داخل میوه است، خوانده شد. تجزیه آماری نتایج با استفاده از نرم‌افزار JUMP نسخه 13.2.0 انجام گردید. مقایسه میانگین‌ها نیز در سطح ۵٪ و بر اساس آزمون دانکن انجام شد.

نتایج و بحث

تعداد و وزن کل میوه در بوته (عملکرد)

نتایج جدول تجزیه واریانس (جدول ۱) نشان داد که آثار اصلی خشکی و قارچ و همچنین، آثار متقابل قارچ در خشکی برای صفت تعداد میوه معنی‌دار نبود. بر اساس نتایج جدول (۱)، آثار اصلی قارچ و تنش خشکی بر وزن کل میوه معنی‌دار شدند ولی آثار متقابل قارچ در خشکی معنی‌دار نبود. تنش خشکی سبب کاهش ۲۸٪ وزن کل میوه گردید. بر اساس نتایج مقایسه میانگین تیمارها، تلقیح با قارچ باعث افزایش ۴۸٪ وزن کل میوه شد و بیشترین وزن کل میوه در بوته مربوط به تیمار عصاره میسیلیوم (۴۰۴/۱۶ گرم) بود (جدول ۲).

پژوهشگران نشان دادند که تنش خشکی سبب بالا رفتن غلظت آبسیزیک اسید و اتیلن و در نهایت زودرسی میوه و پایین آمدن وزن تک میوه‌ها در گوجه‌فرنگی می‌شود (Basiouny *et al*., 1994). انتقال مواد غذایی در گیاه، در شرایط تنش کم‌آبی دچار اختلال می‌شود. برخی از قارچ‌های مفید خاکزی مانند قارچ *S. indica*، با تشکیل پرگنه (کلونی) در ریشه و افزایش سطح جذب آب و مواد غذایی، عملکرد را در گیاهان تحت تنش بهبود می‌بخشد. افزایش جذب عناصر غذایی عمدتاً به‌علت انتشار میسیلیوم‌های قارچ و تشکیل یک سیستم مکمل جذب در سیستم ریشه‌ای گیاه است که بهره‌گیری از حجم بیشتر خاک را ممکن می‌سازد (Johnson *et al*., 2014). تلقیح با قارچ *S.*

indica باعث افزایش ۶۵٪ عملکرد میوه گوجه‌فرنگی در شرایط تنش شوری شده است (Abdelaziz *et al*., 2019).

کلروفیل

بر اساس نتایج جدول تجزیه واریانس، اثر اصلی قارچ بر محتوی کلروفیل a، b و کلروفیل کل معنی‌دار بود، اما اثر اصلی تنش خشکی و آثار متقابل قارچ در خشکی معنی‌دار نبودند (جدول ۱). نتایج تحلیل مقایسه میانگین نشان داد که تأثیر قارچ *S. indica* بر میزان رنگیزه کلروفیل a و b گیاه افزایشی است، به‌طوری‌که کمترین میزان کلروفیل a و b در گیاه تلقیح‌نشده (به‌ترتیب ۰/۵۴ و ۰/۲۶ میلی‌گرم بر گرم وزن تازه) و بیشترین میزان کلروفیل a و b در تیمار با عصاره میسیلیوم قارچ (به‌ترتیب ۱/۱۷ و ۰/۹۷ میلی‌گرم در گرم) مشاهده شد. بر اساس نتایج، تأثیر قارچ *S. indica* بر میزان رنگیزه کلروفیل کل گیاه نیز افزایشی است، به‌گونه‌ای‌که محتوای کلروفیل در گیاهان تلقیح‌شده با عصاره سوسپانسیون میسیلیوم ۲/۶ برابر افزایش یافته است (جدول ۲).

تغییر محتوای کلروفیل می‌تواند باعث تغییر ساختار کلروپلاست و ممانعت از عملکرد مناسب دستگاه فتوسنتزی شود، بنابراین افزایش و یا حفظ محتوای کلروفیل تحت تنش می‌تواند به‌عنوان یک عامل زیستی تحمل به تنش مورد استفاده قرار گیرد. نتایج این پژوهش نشان داد که همزیستی قارچ باعث افزایش محتوای کلروفیل در همه گیاهان تلقیح‌شده نسبت به گیاهان تلقیح‌نشده گردیده است. به نظر می‌رسد قارچ با تأثیر بر پروتئین‌های دخیل در فرآیند فتوسنتز و چرخه کالوین و افزایش بیان آنها، نقش مؤثری در حفظ و پایداری فتوسنتز ایفا می‌کند (Karimi *et al*., 2015). افزایش محتوای کلروفیل در گیاهان تلقیح‌شده با قارچ *S. indica* می‌تواند به‌علت بهبود وضعیت آبی گیاه باشد. از علل دیگر، جذب بهتر عناصر معدنی به‌ویژه فسفر و منیزیم در گیاهان تلقیح‌شده است (Shahabivand *et al*., 2017). ارتباط نزدیکی بین محتوای کلروفیل و جذب منیزیم وجود دارد. تأثیر فسفر بر کلروفیل نیز غیرمستقیم و پیچیده است و احتمالاً به‌شکل غیرمستقیم بر جذب یا عدم جذب سایر عناصر تأثیر گذاشته که خود بر محتوای کلروفیل تأثیر گذار است (Jiao *et al*., 2017). در آزمایش حاضر، تأثیر مثبت تلقیح با قارچ بر میزان کلروفیل می‌تواند آثار مخرب تنش بر میزان فتوسنتز را تا حدی کاهش دهد و تولید وزن خشک را حفظ نماید.

کاروتنوئید

نتایج تجزیه واریانس (جدول ۱) نشان داد که اثر اصلی قارچ بر میزان کاروتنوئید معنی‌دار است، اما اثر تنش خشکی وآثار متقابل تیمار قارچ در تنش خشکی معنی‌دار نیستند. تنش خشکی باعث افزایش جزیی اما غیر معنی‌دار در میزان کاروتنوئید گردید. نتایج مقایسه میانگین نشان داد که تأثیر قارچ *S. indica* بر میزان کاروتنوئید افزایشی است و تلقیح با عصاره سوسپانسیون میسیلیوم قارچ باعث افزایش ۱۷ درصدی محتوای کاروتنوئید می‌شود. کمترین و بیشترین میزان کاروتنوئید به‌ترتیب در گیاه تلقیح‌نشده به مقدار ۰/۴۱ و تلقیح‌شده با عصاره سوسپانسیون میسیلیوم قارچ به مقدار ۰/۴۸ میلی‌گرم در گرم مشاهده شد (جدول ۲).

یکی از تنش‌های ثانویه حاصل از تنش خشکی در گیاهان، افزایش تولید رادیکال‌های آزاد اکسیژن است. سلول‌های گیاهی برای مقابله با آثار منفی گونه‌های فعال اکسیژن، مکانیسم‌های دفاعی ویژه‌ای

دارند که شامل آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و آنتی‌اکسیدان‌های غیرآنزیمی مانند کاروتنوئید است (Jaleel *et al*., 2009). کاروتنوئیدها از دستگاه فتوسنتزی علیه رادیکال‌های آزاد محافظت می‌کنند. همچنین، این رنگیزه‌ها از پراکسیداسیون لیپید ممانعت کرده و در پایداری غشاء نقش مهمی دارند (Farooq *et al*., 2009). در مطالعه حاضر، تنش خشکی تأثیر معنی‌داری بر محتوای کاروتنوئید نداشت. پیش از این نیز در برخی پژوهش‌ها گزارش شده است که خشکی تأثیر معنی‌داری بر کاروتنوئید ندارد (Sircelj *et al*., 1999) و یا گاهی باعث کاهش آن می‌شود (Eichholz *et al*., 2014). به نظر می‌رسد قارچ با افزایش میزان کاروتنوئیدها از آسیب به دستگاه فتوسنتزی توسط رادیکال‌های آزاد اکسیژن جلوگیری کرده و به پایداری غشاء کمک می‌کند. مکانیسم چگونگی تأثیرگذاری قارچ بر افزایش محتوای کاروتنوئیدها هنوز مشخص نیست و درک آن نیاز به مطالعات بیشتر دارد.

