

The effect of application of arbuscular mycorrhizal fungi with some microorganisms and chemical compounds on the antioxidant enzymes activity and phenolic compounds of corn under drought stress

Ebrahim Sedaghati^{1*}, Masoomeh Ahmadzadeh¹, Roohallah Sabri-Rise¹, Asghar Rahimi², Narges Hatami³, Aliakbar Mohammadi Mirik²

¹. Department of Plant Pathology, Faculty of Agriculture, Vali-e-Asr University of Rafsanjan, Rafsanjan, Iran.

². Department of Agronomy, Faculty of Agriculture, Vali-e-Asr University of Rafsanjan, Rafsanjan, Iran.

³. Department of Agriculture, Faculty of Agriculture, Payame Noor University of Tehran, Tehran, Iran.

Abstract

Drought stress is one of the most important abiotic stresses and limiting factors for plant development and plant production. In order to evaluate the impact of concomitant application some of microorganisms and chemical compounds with three species of arbuscular mycorrhizal fungi *Funneliformis mosseae*, *Rhizophagus intraradices* and *Claroideoglomus etunicatum* as mycorrhizal inoculum on antioxidant enzymes activities and phenolic compounds in corn cultivar 705SC, an experiment was conducted in a randomized complete block design with three replications. In the present study, treatment of living and non-living compounds at seven levels (included *Pseudomonas fluorescens* VUPF5, *Issatchenkia orientalis* yeast, Azolla, compost tea, humic acid, siderophore biologist, amino acid complex), treatment of arbuscular mycorrhizal (included three species of fungi and control) and drought stress at one level (30% of field capacity) were examined. Six, twelve and eighteen days after the start of drought stress, the interaction effect of treatments with species of arbuscular mycorrhiza on the activity of peroxidase, polyphenol oxidase, phenylalanine ammoniolyase enzymes and total phenol was evaluated. According to the results, in all three fungal species, the activity of peroxidase enzyme in siderophore treatment with fungus was higher compared to other treatments. Also, the highest activity of polyphenol oxidase enzyme was observed in *R. intraradices* mixed with compost tea treatment. Phenolic compounds in mycorrhizal plants and non-mycorrhizal plants reached the highest level on the twelfth day, depending on the treatment and type of fungal species. In conclusion, among the different treatments inoculated with corn, amino acid complex, siderophore, tea compost and humic acid increased antioxidant enzyme activity compared to the control treatment and reached its maximum on the twelfth day.

Keywords: Abiotic stress, Antioxidant enzymes, Bio-fertilizers, Corn, Symbiosis

* Corresponding Author: sedaghati@vru.ac.ir

تأثیر کاربرد قارچ‌های میکوریز آربوسکولار همراه با برخی ریزجانداران و ترکیبات شیمیایی بر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و ترکیبات فنلی گیاه ذرت در شرایط تنش خشکی

ابراهیم صدیقتی^{۱*}، معصومه احمد زاده^۱، روح‌الله صابری ریشه^۱، اصغر رحیمی^۲، نرگس حاتمی^۳، علی‌اکبر محمدی میریک^۲
^۱ گروه بیماری‌شناسی گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ولی‌عصر (عج) رفسنجان، رفسنجان، ایران
^۲ گروه زراعت، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ولی‌عصر (عج) رفسنجان، رفسنجان، ایران
^۳ گروه کشاورزی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه پیام نور، تهران، ایران

چکیده

تنش خشکی یکی از مهم‌ترین تنش‌های غیرزیستی و عامل محدودکننده رشد و نمو گیاهان و تولید محصولات کشاورزی است. به‌منظور بررسی تأثیر کاربرد توأم برخی ریزجانداران و ترکیبات شیمیایی با سه گونه قارچ میکوریز آربوسکولار *Rhizophagus intraradices*، *Funneliformis mosseae* و *Claroideoglossum etunicatum* به‌عنوان زامایه میکوریزی، بر میزان آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و ترکیبات فنلی در ذرت رقم SCV۰۵، آزمایشی در قالب طرح بلوک‌های کاملاً تصادفی با سه تکرار انجام شد. در پژوهش حاضر، تیمار ترکیبات زنده و غیرزنده در هفت سطح (شامل باکتری *Pseudomonas fluorescens* VUPF5، مخمر *Dissatchenka orientalis*، آزولا، چای کمپوست، هیومیک‌اسید، بیولوگ سیدروفور، کمپلکس آمینواسید)، تیمار میکوریز آربوسکولار (شامل سه گونه قارچی و شاهد) و تنش خشکی در یک سطح (۳۰ در صد ظرفیت زراعی) بررسی شد. شش، ۱۲ و ۱۸ روز پس از شروع تنش خشکی، اثر متقابل تیمارها با گونه‌های میکوریز آربوسکولار بر فعالیت آنزیم‌های پراکسیداز، پلی‌فنل اکسیداز، فنیل‌آلانین‌آمونیا لیاز و فنل کل ارزیابی گردید. مطابق با نتایج، در هر سه گونه قارچی، فعالیت آنزیم پراکسیداز در تیمار سیدروفور توأم با قارچ در مقایسه با سایر تیمارها بالاتر بود. همچنین، بیشترین میزان فعالیت آنزیم پلی‌فنل اکسیداز در گونه قارچی *R. intraradices* آمیخته با تیمار چای کمپوست مشاهده شد. ترکیبات فنلی در گیاهان میکوریزی و گیاهان غیرمیکوریزی بسته به تیمار و نوع گونه قارچی، در روز دوازدهم به بالاترین میزان رسیدند. به‌طور کلی، از بین تیمارهای مختلف مایه‌زنی‌شده به گیاه ذرت، ترکیبات کمپلکس آمینواسید، سیدروفور، چای کمپوست و هیومیک‌اسید در مقایسه با شاهد موجب افزایش فعالیت آنزیم‌های فوق شدند که این روند در روز دوازدهم به بیشینه میزان خود رسید.

واژه‌های کلیدی: آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، تنش غیرزیستی، ذرت، کودهای زیستی، همزیستی

مقدمه

ذرت (*Zea mays* L.) یکی از مهم ترین و قدیمی ترین گیاهان زراعی مورد استفاده انسان، دام و طیور است که از لحاظ تولید جهانی، پس از گندم و برنج قرار دارد (Lack, 2013). این گیاه به علت توانایی تولید بالا و سازگاری در اکثر مناطق کشور، نقش مهمی در تأمین علوفه مورد نیاز دام ایفا می کند (Dinler *et al.*, 2014). میزان آب مورد نیاز ذرت بسته به شرایط محیطی و غذایی، بین شش تا ۲ هزار متر مکعب در هکتار برآورد شده است (Ghorbanian *et al.*, 2012).

بیش از ۸۲ درصد از زمین های ایران در منطقه خشک و نیمه خشک قرار دارند که متوسط بارندگی آن حدود ۲۸۰ میلی متر است. در چنین مناطقی، کمبود منابع آبی و به دنبال آن، کاهش حاصلخیزی خاک، از عوامل اصلی محدود کننده تولید در سیستم های کشاورزی به شمار می رود (Hoseininejad *et al.*, 2016). از سوی دیگر، کمبود آب و ناکارآمدی روش های استفاده از آن، امکان گسترش میزان کشت در اراضی مستعد را با مشکل مواجه می کند (Sun *et al.*, 2010). از این رو، استفاده بهینه از آب برای افزایش ظرفیت تولید و کارایی مصرف آب، مستلزم به کارگیری شیوه های جدید علمی است.

تنش خشکی یکی از مهم ترین تنش های محیطی است که رشد و عملکرد محصولات کشاورزی را تحت تأثیر قرار می دهد. زمانی گیاه در شرایط تنش رطوبتی قرار می گیرد که میزان تلفات آب از طریق تعرق در مقایسه با میزان جذب آن، بالاتر باشد

(Wu *et al.*, 2005, Afkari, 2014). در حقیقت،

تنش خشکی سبب کاهش رشد گیاه از طریق تغییر فرآیندهای بیوشیمیایی و فیزیولوژی یک از جمله کاهش جذب آب توسط سیستم ریشه ای، کاهش دسترسی به عناصر غذایی در خاک، بسته شدن روزنه های گیاه و کاهش ورود دی اکسید کربن مورد نیاز برای فتوسنتز، کاهش تعرق و هدایت روزنه ای می شود (Auge *et al.*, 2015). در چنین شرایطی، میزان تولید انواع گونه های فعال اکسیژن (ROS: Reactive Oxygen Species) مانند مولکول های سوپراکسید، هیدروژن پراکسید و رادیکال هیدروکسیل افزایش یافته و مولکول های حیاتی سلول مانند نوکلئیک اسیدها، پروتئین ها و لیپیدها اکسیده شده و مرگ سلولی رخ می دهد. گیاهان زراعی برای کاهش آسیب اکسیداتیو ایجاد شده در اثر تنش خشکی و کاهش اثرات مخرب ROSها، دارای سیستم های آنزیمی (مانند پراکسیداز، پلی فنل اکسیداز، فنیل آلانین آمونیا لیااز، سوپراکسید دیسموتاز و کاتالاز) و غیر آنزیمی (مانند ترکیبات فنلی، آسکوربیک اسید، گلوکاتیون و کارتنوئیدها) آنتی اکسیدانی هستند. این سیستم ها به عنوان مکانیسم های دفاعی، از تشکیل فرم های فعال اکسیژن ممانعت کرده یا آنها را جمع آوری نموده و از بروز آسیب های اکسیداتیو جلوگیری می کنند (Hassanpour and Niknam, 2014; Caverzan *et al.*, 2016).

تاکنون روش های متنوع و نوینی برای حفظ باروری خاک، بهبود کیفیت محصولات کشاورزی، حذف آلاینده های زیست محیطی و به دنبال آن، افزایش عملکرد محصولات زراعی ارائه شده است.

آربوسکولار به‌عملت افزایش جذب آب و مواد مغذی و همچنین، مشارکت در مکانیسم‌های اجتناب از خشکی مانند انتقال فعال آب از قارچ به گیاه، کمتر تحت تأثیر تنش اکسیداتیو قرار می‌گیرند. از سوی دیگر، این گروه قارچی با افزایش هدایت آبی ریشه‌ها، بهبود ساختار خاک، افزایش میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، ایجاد تعادل اسمزی، حفظ فشار آماس، افزایش میزان فتوسنتز و تجمع کربوهیدرات‌ها و پروتئین موجب افزایش تحمل گیاه در برابر تنش خشکی و کم‌آبی می‌شوند (Zhong Qun, *et al.*, 2007; Tian *et al.*, 2013; Deepika and Kothamasi, 2015).

