https://ijpb.ui.ac.ir/?lang=en
Journal of Plant Biological Sciences
E-ISSN: 3041-9603
Vol. 16, Issue 2, No. 60, 2024
Document Type: Research Paper
Received: 30/10/2024 Accepted: 17/03/2025

Effects of endophytic fungi, *Serendipita indica* and *Colletotrichum tofieldiae* on the growth and morphophysiological traits of tomato plants at different phosphate concentrations in a hydroponic system

Fahame Haghighat[1], Mehdi Ghabooli[1]*, Zahra Movahedi[1], Mohammad Abdoli[1]

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

Abstract

This study explored the effects of inoculating tomato plants with the endophytic fungi *Serendipita indica* and *Colletotrichum tofieldiae* on their morphophysiological traits under low phosphorus conditions in a hydroponic system, using a completely randomized factorial design. Treatments included fungal inoculation (non-inoculated, *S. indica*-inoculated, and *C. tofieldiae*-inoculated) and phosphorus levels (1.25 mM and 10 µM monopotassium phosphate). Inoculation with these fungi markedly increased shoot and root fresh and dry weights, total chlorophyll, carotenoids, total sugar, protein, and nitrogen content, while reducing anthocyanin levels under phosphorus deficiency. The interaction between fungal inoculation and low phosphorus significantly boosted root nitrogen and phosphorus content. Phosphorus deficiency alone reduced shoot fresh and dry weights, total chlorophyll, nitrogen, and phosphorus, but increased root dry weight, anthocyanin, total sugar, and protein. Plants inoculated with *S. indica* and *C. tofieldiae* showed improved growth and reduced phosphorus stress symptoms. These findings underscore the critical role of these fungi in enhancing tomato performance under severe phosphorus deficiency.

Keywords: Anthocyanin, Biomass, Endophytic fungi, Phosphorous deficiency, Tomato.

*Corresponding author: mailto:m.ghabooli@malayeru.ac.ir

3041-9603 © University of Isfahan
This is an open access article under the CC BY-NC-ND/4.0/ License (https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

doi: 10.22108/ijpb.2025.143232.1374

Introduction

Phosphorus is one of the three major nutrients, along with nitrogen and potassium. It is critical in nucleic acids, phospholipids, proteins, NADPH, and ATP. Although phosphorus is abundant in many natural soils, the form that plants utilize, specifically, inorganic orthophosphate (Pi), is insoluble and diffuses slowly in the soil. This leads to phosphorus deficiency, negatively affecting plant performance, root development, metabolism, and overall yield. Numerous rhizosphere microorganisms form mutualistic relationships with plants, significantly enhancing nutrient uptake from the soil. The ability of endophytes to enhance plant growth and fitness highlights their potential as an eco-friendly strategy for improving drought stress tolerance and mitigating the effects of phosphorus deficiency. Therefore, for the first time, we investigate and compare the effects of two endophytic fungi, *Serendipita indica,* and *Colletotrichum tofieldiae*, on the growth and various morphophysiological factors of tomato, a key horticultural plant, in an aeroponic system.

Materials and Methods

This experiment was conducted in a completely randomized factorial design to investigate the effect of inoculation with the model endophytic fungi, *S. indica* and *C. tofieldiae*, on the morphophysiological traits of tomato plants under low phosphorus conditions in a hydroponic system in the research greenhouse of Malayer University. The treatments included fungal inoculation (non-inoculated, inoculated with *S. indica*, and inoculated with *C. tofieldiae*) and different phosphorus levels (1.25 mM and 10 µM mono potassium phosphate). Uniformly germinated seeds were selected and split into three groups for fungal inoculation. Two groups were inoculated with a spore solution of endophytic fungi, and the control group was treated with a water-tween solution. After a few days, the inoculated and non-inoculated seedlings were placed in pots containing Hoagland's medium with 10 µM and 1.25 mM mono potassium phosphate. Four weeks after applying the different phosphate concentrations, samples were taken from the aerial parts, and traits such as dry weight of shoots and roots, photosynthetic pigments, soluble sugar, phosphorus, nitrogen, protein, and anthocyanin were measured.

Results and Discussion

The results showed that inoculation with these endophytic fungi significantly increased traits such as fresh and dry weight of shoot and root, total chlorophyll, carotenoids, total sugar, protein, and nitrogen. Fungi seem to play an effective role in preserving and stabilizing photosynthesis by influencing the proteins involved in the photosynthesis process and the Calvin cycle, thereby increasing their expression (Ghabooli & Kaboosi, 2022). Additionally, inoculation with these fungi decreased the anthocyanin content under low phosphorus conditions. The interaction effects of inoculation with *S. indica* and *C. tofieldiae* and phosphorus deficiency on root nitrogen and phosphorus content were markedly, increasing these elements. Endophytic fungi increase the amount of phosphate and the growth of *Arabidopsis* plants under low phosphate conditions, indicating the fungi's ability to dissolve insoluble phosphate forms (Hiruma et al., 2016). In the present study, phosphorus deficiency significantly reduced the fresh and dry weight of shoots, total chlorophyll, nitrogen, and phosphorus in shoots. At the same time, it increased root dry weight, anthocyanin, total sugar, and protein content. An insufficient amount of phosphorus causes a decrease in the production of RNA and, as a result, a decrease in the synthesis of proteins, including photosynthetic proteins. In addition, phosphate deficiency can lead to changes in the partitioning of carbohydrates in the plant, resulting in higher levels of sugars being transported and stored in the fruit (Hiruma et al., 2016).

Conclusion

The results indicated that plants inoculated with *S. indica* and *C. tofieldiae* exhibited better growth and performance under phosphorus deficiency conditions, with reduced symptoms of phosphorus stress. Overall, the results highlighted the influential role of these fungi in improving tomato growth under severe phosphorus deficiency conditions.