محتوای نسبی آب (RWC)

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که آثار اصلی قارچ و تنش خشکی بر محتوای نسبی آب معنی‌دار بوده ولی آثار متقابل قارچ در خشکی برای این صفت معنی‌دار نبوده است (جدول ۳). تأثیر کاهشی تنش خشکی بر محتوای نسبی آب در نتایج مقایسه میانگین مشاهده شد، به‌طوری‌که محتوای نسبی آب در شرایط تنش خشکی ۱۰ درصد کاهش یافت. بررسی‌ها نشان داد که قارچ *S. indica* محتوای نسبی آب را به میزان ۵/۵ درصد افزایش می‌دهد، به‌گونه‌ای‌که کمترین میزان RWC در گیاه تلقیح‌نشده با مقدار ۷۶/۰۵ درصد و بیشترین میزان آن در گیاهان تلقیح‌شده با عصاره میسیلیوم قارچ به مقدار ۸۰/۲۵ درصد مشاهده شد (جدول ۲).

در شرایط تنش خشکی، به‌علت کاهش میزان آب خاک، آب در دسترس گیاه نیز کاهش می‌یابد. بنابراین، گیاه برای جذب آب باید رشد سیستم ریشه‌ای را افزایش دهد. به‌نظر می‌رسد میسلیوم‌های قارچ سطح جذب گیاه را افزایش می‌دهند و به نگهداری آب در اطراف ریشه گیاهان تلقیح‌شده کمک می‌کنند. سیستم ریشه‌ای تکثیرشده در گیاهان کلونیزه‌شده با قارچ می‌تواند در تقویت رشد گیاه تحت تنش نقش داشته باشد، زیرا به گیاه اجازه می‌دهد به لایه‌های عمیق خاک نفوذ کند و آب و مواد مغذی بیشتری به دست آورد (Franco *et al*., 2011). در آزمایش حاضر، علاوه بر تأثیر معنی‌دار میسلیوم قارچ، عصاره محیط‌کشت قارچ نیز باعث افزایش RWC شده است که احتمالاً ناشی از متابولیت‌هایی است که توسط قارچ تولید و در محیط‌کشت آزاد شده است. تأثیر مثبت عصاره محیط‌کشت بر گیاهان میزبان در پژوهش‌های سایر پژوهشگران نیز مشاهده شده است (Kumar *et al*., 2012).

نشت الکترولیت

نتایج جدول تجزیه واریانس (جدول ۳) نشان داد که آثار اصلی قارچ و تنش خشکی و همچنین، آثار متقابل قارچ در خشکی برای نشت الکترولیت معنی‌دار است. مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد که بیشترین افزایش نشت الکترولیت مربوط به تیمار تنش خشکی در گیاهان تلقیح‌نشده (۳۲/۹۲ درصد) و کمترین آن مربوط به شرایط بدون تنش در گیاهان تلقیح‌شده با اسپور قارچ (۱۳/۵۱ درصد) است (شکل

۱). نتایج به وضوح نشان داد که تنش خشکی میزان نشت الکترولیت را افزایش می‌دهد، درحالی‌که تلقیح با مایه تلقیح‌های قارچ میزان نشت الکترولیت را کاهش داده و پایداری غشاء را افزایش می‌دهد و تأثیر آن در شرایط تنش خشکی مشهودتر است. خشکی با افزایش سطح گونه‌های اکسیژن فعال موجب پراکسیداسیون غشاء و افزایش نشت الکترولیت می‌شود. در شرایط تنش، قارچ با کمک به پایداری غشاء و جلوگیری از نشت یونی به بهبود فعالیت‌های فیزیولوژیک گیاه کمک شایانی می‌نماید، به‌طوری‌که میزان نشت یونی در گیاهان تیمارشده با قارچ به‌طور معنی‌داری کمتر است (Lorestani *et al*., 2018). این نتایج با افزایش محتوای کاروتنوئید در گیاهان تلقیح‌شده همخوانی دارد و نشان‌دهنده تأثیر قارچ بر حفظ کارایی غشاء و دستگاه فتوسنتزی در شرایط تنش است. جذب بالاتر فسفات می‌تواند یکپارچگی غشای سلولی را در شرایط تنش حفظ کند و نشت الکترولیت را کاهش دهد. در پژوهش حاضر میزان فسفات افزایش یافته است که پیش از این در جو (Ghaffari *et al*., 2016) و شیرین بیان (Rezaei *et al*., 2020) نیز گزارش شده است که احتمالاً با جذب بیشتر فسفات توسط قارچ ارتباط دارد.

جدول ۱- تجزیه واریانس تأثیر سطوح مختلف تنش خشکی و تلقیح با قارچ *S. indica* بر تعداد میوه، وزن میوه در بوته و رنگیزه‌های فتوسنتزی گوجه‌فرنگی.

Table 1- Variance analysis for effect of drought stress and *S. indica* inoculants on fruit number, fruit weight and photosynthetic pigments of tomato.

منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات					
		تعداد میوه	وزن میوه	کلروفیل a	کلروفیل b	کلروفیل کل	کاروتنوئید
قارچ	۳	۱۷/۳۷^{ns}	۲۴۷۰۹/۳*	۰/۵۱*	۰/۶۵**	۲/۳۱*	۰/۰۰۴**
خشکی	۱	۷/۰۴^{ns}	۶۱۴۰۸/۱۶**	۰/۰۷^{ns}	۰/۰۱^{ns}	۰/۱۵^{ns}	۰/۰۰۰۰۰۹^{ns}
قارچ × خشکی	۳	۰/۸۲^{ns}	۱۶۲۴۰/۱۶^{ns}	۰/۱۰^{ns}	۰/۰۸^{ns}	۰/۳۶^{ns}	۰/۰۰۱^{ns}
خطا	۱۶	۷/۳۷	۶۱۶۵/۰	۰/۱۳	۰/۰۹	۰/۴۵	۰/۰۰۰۵

ns، * و** به‌ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد

ns, *, **: non significant and significant at 5% and 1% probability levels, respectively

پراکسید هیدروژن

بر اساس نتایج تجزیه واریانس آثار اصلی قارچ و تنش خشکی و همچنین، آثار متقابل قارچ در خشکی تأثیر معنی‌داری بر پراکسید هیدروژن نداشته است (جدول ۳). پراکسید هیدروژن یکی از معمول‌ترین ROSها محسوب می‌شود که از محصولات جانبی تنفس هوازی هستند. میزان بیوسنتز پراکسید هیدروژن به میزان و دوره تنش القاءشده بستگی دارد (Karpinski *et al*., 1999). در مطالعه حاضر، تغییر معنی‌داری در محتوای پراکسید هیدروژن تحت تأثیر تنش و تلقیح با قارچ مشاهده نشد که احتمالاً زمان و دوره تنش بر آن تأثیرگذار بوده است. در مطالعه‌ای نشان داده شد که تلقیح با قارچ *S. indica* اثر معنی‌داری بر پراکسید هیدروژن ندارد (Jisha *et al*., 2018).