باکتری‌های سودوموناس فلورسنت از جمله ریزوباکترهای محرک رشد گیاهی (PGPR: Plant Growth Promoting Rhizobacteria) هستند که با استفاده از سازوکارهای مختلفی از جمله تولید هورمون‌های گیاهی (جبریلین، اکسین و سیتوکینین)، افزایش فراهمی عناصر کم‌مصرف (مانند آهن) و افزایش انحلال ترکیبات نامحلول (مانند فسفر)، تولید سیدروفور، تولید آنزیم‌ها و آنتی‌بیوتیک‌های مختلف، کلونیزاسیون ریشه و افزایش سطح تماس آن به رشد بهتر گیاهان به‌ویژه در شرایط تنش‌های محیطی کمک می‌کنند (Ajit *et al.*, 2006; Naseri *et al.*, 2017). در سال‌های اخیر برای کاهش اثرات نامطلوب تنش‌های مختلف، علاقه به کاربرد محرک‌های زیستی مانند مخمرها افزایش یافته است. عصاره مخمر منبع طبیعی بسیاری از مواد معدنی، تیامین، ریوفلاوین، نیا سین، پیریدوکسین و ویتامین‌های B1، B2، B3 و B12، سیتوکینین و بسیاری از عناصر مغذی و ترکیبات آلی (مانند پروتئین، کربوهیدرات، نوکلئیک‌اسید و لیپیدها)

یکی از این روش‌ها، استفاده از کودهای آلی و زیستی برای دستیابی به اهداف کشاورزی پایدار و ارگانیک است که ضمن حفظ سلامت محیط زیست، موجب افزایش عملکرد و کیفیت محصولات کشاورزی می‌شوند (Burchi *et al.*, 2010). همچنین، کاربرد این کودها در پیش، پس و در حین تنش‌های محیطی از جمله تنش خشکی می‌تواند اثرات مضر تنش بر گیاه را تعدیل کند و عملکرد را افزایش دهند (Pimentel *et al.*, 2005). قارچ‌های میکوریز آربوسکولار (AMF: Arbuscular mycorrhizal Fungi) که یکی از مهمترین اجزای تشکیل‌دهنده ناحیه فراریشه گیاهان در بوم‌نظام‌های طبیعی است (Bitterlich *et al.*, 2018)، به‌عنوان یک کود زیستی در کشاورزی پایدار اهمیت فراوانی دارند. این گروه قارچی با تشکیل شبکه هیفی گسترده موجب افزایش سطح تماس و سرعت جذب ریشه‌ها شده و با بالا بردن کارایی سیستم ریشه‌ای در جذب آب و عناصر غذایی، رشد و عملکرد گیاه را بهبود می‌بخشد (Mahmoudzadeh *et al.*, 2015) و میزان تحمل آن را در برابر تنش‌های زنده (مانند بیماری‌ها و آفات) و غیرزنده (مانند تنش شوری و خشکی) افزایش می‌دهند (Ghorbanian *et al.*, 2015). مهم‌ترین و عمده‌ترین نقش این قارچ‌ها، بهبود جذب فسفر از طریق گسترش هیف‌های قارچی و تولید اسیدهای آلی است که با تبدیل فسفر نامحلول به فرم فسفر محلول، موجب افزایش جذب آن توسط گیاه می‌شوند (Mahmoudzadeh *et al.*, 2015). نتایج حاصل از بررسی‌های مختلف نشان دادند گیاهان همزیست با قارچ‌های میکوریز

رشد و نمو تأثیر مثبت دارند و با تنظیم اسمز، سمیت‌زدایی گونه‌های فعال اکسیژن و تنظیم اسیدپتیک درون سلولی موجب بهبود و التیام آسیب‌های ناشی از تنش خشکی می‌شوند (Nardi et al., 2016). چای کمپوست به‌عنوان عصاره ورمی‌کپوست، مجموعه‌ای از مواد ترش‌حی و فضولات دفعی کرم‌های خاکی خانواده Lumbricidae همراه با عناصر ریزمغذی و مولکول‌های آلی خاک است که برای رشد گیاه مفید است (Sinha et al., 2010). روش‌های مختلفی (هوازی و بی‌هوازی) برای تولید چای کمپوست وجود دارد که در همه این روش‌ها در طول عصاره‌گیری، مواد مغذی معدنی محلول، ریزجانداران مفید، هیومیک‌اسید، فولویک‌اسید، هورمون‌ها و تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی وارد چای کمپوست می‌شوند (Edwards et al., 2006). از این ترکیب به‌عنوان پالاینده و اصلاح‌کننده خاک در کشاورزی استفاده می‌شود و مناسب‌ترین جایگزین برای کودهای شیمیایی است (Hosseinzadeh et al., 2016).

آزولا یک سرخس آبی است که به‌واسطه همزیستی با جلبک سیانوفیت *Anabaena azollae* نیتروژن هوا را تثبیت می‌کند (Bocchi and Malgioglio, 2010). این سرخس با بهبود خصوصیات فیزیکی و شیمیایی خاک، موجب افزایش رشد و عملکرد گیاهان در شرایط تنش و مصرف کارآمدتر مواد مغذی داخل خاک می‌شود. همچنین، عصاره آزولا حاوی آمینواسیدها، هورمون‌های رشدی و عناصر غذایی مانند فسفر، نیتروژن و پتاسیم است که پس از افزودن به خاک می‌تواند آن‌ها را به تدریج در اختیار گیاه قرار دهد.

است (Mohamed, 2005). از سوی دیگر، عصاره مخمر به‌علت داشتن منابع غنی آمینواسیدی موجب افزایش میزان پرولین و به‌دنبال آن، افزایش تحمل گیاه در برابر تنش خشکی می‌شود (Mady, 2009). هیومیک‌اسید از جمله ترکیبات دارای کربن آلی حاصل از شکسته شدن و تجزیه زیستی و شیمیایی گیاهان و جانوران است که حدود ۷۵ درصد مواد آلی اکثر خاک‌های معدنی را تشکیل می‌دهد (Mahmoudi et al., 2013). مواد هیومیکی دارای طیف وسیعی از ترکیبات آلی و معدنی مختلفی مانند آمینواسیدها، پتیدها، فنل‌ها، آلدئیدها، نوکلئیک‌اسیدهای پیونده شده با انواع کاتیون‌ها، هستند (Soleimani et al., 2012). این ترکیب به‌عنوان کودی آلی، موجب بهبود ساختار خاک، افزایش ریشه‌زایی، نگهداری بیشتر آب در خاک و افزایش حلالیت و تحرک عناصر پرمصرف و کم‌مصرف در خاک شده و تحمل گیاه را در برابر تنش‌های مختلف (مانند شوری و خشکی) افزایش می‌دهد (Osman and Rady, 2012). در شرایط تنش خشکی، مولکول‌های هیومیک‌اسید موجب کاهش تعرق، افزایش فعالیت آنزیم رویسکو و افزایش فعالیت فتوسنتزی شده و به حفظ آب درون گیاه کمک می‌کنند (Delfine et al., 2005).

ترکیبات آمینواسیدی به‌عنوان یکی دیگر از محرک‌های زیستی، پیش‌ساز هورمون‌های گیاهی و تنظیم‌کننده‌های رشدی هستند و بر فعالیت‌های متابولیسم گیاه مانند رشد و نمو، تنفس و فتوسنتز تأثیر گذاشته و میزان تولید محصولات را تغییر می‌دهند (Ronga et al., 2019). همچنین، این ترکیبات با افزایش جذب مواد مغذی در گیاه، بر

میکوریز آربوسکولار، *P. fluorescens* VUPF5، مخمر *I. orientalis* و چند ترکیب آلی تحت شرایط کم‌آبی انجام شد.

مواد و روش‌ها

به منظور بررسی تأثیر اثرات قارچ‌های میکوریز آربوسکولار همراه با برخی ریزجانداران و ترکیبات آلی بر فعالیت‌های آنزیمی گیاه ذرت در شرایط تنش خشکی، آزمایشی به صورت فاکتوریل و در قالب طرح بلوک کاملاً تصادفی با سه تکرار و به مدت سه ماه در گلخانه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه ولی عصر (عج) انجام شد.

تهیه تیمارهای آزمایشی:

قارچ‌های میکوریز آربوسکولار: این تیمار شامل سه گونه *R. intraradices*، *F. mosseae* و *C. etunicatum* و شاهد (بدون قارچ) بود. گونه‌های قارچی از کلکسیون قارچ‌های میکوریز آربوسکولار دانشگاه ولی عصر (عج) رفسنجان تهیه شد و برای اطمینان از نوع گونه، شناسایی ریخت‌شناسی (اندازه، شکل و رنگ اسپور، تزئینات سطح اسپور و ساختار دیواره اسپور، نحوه اتصال هیف به اسپور و غیره) و شناسایی مولکولی (تکثیر بخشی از زیرواحد کوچک DNA ریپوزومی (18S)) انجام گرفت. پس از شناسایی گونه‌های میکوریزی، نتایج شناسایی مولکولی در سایت NCBI (AY6358331-*R. intraradices*; HF968841-1-*F. mosseae*; EU232660-1-*R. intraradices*) ثبت شد.

سوسپانسیون با کتریایی: با کتری *Pseudomonas fluorescens* VUPF5 از کلکسیون باکتری‌های کنترل بیولوژیک بخش بیماری‌شناسی گیاهی دانشگاه ولی عصر (عج) تهیه و روی

بنابراین، این ترکیب از نظر تولید زیست‌توده، تثبیت نیتروژن، چرخه مواد غذایی کارایی بالایی دارد (Rehana et al., 2003). سیدروفورها ترکیبات آلی با وزن مولکولی کم هستند که میل ترکیبی شدیدی برای پیوند شدن با Fe^{3+} دارند. این ترکیبات به طور مستقیم با افزایش قابلیت استفاده از آهن و یا غیرمستقیم از طریق محروم کردن عوامل بیماری‌زای گیاهی از آهن، در بهبود رشد گیاهان مؤثر هستند. در ناحیه فراریشه، این ترکیبات با آهن غیر قابل جذب، پیوند برقرار کرده و آن را به صورت کمپلکس درمی‌آورند. سپس این کمپلکس از طریق یک سیستم انتقال ویژه از عرض غشاء پلاسمایی سلول ریشه عبور کرده و جذب گیاه می‌شود (Tilak et al., 2005). علاوه بر آهن، این متابولیت‌ها باعث کلاته شدن عناصر غذایی دیگری مانند مس، روی، منگنز و آلومینیوم نیز می‌شوند و میزان جذب عناصر غذایی نامحلول موجود در ناحیه فراریشه توسط گیاه افزایش داده و به موجب آن، تحمل گیاه را در برابر تنش‌های مختلف محیطی افزایش می‌دهند (Miethke and Marahiel, 2007).

فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و مقدار متابولیت‌های آنتی‌اکسیدانی تحت تأثیر تنش‌های محیطی است و در چنین شرایطی افزایش می‌یابد؛ بنابراین می‌توان از این آنزیم‌ها به عنوان شاخصی برای انتخاب ارقام متحمل به خشکی استفاده کرد. با توجه به اهمیت معرفی مناسب‌ترین روش‌هایی که بتوانند موجب بهبود عملکرد محصولات زراعی در شرایط تنش خشکی شوند و در راستای حرکت به سوی کشاورزی پایدار، این پژوهش با هدف بررسی تأثیر کاربرد تلفیقی و مجزای قارچ‌های

برای ضد عفونی سطحی، بذرهاى ذرت رقم SC750، ابتدا سه تا پنج دقیقه با جریان ملایم آب شسته شدند و سپس به مدت ۱۰ دقیقه در محلول نیم درصد هیپوکلریت سدیم غوطه‌ور شدند. بذرهاى ذرت پس از چند مرتبه شستشو با آب مقطر، در گلدان‌های پلاستیکی چهار کیلویی (قطر دهانه ۲۰ سانتی‌متر و ارتفاع ۲۰ سانتی‌متر) استریل حاوی خاک و ماسه استریل (به نسبت ۲:۱)، کشت شدند. در نهایت، گلدان‌ها در شرایط گلخانه با دمای ۲۵-۲۷ درجه سانتیگراد قرار گرفتند.

ما یه زنی گیاه چه های ذرت با تیمار های مورد بررسی:

همزمان با کشت بذرهاى ذرت، در تیمارهای میکوریزی میزان ۲۰۰ گرم از زادمایه قارچی حاوی هیف‌های درون و برون ریشه‌ای، وز یکول، آربوسکول، اسپور و قطعات ریشه میکوریزی، به ازای هر گلدان مورد استفاده قرار گرفت.

پس از گذشت سه هفته از رشد گیاهچه‌های ذرت، تیمارهای میکروبی و ترکیبات شیمیایی همراه با آب آبیاری به گلدان‌ها افزوده شدند و پس از دو هفته، نوبت دوم تیماردهی مشابه نوبت اول انجام شد. بدین منظور، میزان ۲۰ میلی‌لیتر سوسپانسیون باکتریایی، ۲۰ میلی‌لیتر سوسپانسیون مخمری، ۴۰ میلی‌لیتر چای کمپوست، ۱۲ میلی‌لیتر عصاره آزولا، یک گرم کمپلکس آمینواسید، ۳۰ گرم هیومیک‌اسید و ۲۰ میلی‌لیتر بیولوگ سیدروفور باکتریایی به هر گلدان اضافه شد.

اعمال تنش خشکی:

در پژوهش حاضر برای اعمال تنش خشکی، گلدان‌ها در شرایط رطوبتی ۳۰ درصد ظرفیت

محیط کشت (Nutrient Agar Sucrose) NAS کشت شد. پس از ۲۴ تا ۴۸ ساعت، سوسپانسیون باکتریایی با غلظت 4×10^{11} واحد تشکیل کلونی/میلی‌لیتر تهیه شد.

سوسپانسیون مخمری: مخمر *Issatchenkia orientalis* تهیه شده از آزمایشگاه بیماری‌شناسی گیاهی دانشگاه ولیعصر (عج)، روی محیط کشت Malt Agar کشت شد. پس از ۲۴ تا ۴۸ سوسپانسیون مخمر با جمعیت 4×10^{11} واحد تشکیل کلونی/میلی‌لیتر تهیه شد.

چای کمپوست: به منظور تهیه محلول چای کمپوست، ۲۵۰ گرم ورمی کمپوست، ۵۰ میلی‌لیتر عصاره جلبک دریایی و ۵۰ میلی‌لیتر ملاس چغندر قند به مدت ۲۴ ساعت در پنج لیتر آب قرار گرفته و با پمپ هوا، هوادهی شد (Khoram Ghahfarokhi et al., 2016).

آزولا: عصاره آزولا با روش هوازی تهیه شد. در این روش، ۴۰۰ گرم پودر جلبک، ۴۰ گرم ملاس و ۴۰ گرم هیومیک‌اسید درون چهار لیتر آب ریخته و به مدت دو هفته توسط پمپ هوا، هوادهی شدند. در نهایت، محلول حاصل با اسید فسفوریک ۱۰ درصد خنثی شد و با فرمالدهید ۰/۲ درصد به عنوان ماده نگهدارنده، ذخیره گردید.

ترکیبات غیرزنده: کمپلکس آمینواسید (آمینواسید پودری ۵۰ درصد، آمینواسپارک)، هیومیک‌اسید (Humax) و سیدروفور باکتریایی (پر شین بنیان آریا) از دانشگاه ولیعصر (عج) تهیه شدند.

تهیه و کشت بذرهاى ذرت:

در این پژوهش، اندازه‌گیری فعالیت آنزیم پراکسیداز (GPX) با استفاده از روش Plewa و همکاران (۱۹۹۱)، فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز (PPO) بر اساس روش Nicoli و همکاران (۱۹۹۱)، فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لیا ز (PAL) با روش ارائه شده توسط D'cunha و همکاران (۱۹۹۶) ارزیابی و میزان فنل کل با روش Roland و Laima (۱۹۹۹) انجام گردید.

تجزیه و تحلیل آماری:

تجزیه واریانس داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SAS و ترسیم جداول توسط نرم‌افزارهای Excel و Word انجام شد. مقایسه میانگین تیمارها توسط آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال یک درصد صورت گرفت.

نتایج

نتایج تجزیه واریانس نشان دادند فعالیت آنزیم‌های پراکسیداز، پلی فنل اکسیداز، فنیل آلانین آمونیا لیا ز و ترکیبات فنلی تحت تأثیر تیمارهای بررسی شده به صورت مجزا و تلفیقی قرار گرفتند و به لحاظ آماری در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بودند (جدول ۱). از طرفی، مایه‌زنی گیاهچه‌های ذرت با گونه‌های میکوریز آربوسکولار توأم با تیمارهای مختلف و یا به تنهایی، موجب افزایش میزان فعالیت آنزیم‌های اندازه‌گیری شده در زمان‌های مختلف شد که بسته به نوع تیمار و گونه قارچی، میزان آن متفاوت بود.

زراعی قرار گرفتند. بدین منظور، دو ماه پس از کاشت ذرت، سه گلدان به‌طور تصادفی انتخاب و تا زمان خروج آب از ته گلدان، آبیاری شدند. سپس سطح گلدان‌ها با کیسه پلاستیکی پوشانده شد تا تبخیر صورت نگیرد. پس از خروج آب اضافی، گلدان‌ها مجدداً توزین شده و میانگین اعداد به‌دست آمده به‌عنوان وزن گلدان در حالت ظرفیت زراعی در نظر گرفته شد و تیمار خشکی بر مبنای آن محاسبه و اعمال گردید.

اندازه‌گیری میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و فنل کل:

شش، ۱۲ و ۱۸ روز پس از اعمال تنش خشکی، نمونه‌برداری از اندام‌های هوایی (برگ) گیاه ذرت برای بررسی فعالیت آنزیم‌های پراکسیداز، پلی فنل اکسیداز، فنیل آلانین آمونیا لیا ز و میزان فنل کل انجام شد. نمونه‌های جمع‌آوری شده در دمای ۲۰- درجه سانتیگراد نگهداری شدند.

برای استخراج و سنجش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان مورد نظر، ابتدا نیم گرم بافت برگ ذرت در یک حاوی چینی حاوی سه تا پنج میلی‌لیتر بافر نمونه حاوی پتاسیم فسفات ۵۰ میلی‌مولار با اسیدیته ۷/۲ PVP (Polyvinylpyrrolidone) یک درصد و EDTA و در حمام یخ، به‌طور کامل له شد. مخلوط حاصل بلافاصله به میکروتیوب‌های دو میلی‌لیتری منتقل و به مدت ۲۰-۳۰ دقیقه در دمای چهار درجه سانتیگراد و با سرعت ۴۰۰۰ دور بر دقیقه، سانتریفیوژ شدند. سپس، فاز رویی برای بررسی میزان تغییرات آنزیمی جدا و تا پیش از انجام آزمایش در ۲۰- درجه سانتیگراد نگهداری شد.

جدول ۱- نتایج تجزیه واریانس آنزیم‌های پراکسیداز، پلی فنل اکسیداز، فنیل آلانین آمونیا لیا ز و فنل کل

Table 1- Results of analysis of variance of peroxidase, polyphenol oxidase, phenylalanine ammonialase and total phenol enzymes

منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات		
		پراکسیداز	پلی فنل اکسیداز	فنیل آلانین آمونیلایز
زمان	۲	۴۵۸/۸۶**	۱۸/۹۶**	۳۹۱/۶۵**
میکوریز	۳	۲۶۲/۸۹**	۲۱/۷۱**	**۷۸/۵۵
تیمار	۷	۲۱/۵۴**	۱/۲۸**	۹/۸۰**
میکوریز×زمان	۶	۱۲۰/۹۲**	۲/۱۸**	۳۰/۵۰**
تیمار×زمان	۱۴	۱۵/۴۶**	۱/۲۶**	۱۹/۳۸**
میکوریز×تیمار	۲۱	۲۵/۷۲۴**	۳/۹۷**	۱۶/۴۷**
میکوریز×تیمار×زمان	۴۲	۱۵/۰۱**	۳/۱۳**	۳۲/۲۹**
خطا		۰/۴۲	۰/۱۹۵	۱/۲۰۸
ضریب تغییرات	-	۱۵/۴۵	۱۶/۲۱	۹/۲۲

** : تفاوت معنی دار در سطح احتمال یک درصد ($p \leq 0.01$)

** : significant difference in probability level of one percent ($p \leq 0.01$)

بررسی تغییرات فعالیت آنزیم پراکسیداز:

نتایج به دست آمده بیانگر این بود که گیاهان ذرت میکوریزی تلفیق شده با تیمارهای مختلف در مقایسه با گیاهان ذرت غیرمیکوریزی، افزایش معنی دار آنزیم پراکسیداز را نشان دادند. بیشترین میزان افزایش فعالیت این آنزیم مربوط به مایه زنی تیمار سیدروفور توأم با گونه *R. intraradices* بود که ۱۱/۹ برابر افزایش نسبت به شاهد را نشان داد. در بررسی این آنزیم در سه گونه قارچی، تیمار سیدروفور توأم با میکوریز نسبت به دیگر تیمارها عملکرد بهتری داشت. همچنین، در گونه *C. etunicatum* تیمارهای سیدروفور، کمپلکس آمینواسید و چای کمپوست در یک سطح معنی داری قرار داشتند. لازم به ذکر است بیشترین فعالیت آنزیم پراکسیداز در بین روزهای نمونه برداری، در روز دوازدهم مشاهده شد (جدول ۲).

بررسی تغییرات فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز:

مقایسه میانگین داده ها نشان داد، فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز در گیاهان ذرت میکوریزی به تنهایی یا تلفیق با تیمارهای مختلف، افزایش یافت که میزان آن بسته به تیمار و گونه قارچ میکوریز آربوسکولار متفاوت بود. بیشترین فعالیت این آنزیم در تیمار ترکیبی *R. intraradices* همراه با تیمار چای کمپوست در مقایسه با شاهد به دست آمد و پس از آن در تیمارهای *C. etunicatum* توأم با کمپلکس آمینواسید و گونه *F. mosseae* همراه با سیدروفور مشاهده شد. به طور کلی، گیاهان میکوریزی آمیخته با تیمار سیدروفور و کمپلکس آمینواسید در مقایسه با گیاهان شاهد افزایش معنی داری از لحاظ آنزیم پلی فنل اکسیداز نشان دادند که در گیاهان فاقد میکوریز آمیخته با تیمار سیدروفور و کمپلکس آمینواسید این افزایش مشاهده نشد. میزان فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز در روزهای مختلف نمونه برداری متفاوت بود؛ به طوری که در نمونه های بررسی شده از روز ششم به

بعد، روند افزایشی داشته و در روز ۱۲ به بیشینه میزان خود رسید و از روز دوازدهم به بعد مجدداً روند کاهشی مشاهده شد (جدول ۳).