علوم زیستی گیاهی، سال شانزدهم، شمارهٔ پیاپی شصتم، ۱۴۰۳، صفحهٔ ۱۹- ۳۸
تاریخ دریافت مقاله: ۱۴۰۳/۰۸/۰۹
تاریخ بررسی مجدد: ۱۴۰۳/۱۲/۲۵
تاریخ پذیرش نهایی: ۱۴۰۳/۱۲/۲۷
مقاله پژوهشی

تأثیر قارچ‌های اندوفیت *Serendipita indica* و *Colletotrichum tofieldiae* بر رشد و صفات مورفوفیزیولوژیک گیاه گوجه‌فرنگی در غلظت‌های مختلف فسفات در سیستم هیدروپونیک

فهامه حقیقت[۱]، مهدی قبولی*[۱]، زهرا موحدی[۱]، محمد عبدلی[۱]
[۱] گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ملایر، ملایر، ایران

چکیده

این آزمایش به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح کامل تصادفی و با هدف بررسی اثر تلقیح قارچ‌های اندوفیت *Serendipita indica* و *Colletotrichum tofieldiae* بر صفات مورفوفیزیولوژیک گیاه گوجه‌فرنگی در شرایط فسفر کم و در سیستم کشت هیدروپونیک انجام شد. تیمارهای آزمایش شامل تلقیح با قارچ (تلقیح نشده، تلقیح‌شده با قارچ *S.indica* و تلقیح‌شده با قارچ *C.tofieldiae*) و سطوح مختلف فسفر (غلظت ۱/۲۵ میلی‌مولار و ۱۰ میکرومولار مونو پتاسیم فسفات) هستند. نتایج نشان داد تلقیح با قارچ‌های اندوفیت سبب افزایش معنی‌دار صفات وزن تر و خشک اندام هوایی و ریشه، کلروفیل کل، کاروتنوئید، قند کل، پروتئین و نیتروژن شد. همچنین اثر تلقیح با این قارچ‌ها منجر به کاهش میزان آنتوسیانین در شرایط فسفر کم شد. آثار متقابل تلقیح با قارچ‌های *S. indica* و *C. tofieldiae* و کمبود فسفر بر میزان نیتروژن و فسفر ریشه معنی‌دار شد و سبب افزایش میزان این عناصر شد. در پژوهش حاضر، کمبود فسفر به‌طور معنی‌داری وزن‌تر و خشک اندام هوایی، کلروفیل کل، نیتروژن و فسفر اندام هوایی را کاهش داد و بر میزان وزن خشک ریشه، آنتوسیانین، قند کل و پروتئین اثر افزایشی داشت. نتایج نشان داد گیاهان تلقیح‌شده با قارچ‌های *S. indica* و *C. tofieldiae* از رشد و عملکرد بهتری در شرایط کمبود فسفر برخوردار بودند و علائم تنش فسفر در آن‌ها کاهش یافته بود. در مجموع، نتایج بر نقش مؤثر این قارچ‌ها بر بهبود رشد گوجه‌فرنگی تحت شرایط کمبود شدید فسفر دلالت داشت.

واژه‌های کلیدی: آنتوسیانین، زیست‌توده، کمبود فسفر، گوجه‌فرنگی، قارچ‌های اندوفیت.

*Corresponding author: mailto:m.ghabooli@malayeru.ac.ir

3041-9603 © University of Isfahan
This is an open access article under the CC BY-NC-ND/4.0/ License (https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).
doi: 10.22108/ijpb.2025.143232.1374

مقدمه

گوجه‌فرنگی (*Solanum lycopersicum*) یکی از مهم‌ترین محصولات باغبانی است که دارای ارزش اقتصادی و غذائی بالایی است که به‌صورت مزرعه‌ای و نیز گلخانه‌ای کشت می‌شود (Ghabooli & Kaboosi, 2022). آبکشت (هیدروپونیک) روشی بدون خاک برای پرورش گوجه‌فرنگی است که در آن امکان کنترل دقیق عوامل محیطی مانند دما، رطوبت و همچنین میزان مواد غذایی فراهم است که به‌نوبه خود می‌تواند رشد و عملکرد گوجه‌فرنگی را افزایش دهد (Ortega Martínez et al., 2016). سطوح کافی فسفر سبب افزایش رشد ریشه می‌شود که این امر توانایی گیاه را برای جذب آب و مواد مغذی از خاک افزایش می‌دهد. این امر به ویژه برای گوجه‌فرنگی مهم است، زیرا سیستم توسعه یافته ریشه سبب افزایش رشد و نمو گیاه شده و مقاومت گیاه را در برابر تنش‌های محیطی افزایش می‌دهد (Schachtman et al., 1998).

فسفر یکی از عناصر ضروری و پر مصرف دارای تحرک پذیری بالاست که با داشتن نقش‌های متنوع ساختاری و کاتالیتیکی در گیاهان از اهمیت اکولوژیکی و کشاورزی بسیار بالایی برخوردار است. این عنصر نقش مهمی را در فرآیندهای فیزیولوژیکی مختلف از جمله انتقال انرژی، فتوسنتز و رشد ریشه ایفا می‌کند و همچنین بخش مهمی از ساختار اسیدهای نوکلئیک و فسفولیپیدها را تشکیل می‌دهد. مقدار قابل دسترس و فراهمی زیستی این عنصر در خاک‌های مختلف معمولاً پائین است که یکی از دلایل آن اتصال بخشی از این عنصر به ترکیبات آلی و معدنی خاک می‌باشد (Vance et al., 2003). تقریباً ۳۰ تا ۴۰ درصد از زمین‌های زیر کشت جهان فاقد فسفر کافی هستند. علاوه بر این، فسفر معدنی به‌راحتی با اکسیدها و هیدروکسیدهای آهن و آلومینیوم در خاک‌های اسیدی و با کلسیم در خاک‌های قلیایی کمپلکس‌هایی تشکیل می‌دهد که سبب می‌شود تا ۸۰ درصد فسفر استفاده شده به‌عنوان کود برای بیشتر محصولات کشاورزی در دسترس قرار نگیرد (Raghothama, 1999). چنین وضعیتی با استفاده ناکافی و نامتعادل از کودها تشدید می‌شود که منجر به کاهش دسترسی به مواد مغذی برای رشد محصول می‌شود.

کمبود فسفر سبب اختلال در رشد و گاهی توقف آن می‌شود و همچنین منجر به کاهش عملکرد می‌شود که به علّت نقش این عنصر در سنتز اسیدهای نوکلئیک و ATP است و برای تقسیم و گسترش سلولی و انتقال انرژی در گیاه ضروری هستند. علاوه بر این، کمبود فسفر می‌تواند منجر به رشد ضعیف ریشه شود، زیرا فسفر نقش کلیدی در معماری ریشه و هدایت هیدرولیک آن دارد (Hawkesford et al., 2012). در پاسخ به محدودیت فسفر، گیاهان سازگاری‌های مختلف بیوشیمیایی، متابولیکی و ریخت شناسی را برای افزایش جذب فسفر توسعه داده‌اند که از جمله می‌توان به افزایش سنتز و ترشح اسیدهای آلی و اسید فسفاتازها، نسبت ریشه به ساقه بالاتر و رشد جانبی ریشه و همچنین افزایش طول و تراکم ریشه موئین اشاره کرد (Lo´pez-Arredondo et al., 2014). یکی دیگر از این سازوکارها استفاده از همزیستی با قارچ‌های میکوریزی و دیگر همزیست‌ها مانند قارچ‌های اندوفیت است (Hiruma et al., 2016).