جدول ۲- مقایسه میانگین اثر مایه تلقیح‌های مختلف قارچ *S. indica* بر وزن میوه، رنگیزه‌های فتوسنتزی و محتوای نسبی آب در برگ گوجه‌فرنگی.

Table 2- Mean comparison of *S. indica* inoculants treatments on fruit weight, chlorophyll index, and relative water content (RWC) in tomato leaves.

تیمارهای قارچ	وزن میوه (gr)	کلروفیل a (mg/g FW)	کلروفیل b (mg/g FW)	کلروفیل کل (mg/g FW)	کاروتنوئید (mg/g FW)	RWC (%)
تلقیح‌نشده	۲۷۲/۸۳^{b}	۰/۵۵^{a}	۰/۲۷^{b}	۰/۸۱^{b}	۰/۴۱^{c}	۷۶/۰۵^{b}
تلقیح‌شده با اسپور	۲۷۲/۸۳^{b}	۰/۵۹^{b}	۰/۳۱^{b}	۰/۸۹^{b}	۰/۴۵^{b}	۷۸/۵۸^{ab}
تلقیح‌شده با عصاره سوسپانسیون میسیلیوم	۴۰۴/۱۶^{a}	۱/۱۸^{a}	۰/۹۸^{a}	۲/۱۵^{a}	۰/۴۸^{a}	۸۰/۲۵^{a}
محلول‌پاشی برگی با عصاره محیط کشت	۲۸۲/۸۳^{b}	۰/۶۹^{b}	۰/۴۲^{b}	۱/۱۱^{b}	۰/۴۶^{ab}	۸۰/۰۱^{a}

میانگین‌هایی که در هر ستون، حداقل دارای یک حرف مشترک هستند، در سطح احتمال ۵ درصد تفاوت معنی‌دار ندارند.

Means within a column followed by the same letter are not significantly different at the level of 5%.

جدول ۳- تجزیه واریانس تأثیر سطوح مختلف تنش خشکی و تلقیح با قارچ *S. indica* بر RWC، نشت الکترولیت، پراکسید هیدروژن، پرولین، کربوهیدرات و شاخص بریکس گوجه‌فرنگی

Table 3- Variance analysis for effect of drought stress and *S. indica* inoculants on RWC, electrolyte leakage, H_2O_2, proline, carbohydrate and Brix of tomato

منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات					
		RWC	نشت الکترولیت	پراکسیدهیدروژن	پرولین	کربوهیدرات	بریکس
قارچ	۳	۲۲/۳۰*	۲۷/۳۵*	۰/۰۰۱^{ns}	۰/۰۲^{ns}	۲/۸۸^{ns}	۰/۲۲*
خشکی	۱	۳۹۱/۸۷**	۸۲۱/۴۵**	۰/۰۰۱^{ns}	۲۳/۴۱**	۲۴/۸۱**	۰/۰۳^{ns}
قارچ × خشکی	۳	۴/۰۱^{ns}	۴۳/۲۶**	۰/۰۰۰۱^{ns}	۰/۰۴^{ns}	۰/۵۱^{ns}	۰/۱۹^{ns}
خطا	۱۶	۵/۵۹	۸/۱۴	۰/۰۰۳	۰/۰۳	۱/۶۷	۰/۰۶

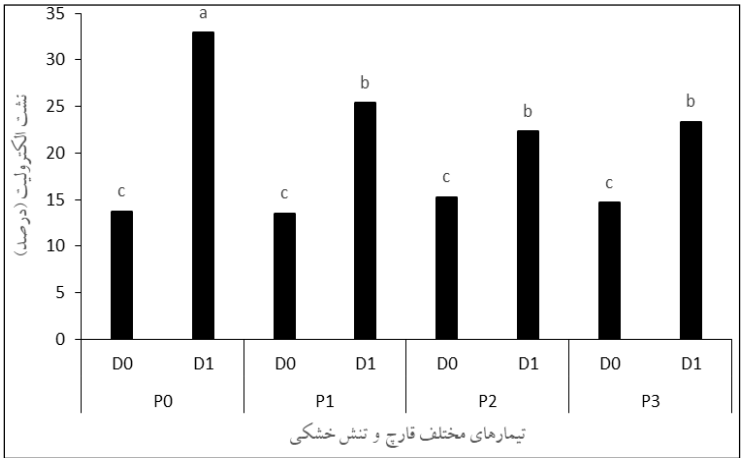
ns، * و** به‌ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد

ns, *, **: non significant and significant at 5% and 1% probability levels, respectively

پرولین

آنالیز تجزیه واریانس نشان داد که اثر اصلی تنش خشکی بر این صفت معنی‌دار است، اما اثر اصلی قارچ و همچنین، آثار متقابل قارچ در خشکی معنی‌دار نیستند (جدول ۳). بررسی نتایج مقایسه میانگین نشان داد که تنش خشکی محتوای پرولین را ۲/۰۶ برابر افزایش می‌دهد، به‌گونه‌ای‌که میزان پرولین در شرایط نرمال ۱/۸۵ و در شرایط تنش ۳/۸۲ میکرومول در گرم وزن تر بود. تیمار با مایه تلقیح‌های مختلف قارچ باعث کاهش جزیی در میزان پرولین گیاهان تلقیح‌شده گردید، اما این تغییر معنی‌دار نبود. تجمع پرولین در گیاهان می‌تواند در نتیجه کاهش در تجزیه پرولین، افزایش بیوسنتز پرولین، کاهش سنتز پروتئین‌ها و یا هیدرولیز پروتئین‌ها باشد؛ بنابراین، افزایش مقدار پرولین در تنش خشکی را می‌توان از راه‌های مختلف توجیه کرد (Rahnama and Ebrahimzadeh, 2004). در برخی گزارش‌ها افزایش پرولین به‌عنوان شاخص تحمل به خشکی استفاده می‌شود؛ بدین‌صورت‌که در زمان تنش خشکی شدید از آسیب غشاء و

واسرشتگی (denaturation) پروتئین‌ها جلوگیری می‌کند (Hare *et al*., 1999). به نظر می‌رسد تنش خشکی از طریق افزایش بیان آنزیم‌های سنتزکننده و کاهش فعالیت آنزیم‌های تخریب‌کننده پرولین، باعث افزایش میزان پرولین در گیاه می‌شود (Wu and Xia, 2006). تأثیر قارچ بر افزایش محتوای پرولین گیاهان جو و آفتابگردان تلقیح‌شده با قارچ *S. indica* گزارش شده است (Ghabooli, 2014; Shahabivand *et al*., 2017).



شکل ۱- اثر برهمکنش قارچ *S. indica* و تنش خشکی بر میزان نشت الکترولیت در برگ گوجه‌فرنگی

(P_0: تلقیح‌نشده؛ P_1: تلقیح‌شده با اسپور؛ P_2: تلقیح‌شده با عصاره سوسپانسیون میسیلیوم؛ P_3: محلول‌پاشی برگی با عصاره محیط‌کشت؛ D_0: نرمال؛ D_1: تنش خشکی)

Fig 1- Interaction effect of *S. indica* and drought stress on electrolyte leakage in tomato leaf.