جدول ۲- تغییرات آنزیم پراکسیداز در گیاه ذرت مایه‌زنی شده با تیمارهای مختلف.

Table 2- Peroxidase enzyme changes in corn inoculated by different treatments

تیمار	روز ششم	روز دوازدهم	روز هجدهم
<i>R. intraradices</i>	آزولا	۱۱/۲۵ ^d	۱۴/۹۹ ^b
	باکتری	۹/۱۸ ^e	۱۴/۹۲ ^b
	کمپلکس آمینواسید	۴/۹۵ ^h	۱۰/۹۵ ^d
	هیومیک اسید	۷/۲۰ ^f	۱۲/۳۰ ^c
	مخمر	۳/۹۴ ^j	۶/۵۱ ^{fg}
	سیدروفور	۱۴/۵۸ ^b	۲۰/۳۰ ^a
	چای کمپوست	۶/۶۰ ^g	۱۱/۵۹ ^{cd}
<i>F. mosseae</i>	آزولا	۱/۸۸ ^{gj}	۳/۵۶ ^{cd}
	باکتری	۲/۲۷ ^{fi}	۳/۵۶ ^{bc}
	کمپلکس آمینواسید	۱/۷ ^{hij}	۳/۸۶ ^{cd}
	هیومیک اسید	۲/۷ ^{dg}	۳/۳۳ ^{bc}
	مخمر	۲/۳۲ ^{eh}	۳/۸ ^b
	سیدروفور	۲/۹۴ ^j	۴/۷۱ ^a
	چای کمپوست	۱/۸۴ ^{gj}	۳/۹۱ ^{bc}
<i>C. etunicatum</i>	آزولا	۲/۷۵ ^{fh}	۶/۲۵ ^{ac}
	باکتری	۲/۶۲ ^{fh}	۵/۹۸ ^{cb}
	کمپلکس آمینواسید	۵/۲۱ ^c	۷/۵۴ ^{ab}
	هیومیک اسید	۵ ^{cd}	۴/۲۳ ^{abc}
	مخمر	۳/۳۶ ^{df}	۴/۶۹ ^{cd}
	سیدروفور	۳/۰۵ ^{eh}	۷/۸۹ ^a
	چای کمپوست	۳ ^{eg}	۷/۱۸ ^{ab}
Control	آزولا	۲/۴۱ ^{fi}	۱۱/۷۹ ^a
	باکتری	۲/۴۹ ^{ei}	۲/۷۶ ^{ch}
	کمپلکس آمینواسید	۳/۷ ^{be}	۱۲/۷ ^a
	هیومیک اسید	۲/۰۹ ^{ghi}	۳/۹۲ ^{bc}
	مخمر	۱/۹۳ ^{bcd}	۳/۸۸ ^{hi}
	سیدروفور	۲/۹۹ ^{ch}	۴/۴۲ ^b
	چای کمپوست	۲/۹۷ ^{bf}	۳/۵ ^{ch}
	عدم تیمار	۱/۸۷ ^{hi}	۱/۵۶ ^{bj}

حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح احتمال یک درصد است.

The same letters indicate no significant difference in the probability level of one percent.

جدول ۳- تغییرات آنزیم پلی فنل اکسیداز در گیاه ذرت مایه‌زنی شده با تیمارهای مختلف

Table 3- Changes in polyphenol oxidase in corn inoculated by different treatments

تیمار	روز ششم	روز دوازدهم	روز هجدهم
آزولا	۳ ^{def}	۴ ^c	۱/۱۹ ⁱ
باکتری	۱/۸۲ ^{hi}	۲/۹۴ ^{efg}	۱/۸۸ ^{hi}
کمپلکس آمینواسید	۳/۸۸ ^{cd}	۴/۰۱ ^{cd}	۲/۴۷ ^c
هیومیک‌اسید	۳/۷۲ ^{cd}	۳/۷۱ ^{cd}	۲/۹ ^{fgh}
مخمر	۲/۶۱ ^{fgh}	۴/۱۸ ^b	۲/۰۸ ^{gh}
سیدروفور	۲/۵۶ ^{fgh}	۳/۴۸ ^{cde}	۱/۸۸ ^{hi}
چای کمپوست	۲/۵۷ ^{fgh}	۵/۱۶ ^a	۲/۶۵ ^{fgh}
آزولا	۲/۳۳ ^{cf}	۲/۷ ^{be}	۲/۰۲ ^{cg}
باکتری	۱/۹۳ ^{cg}	۲/۸ ^{ad}	۱/۷۶ ^{efg}
کمپلکس آمینواسید	۲/۱ ^{cg}	۳/۶۳ ^a	۱/۷۷ ^{efg}
هیومیک‌اسید	۲/۴۲ ^{cf}	۳/۳۳ ^{ab}	۱/۹۲ ^{cg}
مخمر	۲/۴۱ ^{cf}	۲/۸۷ ^{abc}	۱/۳ ^g
سیدروفور	۲/۶۵ ^{be}	۳/۶۶ ^a	۱/۸۸ ^{fg}
چای کمپوست	۲/۲۷ ^{cf}	۲/۳۷ ^{cf}	۱/۶۴ ^{fg}
آزولا	۲/۲ ^j	۸ ^{2/3}	۱/۶۶ ^{jn}
باکتری	۲/۳۷ ^{eh}	۳/۱۸ ^{cd}	۱/۴۶ ^{kn}
کمپلکس آمینواسید	۲/۳۳ ^{eh}	۵/۲۹ ^a	۱/۶۸ ^{jm}
هیومیک‌اسید	۲/۶۸ ^{def}	۲/۸۲ ^{eh}	۱/۳۳ ^{lmn}
مخمر	۱/۸۹ ^{hi}	۳/۴۸ ^{bc}	۱/۵۱ ^{kn}
سیدروفور	۱/۷۵ ^{il}	۳/۷۹ ^b	۲/۵۴ ^{efg}
چای کمپوست	۱/۰۵ ⁿ	۱/۹۵ ^{ej}	۱/۶۲ ^{jn}
آزولا	۳/۷۸ ^{be}	۳/۹۶ ^{ae}	۲/۳۵ ^h
باکتری	۳/۴۳ ^{cf}	۴/۴ ^{ab}	۳/۹۴ ^{ae}
کمپلکس آمینواسید	۳/۱ ^{eh}	۴/۵ ^{ab}	۲/۶ ^{fgh}
هیومیک‌اسید	۳/۱۷ ^{dh}	۳/۹۷ ^{ae}	۲/۵۸ ^{fgh}
مخمر	۲/۳۸ ^h	۳/۴۲ ^{df}	۲/۴۳ ^{gh}
سیدروفور	۳/۷۸ ^{be}	۴/۸۱ ^a	۲/۶۳ ^{fh}
چای کمپوست	۴/۰۷ ^{ad}	۴/۳۱ ^{abc}	۲/۴۷ ^{gh}
عدم تیمار	۱/۳ ^h	۱/۷۷ ^{lg}	۱/۲۴ ⁱ

*R. intraradices**F. mosseae**C. etunicatum*

Control

حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال یک درصد است.

The same letters indicate no significant difference in the probability level of one percent.

نمونه‌برداری مشاهده شد و این میزان در روز هجدهم کاهش تدریجی داشت (جدول ۵).

بحث

تنش خشکی یکی از مهم‌ترین عوامل محدودکننده رشد رویشی گیاهان است. از مهم‌ترین علل کاهش رشد گیاهان در شرایط خشکی و کم‌آبی، کاهش گسترش سیستم ریشه‌ای و در نتیجه، کاهش جذب آب و عناصر غذایی است (Garcia *et al.*, 2014). کمبود آب سبب بسته شدن روزنه‌ها و کاهش غلظت دی‌اکسید کربن در بافت مزوفیل و در نتیجه، کاهش پذیرنده‌های الکترون می‌شود. در چنین شرایطی، اکسیژن پذیرنده الکترون شده و فرم‌های فعال اکسیژن نظیر رادیکال سوپر اکسید، پراکسید هیدروژن و رادیکال هیدروکسیل تشکیل می‌شود. بنابراین، تعامل بین تولید و مهار گونه‌های فعال اکسیژن به هم می‌خورد (Talbi *et al.*, 2015). در اثر تجمع این ترکیبات، پروتئین‌ها، لیپیدها و نوکلئیک‌اسیدها آسیب می‌بینند و با تحریک تجزیه لیپیدهای اشباع‌نشده موجب پراکسیداسیون لیپیدهای غشا و به دنبال آن، تنش اکسیداتیو می‌شوند (Jin *et al.*, 2015).

بررسی تغییرات فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لیاز:
بر اساس نتایج به دست آمده از مقایسه میانگین داده‌ها، میزان فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لیاز در گیاهان ذرت میکوریزی توأم با تیمارهای مختلف در مقایسه با گیاهان غیرمیکوریزی، به‌طور معنی‌داری افزایش یافت. بیشترین مقدار افزایش در سطوح این آنزیم مربوط گیاهان ذرت مایه‌زنی شده با گونه *F. mosseae* توأم با تیمار هیومیک‌اسید و پس از آن تیمار کمپلکس آمینواسید با هر دو گونه *R. intraradices* و *C. etunicatum* بود. میزان فعالیت آنزیم پلی‌فنل اکسیداز در بازه‌های زمانی مختلف، متفاوت بود و به تدریج افزایش یافت؛ بدین صورت که ۱۲ روز پس از اعمال تنش خشکی به بیشترین حد خود رسید و پس از آن، مجدداً کاهش یافت (جدول ۴).