گیاهان فسفر را از روش جذب مستقیم از خاک و یا به‌طور غیر مستقیم توسط ارتباط و همزیستی با میکروارگانیسم‌های خاک به دست می‌آورند (Gill et al., 2016). چنین برآورد می‌شود که سهم قارچ‌های میکوریزی در جذب فسفر می‌تواند از افزایش ۴۹ درصدی در شرایط فسفر بالا تا ۷۷ درصدی در شرایط محدودیت فسفر متغیر باشد (Thingstrup et al., 2000). علیرغم مزایای ارتباط با قارچ‌های میکوریزی، تقریباً ۳۰ درصد از گونه‌های گیاهی، توانایی تشکیل این رابطه همزیستی را از دست داده‌اند (Cosme et al., 2018). با این‌حال، شواهد آزمایشگاهی نشان می‌دهد که سایر موجودات مفید در این گروه از گیاهان و همچنین سایر گیاهان توانایی افزایش جذب فسفر را دارند که از جمله می‌توان به قارچ‌های اندوفیت

Colletotrichum tofieldiae و *Serendipita indica* اشاره کرد.

قارچ اندوفیت *Serendipita indica* (با نام قبلی *Piriformospora indica*) یک قارچ مدل و قابل کشت در محیط کشت مصنوعی بوده که ویژگی‌های مشترک زیادی با قارچ‌های آربوسکولار میکوریزی دارد و می‌تواند با محدوده وسیعی از گیاهان عالی رابطه همزیستی برقرار کرده و ضمن افزایش رشد گیاهان میزبان، جذب مواد غذایی را بهبود داده و مقاومت به تنش‌های زیستی و غیر زیستی را افزایش دهد (Ghaffari et al., 2019; Ghabooli et al., 2013). قارچ *S. indica* منجر به افزایش جذب عناصر غذایی بویژه فسفر، پتاسیم، منیزیم و تولید هورمون‌هایی نظیر اکسین و سیتوکنین، افزایش فعالیت آنتی‌اکسیدانی، افزایش تجمع اسمولیت‌ها و بیان برخی ژن‌های مرتبط با انتقال‌دهنده‌های هگزوزها می‌شود (Izadi et al., 2021; Teimory et al., 2021). در پژوهشی نشان داده شده است که تلقیح با قارچ *S. indica* سبب افزایش زیست‌توده و مقاومت به ویروس می‌شود. نتایج این پژوهش نشان داده است که این قارچ نه تنها در خاک، بلکه در کشت هیدروپونیک نیز می‌تواند به عنوان یک محرک رشد در نظر گرفته شود (Fakhro et al., 2010). در پژوهش دیگری مشخص شده است که تلقیح ریشه گندم با *S. indica* در شرایط کمبود فسفر منجر به افزایش معنی‌دار زیست‌توده و غلظت فسفر در شرایط کشت هیدروپونیک شده است؛ بنابراین استفاده از این قارچ می‌تواند به عنوان روشی موثر برای کاهش آثار مضر کمبود فسفر در نظر گرفته شود (Rahmani Iranshahi et al., 2016).

قارچ *Colletotrichum tofieldiae* در ابتدا از جمعیت‌های طبیعی آرابیدوپسیس در اسپانیا جداسازی شده است. نتایج مشخص کرده است قارچ رشد اندوفیتی خود در آرابیدوپسیس را تنها از روش ریشه‌ها آغاز کرده و گاهی به‌طور سیستماتیک و بدون داشتن علائم بیماری قابل تشخیص به برگ‌ها گسترش می‌یابد. پژوهش‌ها نشان داده است که این قارچ با انتقال فسفات به میزبان خود در شرایط کمبود فسفر، رشد و عملکرد گیاه را بهبود می‌بخشد (Hiruma et al., 2016). علاوه بر این، پژوهش‌ها نشان داده‌اند این قارچ اندوفیت می‌تواند جذب مواد مغذی در گیاهان گوجه‌فرنگی، به‌ویژه فسفر و نیتروژن را افزایش دهد. در نتیجه، گیاهان گوجه‌فرنگی کلینزه شده توسط قارچ *C. tofieldiae* ممکن است به علّت افزایش دسترسی به مواد مغذی ضروری، رشد بهتری را نشان دهند (Díaz-González et al., 2018).

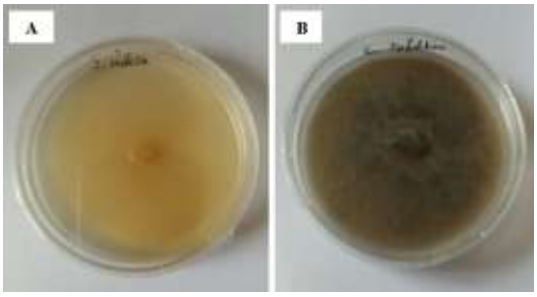
کود فسفر به شکل وسیعی در کشاورزی استفاده می‌شود که خود سبب ایجاد مشکلاتی نظیر افزایش هزینه تولید، تخلیه سریع منابع فسفر غیر قابل تجدید و همچنین آلودگی‌های آب و خاک می‌شود. علاوه بر این، سنگ‌های فسفات معدنی که منابع تجدید ناپذیر هستند، طی چند قرن آینده از بین خواهند رفت (Cordell et al., 2009). اگرچه کودهای فسفره همچنان نقش مهمی در کشاورزی ایفا خواهند کرد؛ امّا کاهش منابع طبیعی این کود و مشکلات زیست‌محیطی مصرف وسیع آن مستلزم بررسی و اجرای استراتژی‌های جایگزین برای محافظت در برابر کمبود غذایی و تخریب محیط‌زیست 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 محصولات کشاورزی است. فراهم نمودن شرایط استفاده از قارچ‌های اندوفیت به‌عنوان کودهای زیستی می‌تواند نقش مهمی در راستای نیل به این هدف داشته باشد. بنابراین این پژوهش، با هدف بررسی و مقایسه تأثیر قارچ‌های اندوفیت *S. indica* و *C. tofieldiae* بر رشد و برخی صفات مورفوفیزیولوژیک گوجه‌فرنگی در شرایط کمبود فسفر و فسفر کافی در کشت هیدروپونیک (آبکشت) انجام شد که بر اساس دانش ما برای اولین بار انجام شده است.