(P_0: uninoculated; P_1: inoculated with spore; P_2: inoculated with mycelium suspension cultrate; P_3: foliar application of culture filtrate; D_0: Normal; D_1: drought stress)

کربوهیدرات کل محلول

نتایج جدول تجزیه واریانس (جدول ۳) نشان داد که اثر اصلی تنش خشکی بر میزان کربوهیدرات معنی‌دار بود، اما اثر اصلی قارچ و همچنین، آثار متقابل قارچ در خشکی برای این صفت معنی‌دار نبودند. بر اساس نتایج مقایسه میانگین، تنش خشکی محتوای کربوهیدرات را ۱۹ درصد افزایش داد، به‌طوری‌که میزان کربوهیدرات از ۱۰/۹۰ میلی گرم بر گرم وزن تر در شرایط نرمال به ۱۲/۹۳ میلی‌گرم بر گرم وزن تر در شرایط تنش افزایش یافت. همچنین اگرچه آثار تیمار قارچ معنی‌دار نشد، اما تیمار با مایه تلقیح‌های مختلف مختلف قارچ (تیمار اسپور و میسیلیوم) باعث افزایش کربوهیدرات در گیاهان تلقیح‌شده نسبت به گیاهان تلقیح‌نشده گردیده است.

کربوهیدرات‌ها از منابع غذایی مهم و منبع انرژی در گیاهان هستند. تنش خشکی می‌تواند باعث افزایش تجمع کربوهیدرات‌ها در گیاهان شود (Pingping *et al*., 2017). مشخص شده است که انتقال‌دهنده‌های هگزوز فسفات/فسفات بخشی از خانواده انتقال‌دهنده‌های قندهای فسفاته و فسفوانول‌پیروات هستند که شامل انتقال‌دهنده‌های

تریوز فسفات/فسفات، انتقال‌دهنده‌های پنتوز فسفات /فسفات و انتقال‌دهنده‌های فسفوانول‌پیروات/فسفات هستند. توسط این انتقال‌دهنده‌ها، یک مولکول هگزوز مونوفسفات با یک مولکول فسفات یا یک قند فسفاته دیگر مبادله می‌شود (Lee *et al*., 2017). گزارش شده است که قارچ *S. indica* از طریق برخی انتقال‌دهنده‌های هگزوزی، جذب کربوهیدرات‌ها را افزایش می‌دهد. یکی از این انتقال‌دهنده‌ها، PiHXT5 است که از طریق شیب پروتونی جذب مونوساکاریدها را افزایش می‌دهد. در رابطه همزیستی، قارچ جذب فسفات توسط ریشه گیاه را افزایش داده و از طرف دیگر، گیاه میزبان کربوهیدرات مورد نیاز برای رشد را در اختیار قارچ قرار می‌دهد (Rani *et al*., 2016).

عناصر برگ (سدیم، پتاسیم و فسفر)

نتایج تجزیه واریانس (جدول ۴) بیانگر معنی‌دار بودن اثر اصلی تنش خشکی بر سدیم و پتاسیم برگ بود، اما اثر اصلی قارچ و آثار متقابل خشکی در قارچ بر این عناصر معنی‌دار نبودند. مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد که اعمال تنش خشکی سبب افزایش معنی‌دار سدیم به میزان ۷۸ درصد در برگ گیاه گوجه‌فرنگی می‌شود؛ سدیم برگ در شرایط نرمال ۱/۰۲ و در شرایط تنش ۱/۸۲ میلی‌گرم در گرم وزن خشک بود. همچنین، مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد که تنش خشکی پتاسیم برگ را کاهش می‌دهد، به‌گونه‌ای‌که میزان پتاسیم برگ در شرایط نرمال ۲۰/۱۷ و در شرایط تنش ۱۶/۸۶ میلی‌گرم در گرم وزن خشک بود. اگرچه آثار اصلی قارچ بر محتوای پتاسیم معنی‌دار نشد، اما تیمار با مایه تلقیح‌های قارچ (به‌ویژه تیمار با اسپور) باعث افزایش پتاسیم گردید.

پتاسیم نقش حیاتی در فتوسنتز دارد، چون باعث افزایش مستقیم رشد، شاخص سطح برگ و جذب دی‌اکسید کربن می‌شود و افزایش انتقال مواد فتوسنتزی به خارج برگ را تسهیل می‌کند. پتاسیم همچنین در تنظیم اسمزی و کنترل روزنه‌ای نقش ایفا می‌کند (Davies *et al*., 2002). گیاهان در هنگام مواجهه با تنش‌ها، از طریق سنتز محلول‌های سازگار و یا با افزایش جذب یون‌های غیرآلی (پتاسیم و سدیم) تنظیم اسمزی را انجام می‌دهند. در مقایسه با روش تولید اسمولیت، افزایش جذب یون‌های معدنی از نظر انرژی به صرفه‌تر است. تلقیح با قارچ *S. indica* میزان پتاسیم را در گیاهان تلقیح‌شده افزایش می‌دهد که شاخص مهمی در مقاومت به تنش خشکی است. هرچند در این آزمایش، این افزایش معنی‌دار نبود، اما گزارش‌های بسیاری نشان داده است که گیاهان تلقیح‌شده قادرند بارگیری پتاسیم را در ریشه‌ها تنظیم کرده و مقادیر بیشتری از پتاسیم را به شاخه‌ها منتقل کنند (Ghabooli, 2014; Yun *et al*., 2018).

معنی‌دار شدن آثار اصلی قارچ و تنش خشکی برای فسفر برگ در بررسی‌ها مشاهده شد، اما آثار متقابل تنش خشکی در قارچ برای این صفت معنی‌دار نبود (جدول ۴). نتایج مقایسه میانگین نشان داد که تلقیح با قارچ باعث افزایش ۴۷ درصدی فسفر برگ می‌شود؛ به‌ترتیب کمترین و بیشترین میزان فسفر برگ در گیاه تلقیح‌نشده به میزان ۳/۰۱ و گیاه تیمار شده با اسپور قارچ به میزان ۴/۴۲ میلی‌گرم در گرم وزن خشک مشاهده شد (شکل ۲-الف). از طرفی، تنش خشکی به طور معنی‌داری میزان فسفر را در گیاهان تلقیح‌شده و تلقیح‌نشده کاهش داد،

به‌طوری‌که محتوای فسفر از ۴/۲۹ به ۳/۲۳ میلی‌گرم بر گرم وزن خشک (۲۵ درصد) کاهش یافت.

فسفر یکی از عناصر پرمصرف غذایی است که در ساختار سلول و متابولیسم گیاهان نقش دارد. این عنصر در ساختمان اسیدهای نوکلئیک و فسفولیپیدها شرکت می‌کند و جزو مهمی از مولکول‌هایی مانند ATP و کوآنزیم‌ها بوده و درنتیجه در متابولیسم انرژی نقش کلیدی دارد. یکی از مهم‌ترین نتایج کمبود فسفر در گیاهان، کاهش گسترش سلول، جلوگیری از رشد برگ‌ها و کاهش ارتفاع گیاه است (Hawkesford *et al*., 2012). منافی و همکاران (Manafi *et al*., 2012)، گزارش دادند که در شرایط تنش، غلظت فسفر در بخش هوایی گوجه‌فرنگی کاهش می‌یابد. مطالعات مختلف نشان می‌دهد که قارچ *S. indica* بر متابولیسم فسفر تأثیر مستقیم داشته و در دسترس بودن فسفر موجود در خاک را افزایش می‌دهد (Malla *et al*., 2004; Oelmüller *et al*., 2009). به نظر می‌رسد در پژوهش حاضر، افزایش جذب فسفر در گیاهان تلقیح‌شده احتمالاً با بالاتر بودن محتوای کلروفیل در این گیاهان ارتباط دارد و مجموع این عوامل باعث رشد بهتر و عملکرد بالاتر گیاهان تلقیح‌شده در شرایط تنش خشکی می‌گردد.