بررسی میزان تغییرات ترکیبات فنلی:

نتایج حاصل از مقایسه میانگین‌ها تأثیر معنی‌دار مایه‌زنی گیاهچه‌های ذرت با قارچ‌های میکوریز آربوسکولار به تنهایی و توأم با تیمارهای مختلف بر میزان ترکیبات فنلی نشان داد. به‌طوری‌که بیشترین میزان ترکیبات فنلی در گونه *C. etunicatum* ترکیب با سیدروفور و سپس با کتری و جای کمپوست مشاهده شد. پس از آن، گونه *F. mosseae* همراه با تیمار جای کمپوست در رده بعدی قرار گرفت. میزان این ترکیبات در گیاهان میکوریزی و گیاهان فاقد میکوریزی بسته به تیمار و نوع گونه قارچی در روز دوازدهم نسبت به روز ششم افزایش یافت؛ به گونه‌ای که در روز دوازدهم بیشترین میزان ترکیبات فنولی در بین روزهای

جدول ۴- تغییرات آنزیم فنیل آلانین آمونیا لاز در گیاه ذرت مایه زنی شده با تیمارهای مختلف

Table 4- Changes of phenylalanine ammonialase enzyme in corn inoculated by different treatments

روز هجدهم	روز دوازدهم	روز ششم	تیمار
۸/۶ ^{kl}	۱۵/۵۶ ^b	۱۲/۴۱ ^{dg}	آزولا
۸/۷۳ ^{jk}	۱۲/۸۱ ^{de}	۱۲/۳۷ ^{def}	باکتری
۱۱/۰۲ ^{fgh}	۱۸/۱۸ ^a	۱۰/۰۹ ^{hij}	کمپلکس آمینو اسید
۷/۵۳ ^d	۱۴/۴۵ ^{bc}	۱۱/۶۴ ^{dg}	هیومیک اسید
۷/۲۱ ^{ghi}	۱۲/۶۲ ^{fgh}	۱۰/۳۶ ^{ij}	مخمر
۱۰/۷ ^{kl}	۱۳/۵۸ ^{cd}	۱۰/۶۸ ^{ghi}	سیدروفور
۱۰/۳۶ ^{hi}	۱۳/۴۵ ^{cd}	۱۰/۳ ^{hi}	چای کمپوست
۸/۱۴ ^{ef}	۱۴/۳۷ ^b	۹/۶۳ ^{def}	آزولا
۷/۱۴ ^f	۱۳/۴۹ ^{bc}	۱۱/۳۸ ^{cd}	باکتری
۷/۲۶ ^f	۱۱/۲۷ ^{cd}	۱۰/۰۹ ^{de}	کمپلکس آمینو اسید
۸/۰۶ ^{ef}	۲۳/۵۲ ^a	۹/۰۳ ^{def}	هیومیک اسید
۹/۱۲ ^{def}	۱۴/۱۱ ^b	۱۳/۸۶ ^{bc}	مخمر
۹/۳۹ ^{def}	۱۵/۶۵ ^b	۱۴/۳۵ ^b	سیدروفور
۱۳/۸ ^{bc}	۱۴/۵ ^b	۹/۲۱ ^{def}	چای کمپوست
۸/۷۲ ^{ij}	۱۴/۳۳ ^{cde}	۱۴/۱۸ ^{cde}	آزولا
۸/۷۱ ^{ij}	۱۲/۵۶ ^{ef}	۱۱/۵۸ ^{fgh}	باکتری
۸/۹۹ ^{ij}	۱۶/۷۲ ^{ab}	۱۲/۳۴ ^{efg}	کمپلکس آمینو اسید
۹/۸ ^{hi}	۱۵/۲۴ ^{bc}	۱۲/۷۷ ^{def}	هیومیک اسید
۸/۶۲ ^{ij}	۱۵/۰۴ ^{bcd}	۱۰/۰۹ ^{ghi}	مخمر
۱۳/۰۷ ^{ef}	۱۷/۴ ^a	۸/۷۷ ^{ij}	سیدروفور
۶/۶۴ ^{jk}	۱۲/۴۲ ^{efg}	۱۱/۴۷ ^{fgh}	چای کمپوست
۱۰/۰۵ ^k	۱۸/۹۴ ^b	۱۱/۸۶ ^{ej}	آزولا
۱۷/۸۶ ^{bc}	۱۶/۳۲ ^{cd}	۱۱/۸۲ ^{ej}	باکتری
۱۲/۵ ^g	۲۳/۵۱ ^a	۱۴/۵۳ ^{ef}	کمپلکس آمینو اسید
۱۰/۲۶ ^{jk}	۱۵/۶۷ ^{de}	۱۳/۵۸ ^{fg}	هیومیک اسید
۱۰/۴۲ ^{hk}	۱۲/۷۴ ^{fg}	۱۲/۱۹ ^{gh}	مخمر
۱۲/۴۱ ^g	۱۷/۴ ^{bcd}	۱۲/۱۶ ^{fg}	سیدروفور
۹/۸ ^k	۱۷/۹۶ ^{bc}	۱۲/۱۶ ^{ghi}	چای کمپوست
۷/۲۶ ^l	۹/۸۲ ^{ej}	۹/۲۱ ^k	عدم تیمار

R. intraradices

F. mosseae

C. etunicatum

Control

حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح احتمال یک درصد است.

The same letters indicate no significant difference in the probability level of one percent.

جدول ۵- تغییرات فنل کل در گیاه ذرت مایه‌زنی‌شده با تیمارهای مختلف

Table 5 - Changes in total phenol in corn inoculated by different treatments

تیمار	روز ششم	روز دوازدهم	روز هجدهم
آزولا	۵/۶۳ ^{cde}	۷/۸۲ ^a	۳/۵۸ ^{ej}
باکتری	۴/۴۳ ^{dh}	۵/۶۳ ^{cde}	۲/۹۹ ^{hj}
کمپلکس آمینواسید	۳/۴۳ ^{ej}	۸/۳۰ ^a	۲/۹۴ ^{hj}
هیومیک اسید	۴/۲۲ ^{fj}	۵/۳۲ ^{cf}	۳/۲۹ ^{hj}
مخمر	۵/۹۹ ^{bc}	۷/۲۶ ^{ab}	۴/۰۹ ^{fj}
سیدروفور	۲/۸۷ ^{hj}	۵/۸۱ ^{cd}	۲/۶۱ ^{jk}
چای کمپوست	۳/۳۴ ^{gj}	۶/۱۳ ^{bc}	۲/۸۸ ^{hj}
آزولا	۳/۵۸ ^{fgh}	۸/۰۷ ^c	۳/۰۵ ^{fi}
باکتری	۲/۹۹ ^{fi}	۹/۴۴ ^{ab}	۳/۳۴ ^{fi}
کمپلکس آمینواسید	۲/۹۴ ^{fi}	۸/۲۲ ^c	۳ ^{fi}
هیومیک اسید	۴/۲۲ ^{fc}	۹/۶۴ ^h	۲/۲۱ ^{ij}
مخمر	۵/۹۹ ^d	۹/۸۳ ^h	۳/۹۵ ^{efg}
سیدروفور	۵/۰۸ ^{dc}	۸/۶۶ ^{bc}	۲/۶۱ ^{hj}
چای کمپوست	۳/۵۱ ^{fi}	۱۰/۲۳ ^a	۳/۳۶ ^{fi}
آزولا	۵/۰۱ ^e	۹/۳۶ ^c	۱/۴۹ ^{hk}
باکتری	۳/۰۷ ^f	۱۱/۲۳ ^a	۲/۴۹ ^{fgh}
کمپلکس آمینواسید	۴/۸۱ ^e	۱۰/۳۱ ^{bc}	۰/۹۷ ^k
هیومیک اسید	۲/۲۶ ^{fi}	۱۰/۱۹ ^{bc}	۱/۴ ^{hk}
مخمر	۲/۵۳ ^{fgh}	۹/۸۸ ^c	۲/۶۳ ^{fgh}
سیدروفور	۲/۳۲ ^(fi)	۱۱/۵۳ ^a	۱/۱۳ ^{ijk}
چای کمپوست	۲/۹۱ ^{fg}	۱۰/۴۹ ^{ab}	۱/۶۶ ^{ek}
آزولا	۲/۱۰ ^(fi)	۴/۸۸ ^c	۲/۶۴ ^{efg}
باکتری	۱/۶۹ ^{ej}	۲/۹۹ ^{ef}	۱/۷۸ ^{ej}
کمپلکس آمینواسید	۰/۱۱ ⁿ	۶/۰۳ ^b	۰/۹۱ ⁱⁿ
هیومیک اسید	۱/۴۵ ^{ik}	۳/۶ ^b	۲/۵۱ ^{fgh}
مخمر	۲/۵۲ ^{fgh}	۴/۴ ^{cd}	۰/۴۹ ^{kn}
سیدروفور	۳/۰۳ ^{ef}	۵/۸۶ ^b	۱/۵۴ ^{hj}
چای کمپوست	۱/۴۱ ^{il}	۷/۰۷ ^a	۰/۴۲ ⁱⁿ
عدم تیمار	۰/۲۲ ^{mn}	۰/۲ ^{il}	۰/۰۲ ⁿ

حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال یک درصد است.

The same letters indicate no significant difference in the probability level of one percent.

استفاده از کودهای زیستی که دارای گونه‌های مختلف میکروبی هستند، موجب کاهش مصرف کودهای شیمیایی شده و محصولاتی با کیفیت بالا و بدون مواد شیمیایی مضر برای سلامتی انسان، تولید می‌نمایند (Mahfouz and Sharif-Eldin, 2007). همچنین، وجود مواد آلی، بستری مناسب از نظر تغذیه‌ای و هورمونی برای ریزجانداران به کار گرفته شده، فراهم کرده و فعالیت و کارایی آنها را بهبود می‌بخشد. طبق یافته‌های به دست آمده از بررسی حاضر، تأثیر گونه‌های میکوریز آربوسکولار و ریزجانداران و ترکیبات آلی استفاده‌شده به‌طور جداگانه و نیز به‌طور برهمکنش، نقش مؤثری در کاهش اثر خشکی با افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و ترکیبات فنلی داشتند. همچنین، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و میزان ترکیبات فنلی در گیاهان میکوریزی در مقایسه با گیاهان غیرمیکوریزی بیشتر بود. به‌طوری‌که بالاترین فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی بررسی‌شده و میزان ترکیبات فنلی در تیمارهای میکوریزی توأم با ترکیبات آلی، به‌ویژه سیدروفور، مشاهده گردید. باتوجه‌به اینکه با کاربرد قارچ میکوریز آربوسکولار در شرایط تنش خشکی، گسترش شبکه هیفی قارچ داخل خاک امکان دسترسی گیاه به حجم بیشتر و منافذ ریزتر خاک را فراهم می‌کند، میزان جذب آب و عناصر غذایی افزایش یافته و آب کافی برای فعالیت‌های فیزیولوژیک گیاه فراهم می‌گردد (Bitterlich *et al.*, 2018). از طرفی، همزیستی میکوریز آربوسکولار موجب تغییر حرکت آب درون، در طول و خارج از گیاه میزبان شده و بر فیزیولوژی و آبگیری بافت‌های گیاهی

گیاهان برای کاهش اثرات منفی تنش خشکی از مکانیسم‌های دفاعی آنزیمی و غیرآنزیمی آنتی‌اکسیدان استفاده می‌کنند. یکی از ترکیبات بسیار مهم در سیستم دفاع آنزیمی گیاهان، آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان هستند که گونه‌های فعال اکسیژن را مهار می‌کنند؛ مانند سوپراکسیددیسموتاز موجب تبدیل اکسیژن به پراکسید هیدروژن و کاتالاز سبب تبدیل پراکسید هیدروژن به آب و اکسیژن می‌شوند و آنزیم پراکسیداز از اکسیداسیون ترکیبات فنلی مانند گایکول برای سم‌زدایی و تجزیه پراکسید هیدروژن استفاده می‌کند و مانع آسیب غشا در طول تنش خشکی می‌شود (Gara *et al.*, 2003). ترکیبات فنلی به‌عنوان ترکیبات آنتی‌اکسیدان شناخته شده‌اند و با استفاده از مکانیسم‌های مختلفی مانند جمع‌آوری رادیکال‌های آزاد و دادن هیدروژن به رادیکال‌های لپید و قطع کردن واکنش‌های زنجیره‌وار اکسیداسیون، نقش آنتی‌اکسیدانی خود را ایفا می‌کنند و می‌توانند محصولاتی با قدرت اکسیدکنندگی کمتر از ترکیبات اولیه به وجود آورند (Hamilton *et al.*, 1997). از طرف دیگر، این ترکیبات به‌ویژه پلی‌فنل‌ها در سم‌زدایی پراکسید هیدروژن و از بین بردن آن، نقش مهمی ایفا می‌کنند. باتوجه‌به اینکه این ترکیبات از سینامیک اسید مشتق می‌شوند که خود محصول عمل دامیناز آنزیم فنیل‌آلانین آمونیلایز روی فنیل‌آلانین است، به‌نظر می‌رسد تغییر در فعالیت فنیل‌آلانین آمونیلایز می‌تواند یکی از علل تغییر مقدار ترکیبات فنلی در گیاهان باشد (Wen *et al.*, 2008).