مواد و روش‌ها

کشت گیاهان، قارچ‌های اندوفیت و اعمال تیمارها

این آزمایش به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح کامل تصادفی در سه تکرار در گلخانه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه ملایر انجام شد. تیمارهای آزمایش شامل سطوح مختلف فسفر (غلظت ۱/۲۵ میلی‌مولار و ۱۰ میکرومولار مونو پتاسیم فسفات) و تلقیح با قارچ‌های اندوفیت (تلقیح نشده، تلقیح‌شده با قارچ *S.indica* و تلقیح‌شده با قارچ *C.tofieldiae*) است. قارچ *S.indica* (شناسه DSM11827) از آزمایشگاه ژنتیک و تولید گیاهی دانشکده کشاورزی دانشگاه ملایر تهیه شد. برای تکثیر این قارچ، از محیط کشت پیچیده (محیط کشت آسپرژیلوس تغییریافته حاوی عناصر پر مصرف، کم‌مصرف، عصاره مخمر، پپتون و کازئین) استفاده شد. قارچ مطابق با روش (Ghabooli et al., 2013) به مدت ۳-۴ هفته کشت داده شد (شکل ۱. الف). برای تهیه مایه تلقیح، مقدار ده میلی‌لیتر محلول آب-توئین ۲۰ به هر پتری‌دیش اضافه و پس از جمع‌آوری اسپورهای قارچ، با استفاده از لام نئوبار شمارش اسپورها انجام و غلظت آن تعیین شد ($۱۰^{۵} \times ۵$ اسپور در میلی‌لیتر). قارچ *C. tofieldea* (سویه Ct0861) از دانشگاه کلن آلمان تهیه و مطابق با روش (Hiruma et al., 2016) کشت داده شد (شکل ۱. ب). سپس اسپورها جمع‌آوری و سوسپانسیون اسپور با غلظت $۱۰^{۴}$ اسپور در میلی‌لیتر تهیه شد.

بذرهای گیاه گوجه‌فرنگی (رقم Cherry) پس از شستشو در آب مقطر با استفاده از الکل ۷۰ درصد به مدت ۳۰ ثانیه و همچنین محلول هیپوکلرید سدیم با غلظت یک درصد به مدت ۱۰ دقیقه ضدعفونی و درنهایت ۳ تا ۴ مرتبه با آب مقطر شستشو داده شدند. بذرهای ضدعفونی شده سپس برای جوانه‌زنی در داخل پتری‌دیش در ژرمیناتور قرار داده شدند. برای تلقیح با قارچ‌های اندوفیت، بذرهای جوانه‌دار شده به‌طور یکنواخت انتخاب و به سه گروه تقسیم شدند. دو گروه با محلول سوسپانسیون قارچ‌های اندوفیت تلقیح و گروه شاهد تلقیح نشده نیز با محلول آب-توئین تیمار شدند. پس از چند روز، گیاهچه‌های تلقیح‌شده و تلقیح نشده با قارچ‌های اندوفیت در گلدان‌های یک لیتری حاوی محیط کشت هوگلند ۱۰ میکرومولار مونو پتاسیم فسفات و محیط کشت ۱/۲۵ میلی‌مولار مونو پتاسیم فسفات قرار داده شدند. گلدان‌ها پس از کشت به گلخانه‌ای با دمای روز و شب ۲۵ و ۲۰ درجه سانتی‌گراد و رطوبت نسبی ۶۰٪ منتقل شده و به مدت چهار هفته نگهداری شدند. سپس، نمونه‌برداری از اندام‌های هوایی صورت گرفت و صفاتی مانند وزن خشک اندام‌های هوایی و ریشه، رنگیزه‌های فتوسنتزی، قند محلول، فسفر، نیتروژن، پروتئین و آنتوسیانین مورد سنجش قرار گرفتند.



شکل ۱- (A) رشد قارچ *S. indica* بر روی محیط کشت پیچیده و (B) رشد قارچ *C. tofieldea* بر روی محیط کشت Mathur.

Figure 1- The growth of endophytic fungi: (A) *S. indica* on complex culture medium and (B) *C. tofieldea* on Mathur culture medium.

بررسی صفات مورفوفیزیولوژیکی

پس از تعیین وزن تر نمونه‌های ریشه و اندام هوایی برداشت‌شده، نمونه‌های گیاهی به مدت ۴۸ ساعت در آون با دمای ۷۵ درجه سانتی‌گراد قرار داده شدند و سپس وزن خشک آن‌ها تعیین شد. رنگیزه‌های برگ (کلروفیل و کاروتنوئیدها) توسط استون ۸۰ درصد استخراج و سنجش آن مطابق با روش Arnon (1949) و Lichtenthaler (1987) انجام شد. غلظت کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و کاروتنوئید به ترتیب در طول موج‌های ۶۶۳، ۶۴۵، ۶۵۲ و ۴۷۰ نانومتر به‌وسیله اسپکتروفتومتر تعیین شد و از استون ۸۰ درصد به‌عنوان شاهد استفاده شد.

برای سنجش قندهای محلول کل از روش Irigoyen et al. (1992) استفاده شد. روش کار به‌این صورت بود که ۰/۵ گرم از بافت برگ به همراه پنج میلی‌لیتر اتانول ۹۵ در داخل هاون چینی کوبیده شد. استخراج دو بار دیگر و هر بار با پنج میلی‌لیتر اتانول ۷۰ تکرار شد و محلول به دست آمده سانتریفیوژ شد و عصاره الکلی حاصل تا زمان اندازه‌گیری کربوهیدرات‌ها در داخل یخچال نگهداری شد. برای اندازه‌گیری قندهای محلول کل، ۰/۱ میلی‌لیتر از عصاره الکلی نگهداری شده با ۳ میلی‌لیتر آنترون تازه تهیه شده مخلوط شد. لوله‌های آزمایش ۱۰ دقیقه در حمام آب جوش قرار داده شد تا ماده رنگی تکمیل شود و پس از خنک شدن نمونه‌ها، میزان جذب در طول‌موج ۶۲۵ نانومتر توسط دستگاه اسپکتروفتومتر اندازه‌گیری شد.

محتوای آنتوسیانین کل توسط روش Wagner(1979) اندازه‌گیری شد. در این روش ۰/۰۵ گرم از بافت تازه برگ گیاه با ۱۰ میلی‌لیتر متانول اسیدی (متانول هیدروکلریک اسید، ۱:۹۹؛ حجمی–حجمی) مخلوط و به مدت ۲۴ ساعت در دمای اتاق در محیط تاریک قرار داده شد؛ پس از سانتریفیوژ، جذب محلول رویی در طول‌موج ۵۵۰ نانومتر با اسپکتروفتومتر خوانده شد.