جدول ۴- تجزیه واریانس تأثیر سطوح مختلف تنش خشکی و تلقیح با قارچ *S. indica* بر عناصر برگ (سدیم، پتاسیم و فسفر) و میوه (پتاسیم و کلسیم) گوجه‌فرنگی

Table 4- Variance analysis for effect of drought stress and *S. indica* inoculants on tomato leaf (Na, K and P) and fruit elements (K and Ca) of tomato

منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات				
		سدیم برگ	پتاسیم برگ	فسفر برگ	پتاسیم میوه	کلسیم میوه
قارچ	۳	۰/۰۵^{ns}	۳/۸۰^{ns}	۲/۱۷**	۰/۲۸*	۰/۰۶**
خشکی	۱	۳/۸۳**	۶۶/۰۵**	۶/۷۳**	۰/۲۳^{ns}	۰/۰۲**
قارچ × خشکی	۳	۰/۰۴^{ns}	۰/۹۴^{ns}	۰/۰۵^{ns}	۰/۰۹^{ns}	۰/۰۳**
خطا	۱۶	۰/۰۵	۵/۲۰	۰/۲۴	۰/۰۶	۰/۰۰۱

ns، * و** به‌ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد

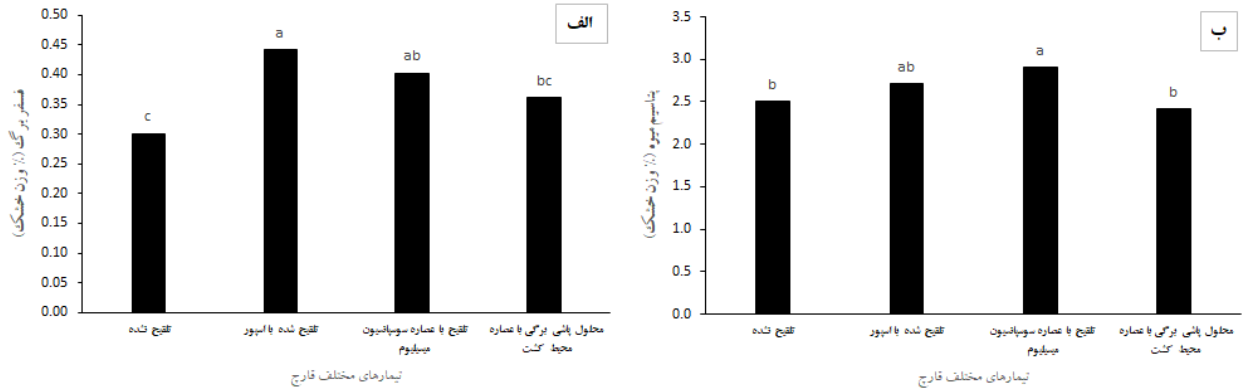
ns, *, **: non significant and significant at 5% and 1% probability levels, respectively

پتاسیم و کلسیم میوه

نتایج نشان داد که اثر قارچ بر پتاسیم میوه معنی‌دار است ولی اثر تیمار تنش خشکی و آثار متقابل قارچ در خشکی بر پتاسیم میوه غیرمعنی‌دار هستند (جدول ۴). نتایج مقایسه میانگین (شکل ۲-ب) نشان داد تلقیح با عصاره سوسپانسیون میسیلیوم قارچ باعث افزایش ۲۰ درصدی پتاسیم میوه شده است و بیشترین میزان پتاسیم میوه در تیمار با عصاره میسیلیوم قارچ مشاهده شد (۲/۹۱ درصد وزن خشک). اگرچه اثر تنش خشکی بر محتوای پتاسیم میوه گوجه‌فرنگی معنی‌دار نبود (p-value>0.05)، اما مقایسه میانگین تیمارها در شرایط تنش خشکی نشان داد که کاهش آب در دسترس رابطه مستقیمی با محتوای پتاسیم میوه داشته و میزان آن را کاهش می‌دهد.

پتاسیم کارکردهای فیزیولوژیک حیاتی در گیاهان دارد و فراهم بودن آن می‌تواند تأثیر بسیاری بر کیفیت محصولاتی نظیر گوجه‌فرنگی داشته باشد. تأثیر تلقیح گوجه‌فرنگی با قارچ *S. indica* بر هم‌ایستایی یون (heomostasis) و افزایش نسبت پتاسیم/سدیم و در نتیجه افزایش وزن و عملکرد میوه گزارش شده است (Abdelaziz *et al*., 2019).

در مورد صفت کلسیم میوه، نتایج تجزیه واریانس (جدول ۴) نشان داد که آثار اصلی قارچ و تنش خشکی و همچنین، آثار متقابل قارچ در خشکی بر این صفت معنی‌دار است. نتایج مقایسه میانگین تیمارها نشان داد کمترین میزان کلسیم مربوط به تیمار گیاهان تلقیح‌شده با اسپور در شرایط بدون تنش (۰/۳۲ درصد وزن خشک) بوده است و بیشترین میزان کلسیم در گیاهان تلقیح‌شده با عصاره سوسپانسیون میسیلیوم قارچ *S. indica* در شرایط تنش خشکی (۰/۶۶ درصد وزن خشک) مشاهده شد (شکل ۳).



شکل ۲- اثر تیمارهای مختلف قارچ *S. indica* بر (الف) فسفر برگ و (ب) پتاسیم میوه در گوجه‌فرنگی

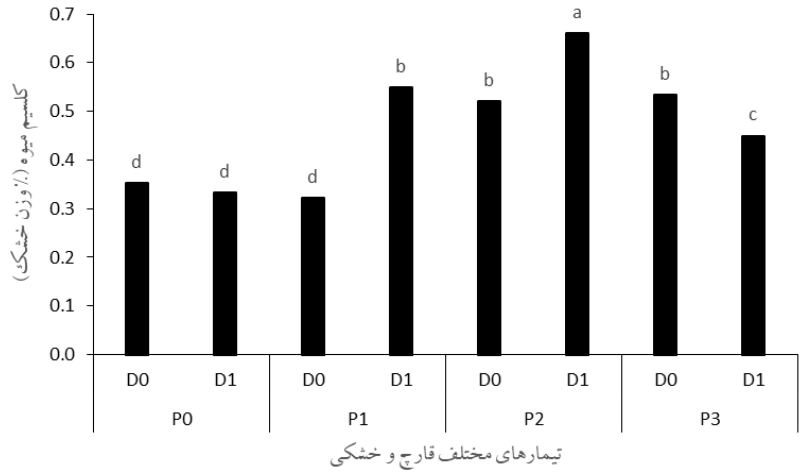
Figure 2- Effect of different treatments of *S. indica* on A: P of leaf and B: K of fruit in tomato

کلسیم یکی از عنصرهای ضروری و پرمصرف برای رشد گیاهان بوده و در کارکردهای اصلی رشد گیاه و بهبود کیفیت محصول نقش دارد. همچنین، کلسیم توانایی گیاه را برای تحمل به شرایط نامطلوب محیطی از قبیل تنش خشکی افزایش می‌دهد. تحلیل متابولیک نشان داده است که آثار مثبت کلسیم در افزایش تحمل به تنش خشکی، به احتمال زیاد به ذخیره بیشتر گلوتاتیون، افزایش سطح پلی‌آمین پوترسین آزاد و سطوح پایین‌تر اسید آمینه گاما-آمینوبوتیریک اسید (GABA) مربوط است (Hosseini *et al*., 2019). در پژوهشی جدید مشخص شده است که در گیاهان تلقیح‌شده با قارچ *S. indica*، افزایش میزان کلسیم پدیده‌ای معمول است (Jogawat *et al*., 2020) و این افزایش برای بهبود رشد گیاهان آرابیدوپسیس ضروری است (Vadassery *et al*., 2009).