متابولیت‌های ثانویه با ارتقای سطح سلامت گیاه در هنگام تنش است (Morandi, 1996). بر اساس یافته‌های Becana و همکاران (۲۰۰۰) فعالیت آنزیم کاتالاز در گیاهان مایه‌زنی‌شده با قارچ میکوریز آربوسکولار نسبت به گیاهان غیرمیکوریزی افزایش یافته است. در بررسی Alguacil و همکاران (۲۰۰۳)، مایه‌زنی گیاه *Retama sphaerocarpa* با گونه *Claroideoglomus claroideum* موجب افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانتی مانند کاتالاز، سوپراکسیددیسموتاز و آسکوربات پراکسیداز در گیاه شد. در پژوهش انجام‌شده توسط Porcel و Ruiz-Lozano (۲۰۰۴)، میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در گیاهان سویای مایه‌زنی‌شده با قارچ *R. intraradices* در مقایسه با گیاهان غیرمیکوریزی در شرایط تنش کم‌آبی، بالاتر بود. در یک بررسی، تأثیر همزیستی میکوریز آربوسکولار بر ترکیبات فنلی و آنتی‌اکسیدان در گیاه سنبل تحت تنش خشکی ارزیابی شد. نتایج نشان داد که این گروه قارچی سبب افزایش فنل و تحریک فعالیت آنتی‌اکسیدانی در گیاه می‌شوند (Jugran et al., 2015). در پژوهش دیگر، محتوای ترکیبات فنلی و فعالیت آنزیم فنیل‌آلانیل‌آمونیا‌لیاز در گیاهچه‌های نعنا سبز مایه‌زنی‌شده با دو گونه قارچ میکوریز آربوسکولار (*F. mosseae* و *C. etunicatum*) در مقایسه با گیاهچه‌های شاهد بالاتر بود (Ahmadi-Khoei et al., 2013). بر اساس نتایج یک بررسی، بالاترین فعالیت آنزیم کاتالاز در گیاه زوفای تحت تنش که با قارچ میکوریز آربوسکولار مایه‌زنی‌شده بود، مشاهده گردید (Soleymani and Pirzad, 2016).

تأثیر می‌گذارد (Deepika and Kothamasi, 2015). این احتمال وجود دارد گیاهان میکوریزی با فعالیت آنزیمی بالای خود، کمترین تخریب سلولی در گیاه را موجب شدند (Silva et al., 2015). همچنین، در اثر همزیستی میکوریز آربوسکولار، میزان پراکسید هیدروژن و اکسیژن به شدت کاهش می‌یابد که نشان‌دهنده تأثیر این گروه قارچی بر کاهش تجمع گونه‌های فعال اکسیژن در گیاه میزبان است (Alguacil et al., 2003). در گیاهان تحت تنش، عوامل هورمونی ارسالی از طرف سلول به ژن‌ها برای بیان و سنتز آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، حاوی روی و کلسیم هستند. باتوجه به اینکه قارچ‌های میکوریز آربوسکولار موجب افزایش جذب عناصر غذایی می‌شوند، در نتیجه، با افزایش ارسال عوامل هورمونی، میزان فعالیت این آنزیم‌ها را افزایش می‌دهند (Ajay et al., 2002). به‌عنوان مثال، میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز در گیاهان میکوریزی به‌طور معنی‌داری بالاتر از گیاهان غیرمیکوریزی است (Salehi et al., 2014).

گزارش‌های بسیاری از تأثیر قارچ‌های میکوریز آربوسکولار روی القای فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و ترکیبات فنلی تحت تنش خشکی وجود دارد. آزمایش گلخانه‌ای به‌منظور تأثیر گونه *R. intraradices* بر میزان ترکیبات فنولی در برگ‌های گیاه آرتیشو (*Cynara cardunculus*) تحت تنش خشکی انجام پذیرفت. نتایج حاکی از افزایش درخورد توجه ترکیبات فنولی به میزان ۵۰ درصد در مقایسه با شاهد در برگ‌ها بود. داده‌های به دست آمده نشان داد که همزیستی میکوریز یک راهبرد مؤثر و کارآمد در بهبود تولید و افزایش

خشکی را تا ۵۰ برابر افزایش داده و سیستم‌های دفاعی گیاه در برابر تنش‌های زیستی و غیرزیستی را فعال می‌کنند (Timmusk and Wagner, 1999). در بررسی حاضر از گونه باکتریایی *Pseudomonas fluorescens* VUPF5 استفاده شد و توأم با گونه قارچی *C. etunicatum*، میزان ترکیبات فنلی گیاه در ذرت تحت تنش خشکی را افزایش داد. گونه‌های مختلف باکتری *Pseudomonas* با تثبیت ازت، افزایش تولید پرولین، آمینواسیدها، قندهای محلول، بهبود جذب آب و عناصر غذایی، تحریک ژن‌های بیان‌کننده آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و افزایش فعالیت آنزیم‌های حذف‌کننده گونه‌های فعال اکسیژن موجب کاهش اثرات مضر تنش خشکی می‌شوند (Sandhya et al., 2010) و همکاران (۲۰۰۸) گزارش کردند که ریزوباکتر *Pseudomonas mendocina* موجب افزایش فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و پراکسیداز در گونه *Lactuca sativa* L. تحت تنش خشکی می‌شود. نتایج مطالعه Ghanbary و همکاران (۲۰۲۰) نشان داد در اثر مایه‌زنی گیاه استبرق با قارچ‌های میکوریز آربوسکولار و باکتری *Pseudomonas putida*، میزان تولید آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان مانند سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز و پراکسیداز افزایش می‌یابد. بنابراین، این ریزجانداران می‌توانند توانایی اندام‌های هوایی و ریشه گیاه برای حذف گونه‌های فعال اکسیژن و در نتیجه، کاهش خسارت اکسیداتیو ناشی از تنش خشکی، افزایش دهند.

استفاده از چای کمپوست علاوه بر افزایش جمعیت و فعالیت ریزجانداران مفید خاک مانند

بر اساس نتایج پژوهش حاضر مشخص شد، تأثیر گونه‌های مختلف میکوریز آربوسکولار استفاده شده بر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و میزان ترکیبات فنلی، متفاوت از یکدیگر است و از بین گونه‌های قارچی، *R. intraradices* در مقایسه با دو گونه دیگر، تأثیر بیشتری در افزایش شاخص‌های بررسی شده، داشت. در حقیقت، گونه‌ها و حتی جدایه‌های مختلف قارچ‌های میکوریز آربوسکولار از نظر توانایی در افزایش عملکرد و جذب آب و عناصر غذایی در گیاه میزبان، با یکدیگر متفاوت هستند (Clark and Zeto, 1996). گونه‌های میکوریزی که نرخ اسپورزایی، جوانه‌زنی اسپور و رشد هیفی بالاتری دارند و قابلیت سازگاری با شرایط محیطی مختلف را دارند، کارایی بیشتری خواهند داشت. در شرایط تنش خشکی، چنین گونه‌های قارچی به علت داشتن سیستم هیفی گسترده‌تر موجب افزایش میزان جذب آب و عناصر غذایی به ویژه فسفر می‌شوند. با افزایش جذب فسفر، روابط آبی گیاه اصلاح می‌شود، روزه‌ها در مدت زمان بیشتری باز می‌ماند، فتوسنتز افزایش یافته و در نهایت، رشد و نمو گیاه افزایش می‌یابد. نتایج بررسی انجام شده توسط Rajali (۲۰۱۳) نشان داد که از بین گونه‌های مختلف قارچ‌های میکوریز آربوسکولار به کار گرفته شده، سه گونه *R. intraradices* و *C. etunicatum* در مقایسه با سایر گونه‌ها تأثیر بهتری در کلونیزاسیون ریشه گیاه گندم و افزایش رشد و جذب عناصر معدنی در شرایط تنش خشکی داشتند.

برخی از ریزوباکتری‌های محرک رشد گیاهی میزان بیان ژن‌های مسئول مقاومت در برابر تنش

قارچ‌های میکوریز آربوسکولار، موجب افزایش فراهمی عناصر غذایی مورد نیاز گیاه مانند فسفر و نیتروژن شده و در نتیجه، رشد و عملکرد گیاهان در شرایط تنش افزایش می‌دهند (Koozehgar Kaleji and Ardakani, 2017). مطابق بررسی‌های انجام‌شده در این آزمایش مشخص شد، چای کمپوست در ترکیب با گونه‌های میکوریزی موجب افزایش فعالیت آنزیم پلی‌فنل اکسیداز و میزان ترکیبات فنلی گیاه ذرت تحت تنش خشکی شده است. در گیاه برنج تحت تنش آبی استفاده از چای کمپوست موجب افزایش فعالیت آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز و پراکسیداز نسبت به حالت عدم استفاده شد و این عمل محافظتی افزایش رشد و عملکرد گیاه را به همراه داشت (Garcia *et al.*, 2014). هیومیک اسید با افزایش میزان نفوذپذیری سلول‌های ریشه، به جذب بهتر عناصر غذایی و بهبود رشد گیاه، کمک می‌کند. همچنین، با افزایش میزان تولید نوکلئیک اسیدها و آمینواسیدها، موجب افزایش تکثیر سلولی در گیاه، به ویژه در ریشه، می‌شود. تأثیر سطوح مختلف آبیاری (۴۲، ۷۰ و ۱۰۰ درصد نیاز آبی گیاه) و کاربرد قارچ میکوریز آربوسکولار و هیومیک اسید (در دو سطح صفر و ۱۰ لیتر در هکتار) بر صفات ریخت‌شناسی و عملکرد پنبه توسط Moosavi (۲۰۲۰) بررسی شد. نتایج نشان داد که استفاده از این گروه قارچی و هیومیک اسید اثرات منفی تنش کم آبی را به ویژه در شرایط تنش متوسط، کاهش می‌دهد.