استخراج و اندازه‌گیری پروتئین کل به روش Bradford (1976) صورت گرفت. برای این کار، ۰/۵ گرم از نمونه به‌طور کامل در حضور نیتروژن مایع له شده و با ۵ میلی‌لیتر بافر استخراج (تریس–HCl ۰/۰۵ مولار حاوی EDTA ۰/۱ مولار، PVPP یک درصد و آسکوربیک اسید ۵ میلی مولار با pH= ۷/۵) مخلوط شد. محلول همگن حاصل در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲۵ دقیقه در ۶۰۰۰ دور سانتریفیوژ شد. برای اندازه‌گیری پروتئین ابتدا ۰/۱ میلی‌لیتر از نمونه‌ها با ۵ میلی‌لیتر معرف برادفورد مخلوط ولوله‌ها ورتکس شدند. در نهایت بعد از ۲۰ دقیقه جذب هر یک از نمونه‌ها توسط اسپکتروفتومتر در طول موج ۵۹۵ نانومتر خوانده شد. از منحنی استاندارد به دست آمده از کالیبراسیون غلظت‌های ۵، ۱۰، ۲۰، ۳۰ ۴۰ و ۵۰ میلی‌گرم بر میلی‌لیتر آلبومن سرم گاوی (BSA) جهت تعیین غلظت پروتئین کل استفاده شد. غلظت نهایی برحسب میلی‌گرم بر گرم وزن تازه بافت بیان شد.

میزان نیتروژن با روش دی‌آزو با استفاده از دستگاه اسپکتروفتومتر اندازه‌گیری شد (Singh, 1988). تعیین فسفر از روش رنگ‌سنجی در طول موج ۴۷۰ نانومتر و با استفاده از دستگاه اسپکتروفتومتر صورت گرفت (Jones et al., 1991). جهت تعیین درصد فسفر در نمونه‌ها از روش هضم در بالن ژوژه با اسید سولفوریک، اسید سالیسیلیک و آب اکسیژنه استفاده شد. پس از تهیه عصاره با روش نورسنجی (رنگ زرد وانادات مولیبدات) و با استفاده از دستگاه اسپکتروفتومتر میزان فسفر اندازه‌گیری شد. تجزیه‌وتحلیل داده‌ها با نرم‌افزار آماری JUMP 13.2.0 و مقایسه میانگین‌ها با استفاده از آزمون چند دامنه‌ای دانکن صورت گرفت و برای رسم نمودارها از نرم‌افزار Excel استفاده شد.

نتایج

وزن تر و خشک اندام هوایی

نتایج جدول تجزیه واریانس نشان داد که آثار اصلی قارچ و فسفر بر وزن‌تر اندام هوایی گوجه‌فرنگی به ترتیب در سطح احتمال ۱ و ۵ درصد معنی‌دار است، اما آثار متقابل قارچ × فسفر بر این صفت معنی‌دار نیست (جدول ۱). مقایسه میانگین‌ها نشان دادند تیمارهای تلقیح‌شده با قارچ *S. indica* بیشترین میزان وزن‌تر اندام هوایی (۱۶/۱۳ گرم) و تیمار تلقیح‌نشده کمترین مقدار (۲۴/۱۲ گرم) را داشتند (شکل ۲). تیمار با قارچ *S. indica* سبب افزایش ۳۱/۷۸ درصدی وزن‌تر اندام هوایی شد. لازم به ذکر است تفاوت معنی‌داری بین گیاهان تلقیح‌شده با قارچ‌های اندوفیت *S. indica* و *C. tofieldiae* وجود نداشت. همچنین کاهش غلظت منجر به کاهش ۱۲/۸۳ درصدی و معنی‌دار وزن تر اندام هوایی در مقایسه با این صفت در غلظت کافی فسفر

شد (به ترتیب ۱۳/۷۲ و ۱۵/۷۴ گرم در غلظت کم و غلظت کافی فسفر). همچنین اثر تلقیح قارچ و اثر تنش فسفر بر وزن خشک اندام هوایی گوجه‌فرنگی در سطح احتمال ۵ درصد معنی‌دار بود، امّا آثار متقابل آن‌ها بر این صفت معنی‌دار نشد (جدول ۱). نتایج مقایسه میانگین نشان داد که تیمارهای تلقیح‌شده با قارچ *S. indica* بیشترین (۱/۷۵۹ گرم) و تیمار تلقیح‌نشده کمترین (۱/۲۹۱ گرم) میزان وزن خشک اندام هوایی را داشتند (شکل ۲). قارچ *S. indica*منجر به افزایش ۳۶/۲۴ درصدی وزن خشک اندام هوایی شد. نتایج نشان داد بین گیاهان تلقیح‌شده با قارچ‌های اندوفیت تفاوت معنی‌داری وجود نداشت. همچنین کاهش غلظت فسفر بر میزان وزن خشک اندام هوایی اثر معنی‌داری داشت، به‌طوری‌که سبب کاهش ۲۰/۷۸ درصدی در این صفت شد (به ترتیب ۱/۴۱ و ۱/۷۸ گرم در غلظت کم و غلظت کافی فسفر). در مجموع، اگرچه کاهش غلظت فسفر تأثیر کاهشی بر وزن تر و خشک اندام هوایی داشت، با این حال تلقیح با قارچ‌های اندوفیت توانست با افزایش میزان فراهمی فسفات آثار کاهشی تنش فسفر بر این فاکتور را کاهش دهد.

طبق نتایج تجزیه واریانس اثر قارچ بر وزن‌تر و وزن‌خشک ریشه گیاه گوجه‌فرنگی معنی‌دار نبود. اما اثر فسفر بر میزان وزن‌تر ریشه در سطح احتمال ۵ درصد معنی‌دار بود. با کاهش غلظت فسفر، وزن‌تر ریشه گیاه ۴۲/۷۶ درصد افزایش پیدا کرد (به ترتیب ۴/۴۴ و ۳/۱۱ گرم در غلظت کم و غلظت کافی فسفر). اثر فسفر در سطح احتمال ۵ درصد بر وزن خشک ریشه گیاه معنی‌دار شد (جدول ۱). کاهش غلظت فسفر با افزایش ۵۴/۱۶ درصدی وزن خشک ریشه گیاه (به ترتیب ۰/۳۷ و ۰/۲۴ گرم در غلظت کم و غلظت کافی فسفر) همراه بود.

جدول ۱- نتایج تجزیه واریانس اثر غلظت‌های مختلف فسفر و تیمار با قارچ‌های اندوفیت *S. indica* و *C. tofieldiae* بر برخی وزن تر اندام هوایی، وزن خشک اندام هوایی و وزن تر و خشک ریشه گیاه گوجه‌فرنگی در سیستم هواکشت

Table 1- Variance analysis of the effect of different concentrations of phosphate and inoculation with endophytic fungi (*S. indica* and *C. tofieldiae*) on the fresh and dry weight of tomato shoots and roots.