میزان مواد جامد محلول در میوه (شاخص بریکس)

نتایج جدول تجزیه واریانس (جدول ۳) نشان داد که اثر اصلی قارچ بر شاخص بریکس معنی‌دار است، درحالی‌که اثر اصلی تنش خشکی و آثار متقابل خشکی در قارچ برای این صفت معنی‌دار نیست.

شکل (۴) نشان می‌دهد تلقیح با تیمارهای مختلف قارچ باعث افزایش ۱۱ درصدی شاخص بریکس در میوه گوجه‌فرنگی شده است و بالاترین مقدار شاخص بریکس مربوطه به گیاهان تلقیح‌شده با عصاره سوسپانسیون میسیلیوم قارچ (۴/۵۳) است. تأثیر مثبت تلقیح با قارچ *S. indica* بر شاخص بریکس نیشکر توسط جانسون و همکاران (Johnson *et al*., 2014) گزارش شده است. همچنین، گزارش شده است که قارچ *S. indica* تعداد میوه در بوته گوجه‌فرنگی را افزایش داده و باعث افزایش وزن میوه و مواد جامد محلول (TSS) می‌گردد (Abdelaziz *et al*., 2019). در مجموع به نظر می‌رسد قارچ با افزایش جذب عناصر غذایی و انتقال آنها به میوه و همچنین، بالا بردن میزان مواد جامد محلول باعث افزایش وزن تک میوه و بهبود کیفیت آن می‌شود.

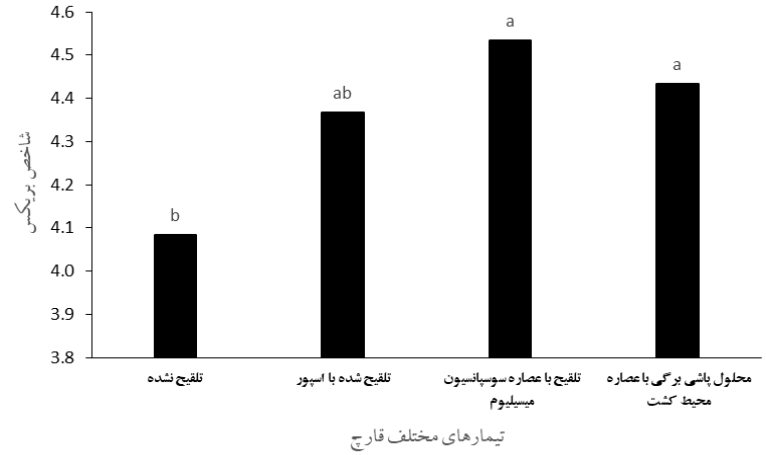


شکل ۳- اثر برهمکنش قارچ *S. indica* و تنش خشکی بر میزان کلسیم میوه گوجه‌فرنگی

(P_0: تلقیح‌نشده؛ P_1: تلقیح‌شده با اسپور؛ P_2: تلقیح‌شده با عصاره سوسپانسیون میسیلیوم؛ P_3: محلول‌پاشی برگی با عصاره محیط‌کشت؛ D_0: نرمال؛ D_1: تنش خشکی)

Fig. 3- Interaction effect of *S. indica* and drought stress interaction on tomato fruit calcium.

(P_0: uninoculated; P_1: inoculated with spore; P_2: inoculated with mycelium suspension cultrate; P_3: foliar application of culture filtrate; D_0: Normal; D_1: drought stress)



شکل ۴- اثر تیمارهای مختلف قارچ *S. indica* بر شاخص بریکس میوه گوجه‌فرنگی

Fig 4- Effect of different treatments of *S. indica* on tomato fruit Brix

نتیجه‌گیری

نتایج پژوهش حاضر نشان داد خشکی بر رشد و عملکرد گوجه‌فرنگی آثار منفی دارد. تنش خشکی با کاهش محتوای نسبی آب، پتاسیم و فسفر برگ و افزایش شاخص‌هایی نظیر نشت الکترولیت، سدیم و پراکسید هیدروژن آثار زیان‌باری بر رشد و نمو گوجه‌فرنگی دارد. نتایج پژوهش حاضر نشان داد اثر اسپور و عصاره میسلیوم قارچ بر عملکرد کل و شاخص‌های فیزیولوژیک مانند محتوای کلروفیل و کاروتنوئید، محتوای نسبی آب، نشت الکترولیت، فسفر برگ، پتاسیم و کلسیم میوه معنی‌دار است. قارچ با افزایش رنگیزه‌های فتوسنتزی به حفظ فتوسنتز در شرایط تنش و محافظت از آن در برابر تنش اکسیداتیو کمک نموده است. همچنین، تیمار با قارچ توانسته است محتوای نسبی آب را در گیاهان تلقیح‌شده افزایش دهد. تلقیح با قارچ بر خلاف تنش خشکی، میزان سدیم برگ را کاهش و میزان پتاسیم را افزایش داده است. همچنین، کاهش میزان نشت الکترولیت در گیاهان تلقیح‌شده سبب حفظ پایداری گیاه در شرایط تنش خشکی شده است. مقایسه قارچ نشان داد تیمار با عصاره فیلترشده میسلیوم قارچ اغلب صفات را به نحو مطلوبی تحت تأثیر قرار داده است و استفاده از عصاره کشت قارچ به‌صورت محلول‌پاشی کمترین تأثیر مثبت را داشته است. مقایسه اثر تیمارهای اسپور و عصاره میسلیوم قارچ نشان داد که هر دو مایه تلقیح تأثیر تقریباً مشابهی دارند، اما عصاره میسلیوم در مجموع بهتر است. باتوجه‌به سهولت بیشتر کشت و تهیه میسلیوم در مقایسه با اسپور، به نظر می‌رسد استفاده از عصاره میسلیوم به‌عنوان کود زیستی قابلیت کاربرد بیشتری دارد که البته این امر نیازمند مطالعات بیشتر برای بهینه‌سازی روش استفاده و میزان غلظت آن است.

References

Abdelaziz, M., Abdelsattar, M., Abdeldaym, E., Atia, M., Mahmoud, A., Saad, M. and Heribert, H. (2019) *Piriformospora indica* alters Na^+/K^+ homeostasis, antioxidant enzymes and LeNHX1 expression of greenhouse tomato grown under salt stress. Scientia Horticulturae 256: 1-8.

Alam, M., Rahman, M. H., Mamun, M. A., Ahmad, I. and Islam, K. (2006) Enzyme activities in relation to sugar accumulation in tomato. Proceedings of the Pakistan Academy of Sciences 43(4): 241-248.

Arnon, D. I. (1949) Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenol oxidase in *Beta vulgaris*. Plant Physiology 24(1): 1-15.