یکی دیگر از ترکیبات آلی استفاده‌شده در پژوهش حاضر، سیدروفور باکتریایی بود که در مقایسه با سایر تیمارها، تأثیر بیشتری در افزایش

میزان فنل کل و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی گیاهچه‌های ذرت میکوریزی در شرایط تنش خشکی داشت. سیدروفورها نه تنها موجب بهبود جذب آهن می‌شوند، بلکه مقاومت سیستمیک را در گیاه القا می‌کنند (Van Loon and Van Strien, 1999). بسیاری از آنزیم‌ها از جمله پراکسیداز، پلی‌فنل اکسیداز و ترکیبات فنلی در ارتباط با مقاومت القایی سیستمیک (SAR) هستند که توسط سیدروفورها می‌توانند ایجاد شوند (Ali and Vidhale, 2013). از آنجایی که عناصری مانند آهن و روی دارای نقش افزایشی در فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان هستند، کاربرد سیدروفور می‌تواند از طریق بهبود تغذیه، میزان فعالیت این آنزیم‌ها را افزایش دهد (Molassiotis *et al.*, 2005; Torabian *et al.*, 2016). در مطالعه‌ای مشخص شد، تأخیر در آبیاری و کاربرد سیدروفور سبب افزایش میزان فعالیت آنزیم پلی‌فنل اکسیداز شده، اما تأثیری بر فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیالایز نداشته است (Sarraf *et al.*, 2017). استفاده از آمینواسیدهای سنتز شده به گیاه اجازه می‌دهد در مصرف انرژی خود برای ساخت آمینواسیدها صرفه‌جویی کند و سرعت رشد و توسعه خود را به ویژه در شرایط تنش، افزایش دهد (Popko *et al.*, 2014). از سوی دیگر، این ترکیبات با سنتز پروتئین‌ها و نوکلئیک اسیدها و کاهش تخریب آنها، موجب بهبود عملکرد گیاه در شرایط تنش خشکی شده (Salwa and Osama, 2014) و با افزایش هدایت روزنه‌ای، میزان دی‌اکسید کربن در فضای روزنه را افزایش می‌دهند؛ در نتیجه موجب تحریک

و افزایش قابلیت جذب آب و عناصر غذایی است. این بررسی نشان داد، به‌منظور استفاده بهینه از منابع آبی می‌توان با آبیاری کمتر از نیاز آبی گیاه و مصرف کودهای زیستی و آلی به نتایج قابل قبولی دست یافت. به‌عبارت‌دیگر، با مدیریت صحیح منابع آب و استفاده از روابط همزیستی میکوریزی به همراه ترکیبات زنده و غیرزنده می‌توان شرایط مناسب برای پیشینه جذب آب و عناصر غذایی در گیاه ایجاد نمود و اثرات زیان‌بار تنش خشکی را کاهش داد، بدون آنکه عملکرد کیفی و کمی گیاه کاهش پیدا کند. از سوی دیگر، در هزینه‌های مربوط به تأمین و توزیع کودهای شیمیایی صرفه‌جویی به عمل آورد و از اثرات سوء مصرف بی‌رویه آنها اجتناب نمود.

سوخت و ساز و افزایش فتوسنتز گیاه و به‌دنبال آن، افزایش عملکرد می‌شوند (Faten *et al.*, 2010).

جمع‌بندی

مطابق با یافته‌های پژوهش حاضر مشخص شد که کاربرد قارچ‌های میکوریز آربوسکولار به همراه ترکیبات زنده و غیرزنده به‌ویژه ترکیبات چای کمپوست، سیدروفور، کمپلکس آمینواسید و هیومیک‌اسید، موجب افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان بررسی شده و افزایش تولید ترکیبات فنلی در گیاهان ذرت تحت شرایط تنش خشکی می‌شود. در بیشتر موارد، تیمار ترکیبی میکوریز آربوسکولار و سیدروفور باکتریایی باعث افزایش شاخص‌های اندازه‌گیری شده در شرایط تنش خشکی شد. این امر احتمالاً به‌علت القای مقاومت سیستمیک در گیاه و به‌دنبال آن، افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، افزایش میزان تولید تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی، توسعه سیستم ریشه‌ای

References

- Afkari, A. (2014) Effect of water stress on potassium accumulation and seed yield of different sunflower (*Helianthus Annuus* L.) varieties. International Journal of Current Life Sciences 4(3): 808-811.
- Ajay, A., Sairam, R. K. and Srivastava, G. C. (2002) Oxidative stress and antioxidative system in plants. Current Science 82(10): 1227-1238.
- Ajit, N. S., Verma, R. and Shanmugan, V. (2006) Extracellular chitinase of *Pseudomonase fluorescent* antifungal to *Fusarium oxysporum* f.sp. *dianti* causing carnation wilt. Microbiology 52: 310-316.
- Ahmadi-Khoei, M., Shabani, L. and Bagheri, S. (2013). Assay of phenolic compounds and essential oils in mycorrhizal mint genotypes. Iranian Journal of Plant Biology 5(18): 81-94 (in Persian).
- Alguacil, M. M., Hernandez, J. A., Caravaea, F., Portillo, B., and Roldan, A. (2003) Antioxidant enzyme activities in shoots from three

- mycorrhizal shrub species afforested in a degraded semi-arid soil. *Plant Physiology* 118: 562-570.
- Ali, S. S. and Vidhale, N. N. (2013) Bacterial siderophore and their application: a review. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences* 2: 303-312.
- Auge, R. M., Toler, H. D. and Saxton, A. M. (2015) Arbuscular mycorrhizal symbiosis alters stomatal conductance of host plants more under drought than under amply watered conditions: a meta-analysis. *Mycorrhiza* 25(1): 13-24.
- Bitterlich, M., Franken, P. and Graefe, J. (2018) Arbuscular mycorrhiza improves substrate hydraulic conductivity in the plant available moisture range under root growth exclusion. *Frontiers in Plant Science* 9: 301-309.
- Bocchi, S. and Malgioglio, A. (2010). *Azolla-Anabaena* as a biofertilizer for rice paddy fields in the Po Valley, a temperate rice area in northern Italy. *International Journal of Agronomy* 1-5.
- Burchi, G., Prisa, D., Ballarin, A. and Menesatti, P. (2010) Improvement of flower color by means of leaf treatments in lily. *Horticultural Science* 125: 456-460.
- Caverzan, A., Casassola, A. and Brammer, S. P. (2016) Antioxidant responses of wheat plants under stress. *Genetics and Molecular Biology* 39: 1-6.
- Clark, R. B. and Zeto, S. K. (1996) Mineral acquisition by mycorrhizal maize grown on acid and alkaline soil. *Soil Biology and Biochemistry* 28: 1405-1503.
- D’Cunha, G. B., Satyanarayan, V. and Nair, P. M. (1996) Purification of phenylalanine ammonia lyase from *Rhodotorula glutinis*. *Phytochemistry* 42: 17-20.
- Deepika, S. and Kothamasi, D. (2015) Soil moisture- a regulator of arbuscular mycorrhizal fungal community assembly and symbiotic phosphorus uptake. *Mycorrhiza* 25(1): 67-75.
- Delfine, S., Tognetti, R., Desiderio, E. and Alvino, A. (2005) Effect of foliar application of nitrogen and humic acids on growth and yield of durum wheat. *Agronomy for Sustainable Development* 25: 183-191.
- Dinler, B. S., Demir, E. and Kompe, Y. O. (2014) Regulation of auxin, abscisic acid and salicylic acid levels by ascorbate application under heat stress in sensitive and tolerant maize leaves. *Acta Biologica Hungarica* 65(4): 469-80.
- Edwards, C., Arancon, N. and Greytak, S. (2006) Effects of vermicompost teas on plant growth and disease. *Biocycle* 47(5): 21-28.
- Faten, S. A., Shaheen, A. M., Ahmad, A. A. and Mahmoud, A. R. (2010) Effect of foliar application of amino acids as antioxidants on growth, yield and characteristics of squash. *Research Journal of Agriculture and Biological Science* 6(5): 583-588.
- Gara, L. D., de Pinto, M. C. and Tommasi, F. (2003) The antioxidant systems vis-a-vis reactive oxygen species during plant-pathogen interaction. *Plant Physiology and Biochemistry* 41: 863-870.
- Garcia, A. C. Santos, L. A. Izquierdo, F. G. Rumjanek, V. M. Castro, dos Santos, F. S. de Souza, L. G. A. and

- Berbara, R. L. L. (2014) Potentialities of vermicompost humic acids to alleviate water stress in rice plants (*Oryza sativa* L.). *Journal of Geochemical Exploration* 136: 48-54.
- Ghanbary, E., Fathizadeh, O. and Tabari, M. (2020) The effect of mycorrhizal fungi and growth-promoting rhizobacteria on the activity of antioxidant enzymes of *Calotrope* seedlings under drought stress. *Journal of Forest Research and Development* 6(30): 477-489 (in Persian).
- Ghorbanian, D., Harutyunyan, S., Mazaheri, D., Rasoli, V. and Mohebi, A. (2012) Influence of arbuscular mycorrhizal fungi and different levels of phosphorus on the growth of corn in water stress conditions. *African Journal of Agricultural Research* 7(16): 2575-2580.
- Ghorbanian, D., Rajali, F. and Esmaeilzad, A. (2015) Effects of mycorrhizal fungi and different levels of phosphorus on growth of *Zea mays* L. under water stress condition. *Journal of Water Research in Agriculture* 28(4): 677-689 (in Persian).
- Hamilton, R., Kalu, C., Prisk, E., Padly, F. and Pievce, H. (1977) Chemistry of free radical in lipid. *Food Chemistry* 60: 193-199.
- Hassanpour, H. and Niknam, V. (2014) Effect of water deficit stress on growth and antioxidant enzyme activity of *Mentha pulegium* L. at flowering stage. *Journal of Plant Process and Function* 3(8): 25-34 (in Persian).
- Hoseininejad, S., Masoud Sinaki, J. and Abedini, M. (2016) Effects of drought stress and mycorrhizae fungi application on yield and some agronomical and physiological characteristics of sunflower cultivars. *Applied Field Crops Research* 29(1): 95-102.
- Hosseinzadeh, S. R., Amiri, H. and Ismaili, A. (2016) Effect of vermicompost fertilizer on photosynthetic characteristics of chickpea (*Cicer arietinum* L.) under drought stress. *Photosynthetica* 54(1): 87-92.
- Jin, R., Shi, H., Han, C., Zhong, B., Wang, Q. and Chan, Z. (2015) Physiological changes of purslane (*Portulaca oleracea* L.) after progressive drought stress and rehydration. *Scientia Horticulturae* 194: 215-221.
- Jugran, A. K., Bahukhandi A., Dhyani, P., Bhatt, I. D., Rawal, R. S., Nandi, S. K. and Palni, L. M. S. (2015) The effect of inoculation with mycorrhize: AM on growth, composition and antioxidant activity phenolics, tannins, phenolic in *Valeriana jatamansi* Jones. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition* 15(4): 1036-1049.
- Khoram Ghahfarokhi, A. Rahimi, A. and Torabi, B. (2016) Effect of humic acid fertilizer application and foliar of compost tea and vermiwash on growth indices of safflower (*Carthamus tinctorius* L.). *Journal of Plant Process and Function* 5(17): 221-234 (in Persian).
- Kohler, J., Hernandez, J. A., Caravaca, F. and Roldan, A. (2008) Plant-growth-promoting rhizobacteria and arbuscular mycorrhizal fungi modify alleviation biochemical mechanisms in water-stressed plants. *Functional Plant Biology* 35(2): 141-151.
- Koozehgar Kaleji, M. and Ardakani, M. R. (2017) Effects of vermicomposting and compost tea on nitrogen, phosphorus, and potassium yield and