Source of variation	DF	Shoot fresh W	Shoot dry W	Root fresh W	Root dry weight
Fungus *S. indica* (F)	2	28.03^{**}	0.419^{*}	1.94^{ns}	0.040^{ns}
Phosphorous (P)	1	18.41^{*}	0.607^{*}	7.937^{*}	0.075^{*}
F × P	2	6.23^{ns}	0.041^{ns}	2.163^{ns}	0.0205^{ns}
Error	12	3.875	0.066	1.253	0.0116
Coefficient of variation	-	13.36	16.09	29.65	24.86

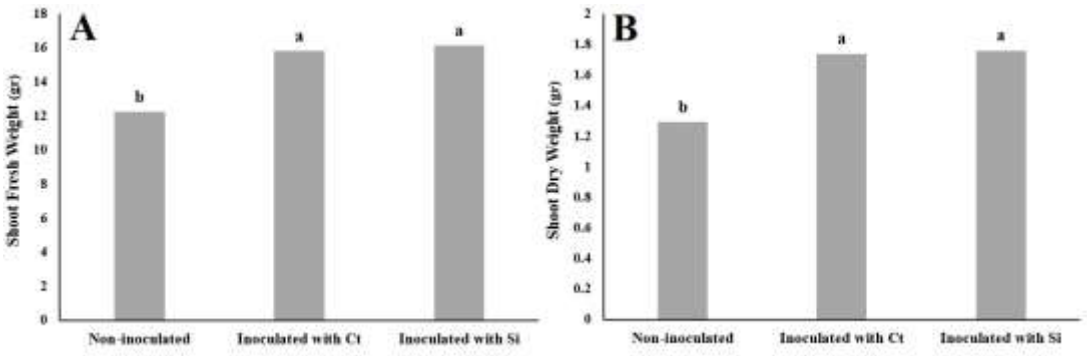
ns، * و ** به ترتیب عدم تفاوت معنی‌دار و معنی‌داری در سطح احتمال ۱ و ۵ درصد است.

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

رنگیزه‌های فتوسنتزی (محتوای کلروفیل و کاروتنوئید)

طبق نتایج تجزیه واریانس، تیمار قارچ‌ها در سطح احتمال ۱ درصد و اثر فسفر در سطح احتمال ۵ درصد تفاوت معنی‌داری بر میزان کروفیل a داشتند و تأثیر متقابل قارچ × فسفر تأثیر معنی‌داری ایجاد نکرد (جدول ۲). بیشترین میزان کلروفیل a در تیمار تلقیح‌شده با *S. indica* (۱/۳۹ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) و کمترین مقدار آن (۱/۰۲ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) در تیمار تلقیح‌نشده مشاهده شد (شکل ۳). تیمار با قارچ *S. indica* موجب افزایش ۳۶/۷۳ درصدی کلروفیل a در گوجه‌فرنگی شد. لازم به ذکر است تفاوت معنی‌داری بین گیاهان تلقیح شده با *S. indica* و *C. tofieldiae* وجود نداشت. کاهش غلظت فسفر اثر معنی‌داری بر میزان میزان کلروفیل a داشت به‌طوری‌که کاهش غلظت فسفر موجب کاهش ۱۸/۱۱ درصدی میزان کلروفیل a شد (به ترتیب ۱/۱۳ و ۱/۳۸ میلی‌گرم بر گرم در غلظت کم و کافی فسفر). آثار قارچ و فسفر در سطح احتمال ۵ درصد بر میزان کلروفیل کل معنی‌دار بود، اما اثر متقابل قارچ × فسفر بر میزان کلروفیل کل تأثیر معنی‌دار نداشت (جدول ۲). مقایسه میانگین داده‌های به دست آمده

نشان داد که بیشترین میزان کلروفیل کل (۲/۰۳ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) در تیمار تلقیح شده با قارچ *S. indica* و کمترین مقدار آن (۱/۴۹ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) در تیمار تلقیح‌نشده بود. تلقیح با قارچ *S. indica* افزایش ۳۶/۴۳ درصدی بر میزان کلروفیل کل داشت (شکل ۳). کاهش غلظت فسفر اثر معنی‌داری بر میزان کلروفیل کل داشت و با کاهش غلظت فسفر مقدار کلروفیل کل ۱۷/۱۷ درصد کاهش یافت (به ترتیب ۱/۶۴ و ۱/۹۸ میلی‌گرم بر گرم در شرایط کم و کافی فسفر).



شکل ۲- تأثیر تیمارهای مختلف تلقیح با قارچ‌های اندوفیت *S. indica* و *C. tofieldiae* بر (A) وزن تر و (B) خشک اندام هوایی گوجه‌فرنگی. مقادیر میانگین سه تکرار است و میانگین‌هایی که با حداقل یک حرف مشترک مشخص شده‌اند، با یکدیگر اختلاف معنی‌داری در سطح احتمال ۵ درصد ندارند.

Figure 2- Effect of inoculation treatments with endophytic fungi (*S. indica* and *C. tofieldiae*) on (A) shoot fresh weight and (B) shoot dry weight of tomato. Values of mean of three replicates and means marked with at least one common letter do not have a significant difference from each other at the 5% probability level.

جدول ۲- نتایج تجزیه واریانس اثر غلظت‌های مختلف فسفر و تیمار با قارچ‌های اندوفیت *S. indica* و *C. tofieldiae* بر رنگیزه‌های فتوسنتزی گیاه گوجه‌فرنگی

Table 2- Variance analysis of the effect of different concentrations of phosphate and inoculation with endophytic fungi (*S. indica and C. tofieldiae*) on the photosynthetic pigments of tomato plants.