Bajaj, R., Hu, W., Huang, Y., Chen, S., Prasad, R., Varma, A. and Bushley, E. (2015) The beneficial root endophyte *Piriformospora indica* reduces egg density of the soybean cyst nematode. Biological Control 90: 193-199.

Barrs, H. D. and Weatherley, P. E. (1962) A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. Australian Journal of Biological Sciences 15(3): 413-428.

Basiouny, F. M., Basiouny, K. and Maloney, M. (1994) Influence of water stress on abscisic acid and ethylene production in tomato under different PAR levels. Journal of Horticultural Science 69 (3): 535-541.

Bates, L., Waldren, P. and Teare, I. D. (1973) Rapid determination of free proline for water-stress studies. Plant and Soil 39(1): 205-207.

Baum, C., El-Tohamy, W. and Gruda, N. (2015) Increasing the productivity and product quality of vegetable crops using arbuscular mycorrhizal fungi: a review. Scientia Horticulturae 187: 131-141.

Costa, F., Baeta, M., Saraiva, D., Verissimo, M. and Ramos, F. (2011) Evolution of mineral contents in tomato fruits during the ripening process after harvest. Food Analytical Methods 4(3): 410-415.

Davies, J., Olalde-Portugal, V., Aguilera-Gomez, L., Alvarado, M. J., Ferrera-Cerrato, R. C. and Boutton, T. W. (2002) Alleviation of drought stress of Chile ancho pepper (*Capsicum annuum* L. cv. San Luis) with arbuscular mycorrhiza indigenous to Mexico. Scientia Horticulturae 92(3-4): 347-359.

Eichholz, I., Förster, N., Ulrichs, C., Schreiner, M. and Huyskens-Keil, S. (2014) Survey of bioactive metabolites in selected cultivars and varieties of *Lactuca sativa* L. under water stress. Journal of Applied Botany and Food Quality 87: 265-273.

Ershadi, A., Karimi, R. and Naderi Mahdei, K. (2016) Freezing tolerance and its relationship with soluble carbohydrates, proline and water content in 12 grapevine cultivars. Acta Physiologiae Plantarum 38(1): 1-10.

Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D. and Basra, S. (2009) Plant drought stress: effects, mechanisms

and management. Agronomy for Sustainable Development 153-188.

Franco, J. A., Bañón, S., Vicente, M. J., Miralles, J. and Martínez-Sánchez, J. J. (2011) Root development in horticultural plants grown under abiotic stress conditions–a review. The Journal of Horticultural Science and Biotechnology 86(6): 543-556.

Ghabooli, M. (2014) Effect of *Piriformospora indica* inoculation on some physiological traits of barley (*Hordeum vulgare*) under salt stress. Chemistry of Natural Compounds 50(6): 1082-1087.

Ghabooli, M., Khatabi, B., Shahriary Ahmadi, F., Sepehri, M., Mirzaei, M., Amirkhani, A., Jorrín-Novo, J. V. and Hosseini Salekdeh, G. (2013) Proteomics study reveals the molecular mechanisms underlying water stress tolerance induced by *Piriformospora indica* in barley. Journal of Proteomics 94: 289-301.

Ghaffari, M. R., Ghabooli, M., Khatabi, B., Hajirezaei, M. R., Schweizer, P. and Salekdeh, G. H. (2016) Metabolic and transcriptional response of central metabolism affected by root endophytic fungus *Piriformospora indica* under salinity in barley. Plant Molecular Biology 90(6): 699-717.

Gill, S., Gill, R., Trivedi, D. K., Anjum, N. A., Sharma, K., Ansari, M. W., Ansari, A., Johri, A. K., Prasad, R. and Pereira, E. (2016) *Piriformospora indica*: potential and significance in plant stress tolerance. Frontiers in Microbiology 7: 1-20.

Gliessman, S. R. (2007) Agroecology: the ecology of sustainable food systems. CRC Press. Boca Ratón.

Gupta, P. K. (1999) Soil, plant, water and fertilizer analysis. Agro Botanica, India.

Hare, P. D., Cress, W. A. and Staden, J. V. (1999) Proline synthesis and degradation: a model system for elucidating stress-related signal transduction. Journal of Experimental Botany 50(333): 413-434.

Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Gill, S. and Fujita, M. (2013) Drought stress responses in plants, oxidative stress, and antioxidant defense. In: Climate Change and Plant Abiotic Stress Tolerance (Eds. Gill, S. and Tuteja, N.). 209-250. Wiley-Blackwell.

Hawkesford, M., Horst, W., Kichey, T., Lambers, H., Schjoerring, J., Skrumsager, I. and White, P. (2012). Function of macronutrients. In: Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants, Ed. Marschner P. 135-472. Academic Press, London.

Hohen, E., Gasser, F., Guggenbühl, B. and Künsch, U. (2003) Efficacy of instrumental measurements for determination of minimum requirements of firmness, soluble solids, and acidity of several apple varieties in comparison to consumer expectations. Postharvest Biology and Technology 27(1): 27-37.

Hosseini, S. A., Réthoré, E., Pluchon, S., Ali, N., Billiot, B. and Yvin, H. C. (2019) Calcium application enhances drought stress tolerance in sugar beet and promotes plant biomass and beetroot sucrose concentration. International Journal of Molecular Sciences 20(15): 1-22.

Irigoyen, J. J., Emerich, D. W. and Sanchez-Diaz, M. (1992) Alfalfa leaf senescence induced by drought stress:

photosynthesis, hydrogen peroxide metabolism, lipid peroxidation and ethylene evaluation. Physiologia Plantarum 84: 67-72.

Jaleel, C., Manivannan, A., Muhammad Farooq, A. W., Jasim Al-Juburi, H., Somasundaram, R. and Panneerselvam, R. (2009) Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition. International Journal of Agricultural Biology 11(1): 100-105.

Jiao, Y., Ouyang, H. L., Jiang, Y. J., Kong, X. Z., He, W., Liu, W. X., Yang, B. and Xu, F. L. (2017) Effects of phosphorus stress on the photosynthetic and physiological characteristics of *Chlorella vulgaris* based on chlorophyll fluorescence and flow cytometric analysis. Ecological Indicators 78: 131-141.

Jisha, S., Gouri, P. R., Anith, K. N. and Sabu, K. K. (2018) Stress analysis and cytotoxicity in response to the biotic elicitor, *Piriformospora indica* and its' cell wall extract in *Centella asiatica* L. Urban. Physiological and Molecular Plant Pathology 103: 8-15.

Jogawat, A., Meena, M. K., Kundu, A., Varma, M. and Vadassery, J. (2020) Calcium channel CNGC19 mediates basal defense signaling to regulate colonization by *Piriformospora indica* in Arabidopsis roots. Journal of Experimental Botany 71(9): 2752-2768.

Johnson, J. M., Alex, T. and Oelmüller, R. (2014) *Piriformospora indica*: the versatile and multifunctional root endophytic fungus for enhanced yield and tolerance to biotic and abiotic stress in crop plants. Journal of Tropical Agriculture 52(2): 103-122.

Karpinski, S., Reynolds, H., Karpinska, B., Wingsle, G., Creissen, G. and Mullineaux, P. (1999) Systemic signaling and acclimation in response to excess excitation energy in *Arabidopsis*. Science 284(5414): 654-657.