- uptake of *Mentha aquatic* L. inoculated with mycorrhizal fungi *Glomus mosseae*. Plant Environmental Physiology 13(51): 95-107 (in Persian).
- Lack, S. (2013) Evaluation of effective physiological traits on grain yield of corn at different levels of irrigation, nitrogen and plant density. Crop Physiology Journal 5(19): 17-33.
- Mady, M. A. (2009) Effect of foliar application with yeast extract and zinc on fruit setting and yield of faba bean (*Vicia faba* L.). Journal of Biological Chemistry Environmental Sciences 4(2): 109-127.
- Mahfouz, S. A. and Sharaf-Eldin, M. A. (2007) Effect of mineral vs. biofertilizer on growth, yield and essential oil content of fennel (*Foeniculum vulgare* Mill). International Agrophysics 21: 361-366.
- Mahmoudi, M., Samavat, S., Mostafavi, M., Khalighi, A. and Cherati, A. (2013) The effects of proline and humic acid on quantitative properties of kiwifruit. International Research Journal of Applied and Basic Sciences 6(8): 1117-1119.
- Mahmoudzadeh, M., Rasouli-Sadaghiani, M. H., Hassani, A. and Barin, M. (2015) The role of mycorrhizal inoculation on growth and essential oil of peppermint (*Mentha piperita*). Journal of Horticulture Science 29(3): 342-348 (in Persian).
- Miethke, M. and Marahiel, M. A. (2007) Siderophore-based iron acquisition and pathogen control. Microbiology and Molecular Biology Reviews 71: 413-451.
- Mohamed, S. E. (2005) Photochemical studies on common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants as affected by foliar fertilizer and active dry yeast under sandy soil conditions. Egypt Journal Applied Science 20(5): 539-559.
- Molassiotis, A. N., Diamantidis, G. C., Therios, I. N., Tsirakoglou, V. and Dimassi, N. K. (2005) Oxidative stress, antioxidant activity and Fe (III)-chelate reductase activity of five *Prunus* rootstocks explants in response to Fe deficiency. Plant Growth Regulation 46: 69-78.
- Moosavi, S. G. (2020) Effect of humic acid and mycorrhiza application on morphological traits and yield of cotton under drought stress. Journal Agricultural Science and Sustainable Production 30(1): 121-139 (in Persian).
- Morandi, D. (1996) Occurrence of phytoalexins and phenolic compounds in endomycorrhizal interactions and their potential role in biological control. Plant Soil 185: 241-251.
- Nardi, S., Pizzeghello, D., Schiavon, M. and Ertani, A. (2016) Plant biostimulants: physiological responses induced by protein hydrolyzed-based products and humic substances in plant metabolism. Scientia Agricola 73(1): 18-23.
- Naseri, R., Barary, M., Zarea, M. J., Khavazi, K. and Tahmasebi, Z. (2017) Effect of plant growth promoting bacteria and mycorrhizal fungi on growth and yield of wheat under dryland conditions. Journal of Soil Biology 5(1): 49-67 (in Persian).

- Nicoli, M. C., Elizabe, B. E., Piotti, A. and Lerici, C. R. (1991) Effect of sugar and maillard reaction products on polyphenol oxidase and peroxidase activity in food. *Food Biochemistry* 15: 169-184.
- Osman, A. S. and Rady, M. M. (2012) Ameliorative effects of sulphur and humic acid on the growth, antioxidant levels and yields of pea (*Pisum sativum* L.) plants grown in reclaimed saline soil. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 87: 626-632.
- Pimentel, D., Hepperly, P., Hanson, J., Douds, D. and Seidel, R. (2005) Environmental, energetic and economic comparisons of organic and conventional farming systems. *BioScience* 55(7): 573-582.
- Plewa, M. J., Smith, S. R. and Wagner, E. D. (1991) Diethyldithiocarbamate suppresses the plant activation of aromatic amines into mutagens by inhibiting tobacco cell peroxidase. *Mutation Research/Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis* 247: 57-64.
- Popko, M., Wilk, R. and Gorecki, H. (2014) New amino acid biostimulators based on protein hydrolysate of keratin. *Molecules* 93: 1012-1015.
- Porcel, R. and Ruiz-Lozano, J. M. (2004) Arbuscular mycorrhizal influence on leaf water potential, solute accumulation, and oxidative stress in soybean plants subjected to drought stress. *Journal of Experimental Botany* 55: 1743-1750.
- Rajali, F. (2013) Efficiency of different species of arbuscular mycorrhizal fungi on mineral nutrient uptake of wheat under drought stress. *Journal of Water Research in Agriculture* 27(3): 403-413 (in Persian).
- Rehana, B., Mian, M. H., Tahirruddin, M. and Hasan, M. A. (2003) Effect of *Azolla*-urea application on yield and NPK uptake by BRR1 Dhan 29 in Boro season. *Pakistan Journal of Biological Sciences* 11: 968-971.
- Roland, S. F. and Laima, S. K. (1999) Phenolics and cold tolerance of *Brassica napus*. *Plant Agriculture* 1: 1-5.
- Ronga, D., Biazzi, E., Parati, K., Carminati, D., Carminati, E. and Tava, A. (2019) Microalgal biostimulants and biofertilisers in crop productions. *Agronomy* 9(4): 1-22.
- Salehi, P., Izadpanah, M. and Calagari, M. (2014) Effects of drought on osmotic adjustment, antioxidant enzymes and pigments in wild *Achillea tinctoria* populations. *Ethno-Pharmaceutical Products* 1: 43-54.
- Salwa, A. R. H. and Osama, A. M. A. (2014) Physiological and biochemical studies on drought tolerance of wheat plants by application of amino acids and yeast extract. *Annals of Agricultural Sciences* 59: 133-145.
- Sandhya, V., Ali, S. Z., Venkateswarlu, B., Reddy, G. and Grover, M. (2010) Effect of osmotic stress on plant growth promoting *Pseudomonas* spp. *Archives of Microbiology* 192(10): 867-876.
- Sarrafi, S., Azari, A., Saberi Riseh, R. A. and Mohammadi Mirik, A. A. (2017) Effect of bacterial siderophore on biological behavior of maize under delayed irrigation. *Journal of Plant Process and Function* 7(12): 11-24 (in Persian).
- Silva, E. M., Maia, L. C., Menezes, K. M. S., Braga, M. B., Melo, N. D. and Yano-Melo, A. M. (2015) Water availability and formation of

- propagules of arbuscular mycorrhizal fungi associated with sorghum. *Applied Soil Ecology* 94: 15-20.
- Sinha, J. A., Biswas., C. K. B., Ghosh, A. C. and Saha, A. B. D. (2010) Efficacy of vermicompost against fertilizers on *Cicer* and *Pisum* and on population diversity of N₂ fixing bacteria. *Journal of Environment and Biology* 31: 287-292.
- Soleimani Aghdam, M. Hassanpour Aghdam, M. Paliyat, G. and Farmani, B. (2012) The language of calcium in postharvest life of fruits, vegetables and flowers. *Scientia Horticulturae* 144: 102-115.
- Soleymani, F. and Pirzad, A. R. (2016) The effect of mycorrhizal fungi on the oxidant enzymes activity in the medicinal herb, hyssop, under water deficit conditions. *Iranian Journal of Medicinal and Aromatic Plants* 31(6): 1013-1023 (in Persian).
- Sun, C., Johnson, J. M., Cai, D., Sherameti, I., Oelmuller, R. and Lou, B. (2010) *Piriformospora indica* confers drought tolerance in Chinese cabbage leaves by stimulating antioxidant enzymes, the expression of drought-related genes and the plastid-localized CAS protein. *Journal of Plant Physiology* 167: 1009-1017.
- Talbi, S., Romero-Puertas, M. C., Hernandez, A., Terron, L., Ferchichi A. and Sandalio, L. M. (2015) Drought tolerance in a Saharian plant *Oudneya africana*: Role of antioxidant defences. *Environmental and Experimental Botany* 111: 114-126.
- Tian, M., Chen, Y. L., Li, M. and Liu, R. J. (2013) Structure and function of arbuscular mycorrhiza: a review. *The Journal of Applied Ecology* 24(8): 2369-2376.
- Tilak, K. V. B. R., Ranganayaki, N., Pal, K. K., De, R., Saxena, A. K., Nautiyal, C. S., Mittal, S., Tripathi, A. K. and Johri, B. N. (2005) Diversity of plant growth and soil health supporting bacteria. *Current Science* 89(1): 136-150.
- Timmusk, S. and Wagner, E. G. H. (1999) The PGPR *Paenibacillus polymyxa* induces changes in *Arabidopsis thaliana* gene expression: a possible connection between biotic and abiotic stress responses. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 12(11): 951-959.
- Torabian, S., Zahedi, M. and Khoshgoftarmanesh, A. (2016) Effect of foliar spray of zinc oxide on some antioxidant enzymes activity of sunflower under salt stress. *Journal of Agricultural Science and Technology* 18: 1013-1025.
- Van Loon, L. C. and Van Strien, E. A. (1999) The families of pathogenesis-related proteins, their activities, and comparative analysis of PR-1 type proteins. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 55: 85-97.
- Wen, P. F., Chen, J. Y., Wan, S. B., Kong, W. F., Zhang, P., Wang, W., Zhan, J., Pan, Q. H. and Hung, W. D. (2008) Salicylic acid activates phenylalanine ammonia-lyase in grape berry in response to high temperature stress. *Plant Growth Regulation* 55(1): 1-10.
- Wu, S. C., Cao, Z. H., Li, Z. G., Cheung, K. C. and Wong, M. H. (2005) Effects of biofertilizer containing N-fixer, P and K solubilizers and AM fungi on maize growth: a greenhouse trial. *Geoderma* 125: 155-166.

Zhong Qun, H., Chao Xing, H., Zhibin, Z., Zhirong, Z. and Huai Song, W. (2007) Changes in antioxidative enzymes and cell membrane osmosis in tomato colonized by arbuscular mycorrhizae under NaCl stress. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces* 59: 128-133.