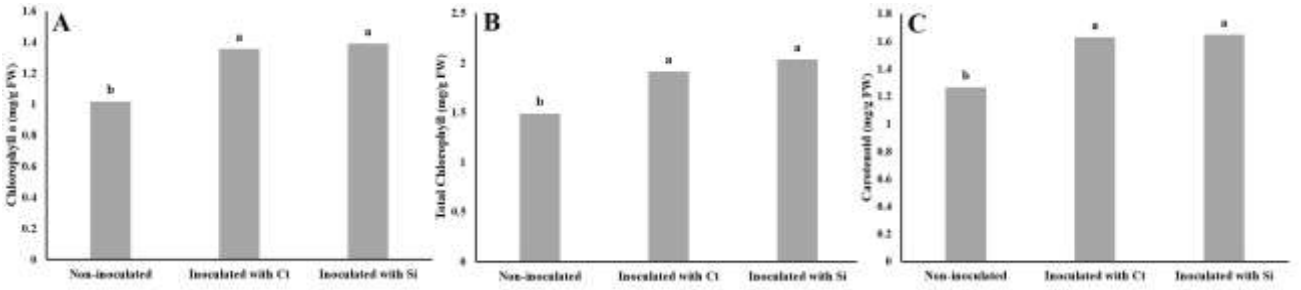
Source of variation	DF	Chlorophyll a	Chlorophyll b	Total Chlorophyll	Carotenoid
Fungus *S. indica* (F)	2	0.255**	0.0435^{ns}	0.0496*	0.28**
Phosphorous (P)	1	0.282*	0.034^{ns}	0.516*	0.134^{ns}
F × P	2	0.0805^{ns}	0.0029^{ns}	0.0903^{ns}	0.024^{ns}
Error	12	0.0309	0.02	0.088	0.0305
Coefficient of variation	-	14.01	25.44	21.80	11.54

ns، * و ** به ترتیب عدم تفاوت معنی‌دار و معنی‌داری در سطح احتمال ۱ و ۵ درصد است.

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

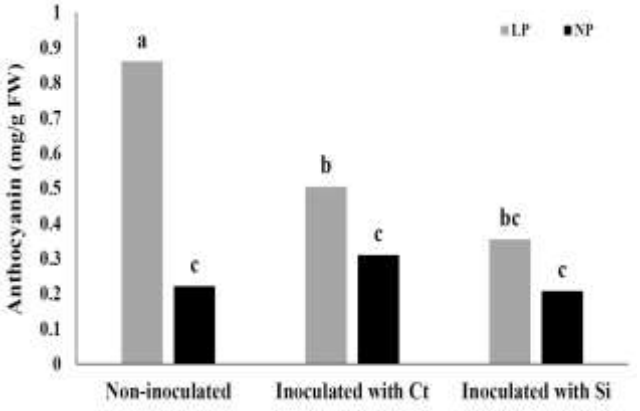
آنتوسیانین

محتوای آنتوسیانین نشان داد که آثار اصلی قارچ، فسفر و همچنین آثار متقابل دوگانه قارچ × فسفر در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار است (جدول ۳). مقایسه میانگین‌ها نشان داد که تیمار تلقیح‌نشده در شرایط فسفر کم بیشترین (۰/۸۶ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) و تیمار تلقیح‌شده با قارچ *S. indica* در شرایط فسفر کافی کمترین محتوای آنتوسیانین (۰/۲۱ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) را داشتند (شکل ۴). کاهش غلظت فسفر سبب افزایش ۲/۳۲ برابری محتوای آنتوسیانین شد (به ترتیب ۰/۵۷ و ۰/۲۵ میلی‌گرم بر گرم وزن تر در غلظت کم و غلظت کافی فسفر). در مجموع، اگرچه کاهش غلظت فسفات تأثیر افزایشی بر محتوای آنتوسیانین داشت، با این حال تلقیح با قارچ از افزایش میزان آنتوسیانین به عنوان یکی از علائم کاهش فسفات جلوگیری کرد.



شکل ۳- تأثیر تیمارهای مختلف تلقیح با قارچ‌های اندوفیت *S. indica* و *C. tofieldiae* بر میزان (A) کلروفیل a، (B) کلروفیل کل و (C) کاروتنوئید گیاه گوجه‌فرنگی. مقادیر میانگین سه تکرار است و میانگین‌هایی که با حداقل یک حرف مشترک مشخص شده‌اند، با یکدیگر اختلاف معنی‌داری در سطح احتمال ۵ درصد ندارند.

Figure 3- Effect of inoculation treatments with endophytic fungi (*S. indica* and *C. tofieldiae*) on (A) chlorophyll a, (B) total chlorophyll and (C) carotenoids of tomato. Values of mean of three replicates and means marked with at least one common letter do not have a significant difference from each other at the 5% probability level.



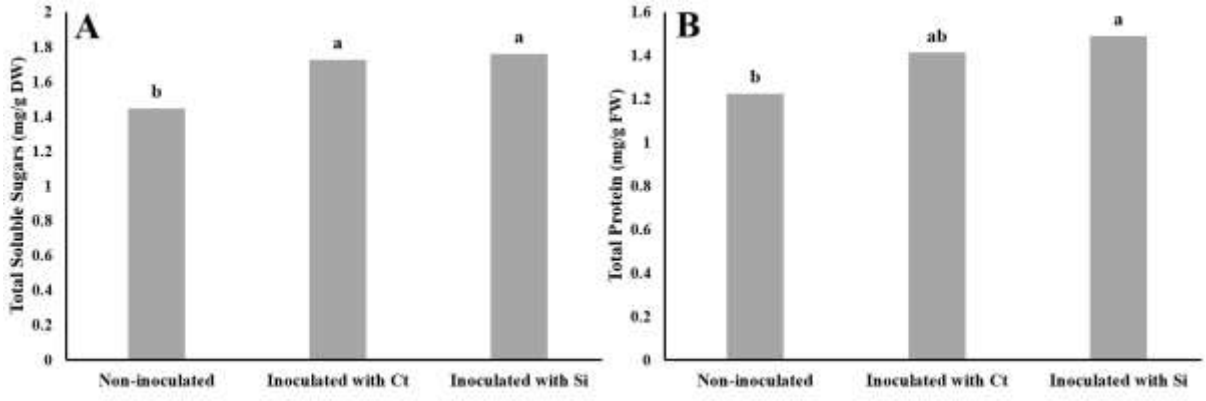
شکل ۴- اثر برهمکنش تیمارهای مختلف تلقیح با قارچ‌های اندوفیت *S. indica* و *C. tofieldiae* و غلظت‌های مختلف فسفر بر میزان آنتوسیانین برگ گوجه‌فرنگی (تیمارها: LP: فسفات کم و NP: فسفات نرمال). مقادیر میانگین سه تکرار است و میانگین‌هایی که با حداقل یک حرف مشترک مشخص شده‌اند، با یکدیگر اختلاف معنی‌داری در سطح احتمال ۵ درصد ندارند.

Figure 4- Interaction effect of different concentrations of phosphate and inoculation with endophytic fungi (S. indica and *C. tofieldiae*) on anthocyanin content of tomato (Treatments: LP: low phosphate; NP: normal phosphate). Values of mean of three replicates and means marked with at least one common letter do not have a significant difference from each other at the 5% probability level.