Karimi, F., Sepehri, M., Afuni, M. and Hajabbasi, M. A. (2015) Effect of endophytic fungus, *Piriformospora Indica*, on barley resistance to lead. Journal of Water and Soil Science 19(71): 311-321 (in Persian)

Khalid, M., Hassani, D., Liao, J., Xiong, X., Bilal, M. and Huang, D. (2018) An endosymbiont *Piriformospora indica* reduces adverse effects of salinity by regulating cation transporter genes, phytohormones, and antioxidants in *Brassica campestris* ssp. Chinensis. Environmental and Experimental Botany 153: 89-99.

Khalid, M., Rahman, S. U. and Huang, D. F. (2019) Molecular mechanism underlying *Piriformospora indica*-mediated plant improvement/protection for sustainable agriculture. Acta Biochimica et Biophysica Sinica 51(3): 229-242.

Khalvandi, M., Amerian, M., Pirdashti, H., Baradaran Firoozabadi, M. and Gholami, A. (2017) Effects of *Piriformospora indica* fungi symbiotic on the quantity of essential oil and some physiological parameters of peppermint in saline conditions, Iranian Journal of Plant Biology 9(2): 1-20 (in Persian).

Kumar, V., Rajauria, G., Sahai, V. and Bisaria, V. S. (2012) Culture filtrate of root endophytic fungus *Piriformospora indica* promotes the growth and lignan production of *Linum album* hairy root cultures. Process Biochemistry 47(6): 901-907.

Lee, Y., Nishizawa, T., Takemoto, M., Kumazaki, K., Yamashita, K., Hirata, K., Minoda, A., Nagatoishi, S., Tsumoto, K., Ishitani, R. and Nureki, O. (2017) Structure of the triose-phosphate/phosphate translocator reveals the basis of substrate specificity. Nature Plants 3(10): 825-832.

Lokhande, V., Dayaram Nikam, T. and Penna, S. (2010) Biochemical, physiological and growth changes in response to salinity in callus cultures of *Sesuvium portulacastrum* L. Plant Cell, Tissue and Organ Culture 102(1): 17-25.

Lorestani, S., Ghabooli, M., Movahedi, Z. and Karimi, R. (2018) An evaluation of fungus *Piriformospora indica* effects on some morphophysiological traits of valerine under drought stress. Journal of Iranian Plant Ecophysiological Research 13(50): 41-52. (in Persian)

Malla, R., Prasad, R., Kumari, R., Giang, P. H., Pokharel, U., Oelmüller, R. and Varma, A. (2004) Phosphorus solubilizing symbiotic fungus: *Piriformospora indica*. Endocytobiosis Cell Research 15(2): 579-600.

Manafi, H., Aliasgharzad, N., Neyshabouri, M. and Rejali, F. (2012) Tolerance to water deficit stress in tomato inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi. Water and Soil Science 22(2): 1-17.

Mensah, R. A., Li, D., Liu, F., Tian, N., Sun, X., Hao, X., Lai, Z. and Cheng, C. (2020) Versatile *Piriformospora indica* and its potential applications in horticultural crops. Horticultural Plant Journal 6(2): 111-121.

Oelmüller, R., Sherameti, I., Tripathi, S. and Varma, A. (2009) *Piriformospora indica*, a cultivable root endophyte with multiple biotechnological applications. Symbiosis 49(1): 1-17.

Panda, S., Busatto, N., Hussain, K. and Kamble, A. (2019) *Piriformospora indica*-primed transcriptional reprogramming induces defense response against early blight in tomato. Scientia Horticulturae 255: 209-219.

Pingping, W., Chubin, W. and Biyan, Z. (2017) Drought stress induces flowering and enhances carbohydrate accumulation in *Averrhoa Carambola*. Horticultural Plant Journal 3(2): 60-66.

Rahimi, A., Dovlati, B., Amirnia, R. and Heydarzade, S. (2019) Effect of application of mycorrhizal fungus and Azotobacter on physiological characteristics of *Trigonella foenum-graecum* L. under water stress conditions. Iranian Journal of Plant Biology 11(4): 1-18 (in Persian).

Rahnama, H. and Ebrahimzadeh, H. (2004) The effect of NaCl on proline accumulation in potato seedlings and calli. Acta Physiologiae Plantarum 26(3): 263-270.

Rajaeian, S., Ehsanpour, A. and Toghyani, M. M. (2015) Changes in phenolic compound, TAL, PAL activity of *Nicotiana rustica* triggered by ethanolamine pretreatment under *in vitro* salt stress condition. Iranian

Journal of Plant Biology 7 (26): 1-12 (in Persian).

Rani, M., Raj, S., Dayaman, V., Kumar, M., Dua, M. and Johri, A. K. (2016) Functional characterization of a hexose transporter from root endophyte *Piriformospora indica*. Frontiers in Microbiology 7: 1-15.

Rezaei, E., Ghabooli, M., Movahedi, Z. and Mohsenifard, E. (2020) Effect of *Piriformospora indica* inoculation on some morphophysiological parameters in licorice (*Glycyrrhiza glabra* L.) under drought stress. Iranian Journal of Plant Physiology 10(4): 3379-3389 (in Persian).

Ryan, J., Estefan, G. and Rashid, A. (2001) Soil and plant analysis laboratory manual. 2nd ed. International Center for Agricultural Research in the Dry Areas (ICARDA), Aleppo, Syria.

Shahabivand, S., Parvaneh, A. and Aliloo, A. A. (2017) Root endophytic fungus *Piriformospora indica* affected growth, cadmium partitioning and chlorophyll fluorescence of sunflower under cadmium toxicity. Ecotoxicology and Environmental Safety 145: 496-502.

Sircelj, H., Batic, F. and Stampar, F. (1999) Effects of drought stress on pigment, ascorbic acid and free amino acids content in leaves of two apple tree cultivars. Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn 39(3): 97-100.

Swetha, S. and Padmavathi, T. (2020) Mitigation of drought stress by *Piriformospora indica* in *Solanum melongena* L. cultivars. Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences 90(3): 585-593.

Vadassery, J., Ranf, S., Drzewiecki, C., Mithöfer, A., Mazars, C., Scheel, D., Lee, J. and Oelmüller, R. (2009) A cell wall extract from the endophytic fungus *Piriformospora indica* promotes growth of Arabidopsis seedlings and induces intracellular calcium elevation in roots. The Plant Journal 59(2): 193-206.

Varma, A., Verma, S., Sahay, N., Bütehorn, B. and Franken, P. (1999) *Piriformospora indica*, a cultivable plant-growth-promoting root endophyte. Applied and Environmental Microbiology 65(6): 2741-2744.

Velikova, V. and Loreto, F. (2005) On the relationship between isoprene emission and thermotolerance in *Phragmites australis* leaves exposed to high temperatures and during the recovery from a heat stress. Plant, Cell and Environment 28(3): 318-327.

Wu, Q. and Xia, R. (2006) Arbuscular mycorrhizal fungi influence growth, osmotic adjustment and photosynthesis of citrus under well-watered and water stress conditions. Journal of Plant Physiology 163(4): 417-425.

Yun, P., Xu, L., Wang, S., Shabala, L., Shabala, S. and Zhang, W. (2018) *Piriformospora indica* improves salinity stress tolerance in *Zea mays* L. plants by regulating Na^+ and K^+ loading in root and allocating K^+ in shoot. Plant Growth Regulation 86(2): 323-331.

Zhu, X., Song, F. and Xu, H. (2010) Arbuscular mycorrhizae improves low temperature stress in maize via alterations in host water status and photosynthesis. Plant and Soil 331(1-2): 129-137.