قند محلول کل و پروتئین

آثار اصلی قارچ و فسفر بر میزان قند محلول در سطح ۱ احتمال درصد بر این صفت معنی‌دار شدند (جدول ۳)، اما تأثیرات متقابل قارچ و فسفر تفاوت معنی‌داری ایجاد نکرد. نتایج مقایسه میانگین نشان داد بیشترین میزان قند محلول برگ (۱/۷۶ میلی‌گرم بر گرم وزن تازه) در تیمار تلقیح شده با *S. indica* و کمترین آن (۱/۴۴ میلی‌گرم بر گرم وزن تازه) در تیمار تلقیح‌نشده مشاهده شد (شکل ۵). تیمار با قارچ *S. indica* موجب افزایش ۲۱/۸۴ درصدی میزان قند محلول کل شد. همچنین کاهش غلظت فسفر اثر معنی‌دار بر میزان قند محلول کل داشت و سبب افزایش ۱۶/۴۴ درصدی قند محلول کل شد (به ترتیب ۱/۷۷ و ۱/۵۲ میلی‌گرم بر گرم در غلظت کم و غلظت کافی فسفر).

بر اساس نتایج تجزیه واریانس، آثار اصلی قارچ بر محتوای پروتئین محلول برگ گوجه فرنگی در سطح احتمال ۵ درصد و فسفر در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار شد (جدول ۳). بیشترین میزان پروتئین ۱/۴۹ میلی‌گرم بر گرم وزن تر در تیمار تلقیح‌شده با *S. indica* و کمترین مقدار آن ۱/۲۲ میلی‌گرم بر گرم وزن تر در تیمار تلقیح‌نشده مشاهده شد. تیمار با قارچ *S. indica* سبب افزایش ۲۱/۶۳ درصدی پروتئین گیاه گوجه فرنگی شد (شکل ۵). همچنین کاهش غلظت فسفر اثر معنی‌داری بر میزان پروتئین گیاه داشت و موجب افزایش ۴۷/۶۴ درصدی میزان پروتئین کل نسبت به شرایط فسفر کافی شد. به ترتیب (۱/۶۴ و ۱/۱۱ میلی‌گرم بر گرم در شرایط فسفر کم و فسفر کافی).



شکل ۵- تاثیر تیمارهای تلقیح با قارچ‌های اندوفیت *S. indica* و *C. tofieldiae* بر (A) قندهای محلول کل و (B) پروتئین کل گوجه‌فرنگی. مقادیر میانگین سه تکرار است و میانگین‌هایی که با حداقل یک حرف مشترک مشخص شده‌اند، با یکدیگر اختلاف معنی‌داری در سطح احتمال ۵ درصد ندارند.

Figure 5- Effect of inoculation treatments with endophytic fungi (*S. indica* and *C. tofieldiae*) on (A) total soluble sugars and (B) total protein of tomato. Values of mean of three replicates and means marked with at least one common letter do not have a significant difference from each other at the 5% probability level.

جدول ۳- نتایج تجزیه واریانس اثر غلظت‌های مختلف فسفر و تیمار با قارچ‌های اندوفیت *S. indica* و *C. tofieldiae* بر صفات آنتوسیانین، قندهای محلول کل، پروتئین، فسفر اندام هوایی، نیتروژن اندام هوایی و فسفر ریشه گیاه گوجه‌فرنگی در سیستم هواکشت.

Table 3- Variance analysis of the effect of different concentrations of phosphate and inoculation with endophytic fungi (*S. indica* and *C. tofieldiae*) on the content of anthocyanin, soluble sugars, protein, shoot nitrogen, root nitrogen and root phosphorous of tomato plants.

Source of variation	DF	Anthocyanin	Soluble sugars	Protein	Shoot nitrogen	Shoot Phosphorous	Root Phosphorous
Fungus *S. indica* (F)	2	0.101^{**}	0.178^{**}	0.111^{*}	0.534^{*}	0.007^{ns}	0.032^{ns}
Phosphorous (P)	1	0.480^{**}	0.282^{**}	1.23^{**}	0.530^{*}	0.024^{*}	0.202^{ns}
F × P	2	0.110^{**}	0.018^{ns}	0.012^{ns}	1.408^{**}	0.002^{ns}	0.412^{**}
Error	12	0.078	0.014	0.024	0.091	0.004	0.046
Coefficient of variation	-	18.20	7.20	11.26	11.43	12.52	18.64

ns، * و ** به ترتیب عدم تفاوت معنی‌دار و معنی‌داری در سطح احتمال ۱ و ۵ درصد است.

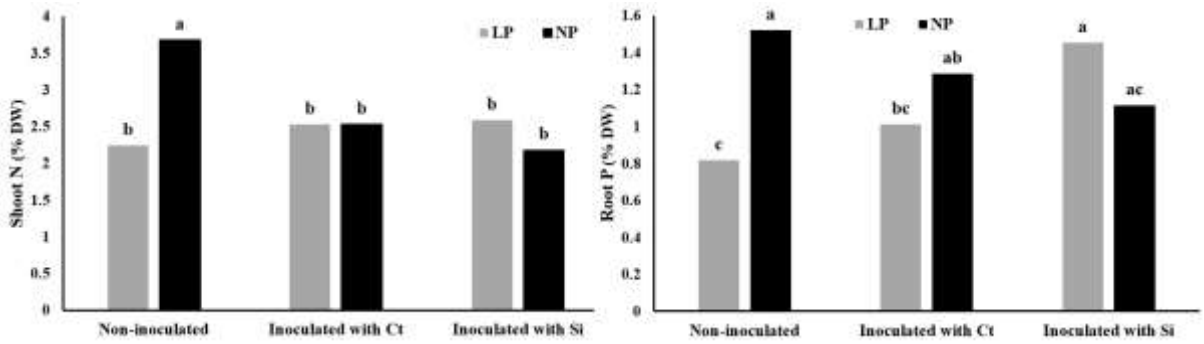
ns, *, **: Non significant and significant at 5% and 1% probability levels, respectively

نیتروژن اندام هوایی و فسفر ریشه و اندام هوایی

همانطور که در جدول تجزیه واریانس نشان داده شده است آثار اصلی قارچ و فسفر در سطح احتمال ۵ درصد و آثار متقابل قارچ × فسفر در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار است (جدول ۳). بیشترین میزان نیتروژن اندام هوایی متعلق به تیمار تلقیح‌نشده در فسفر کافی و کمترین مقدار آن مربوط به تیمار تلقیح شده با قارچ *S. indica* در شرایط فسفر کافی است (شکل ۶). معنی‌دار شدن آثار متقابل نشان‌دهنده این است که این دو فاکتور مستقل از هم عمل نکرده‌اند، بنابراین آثار اصلی درمورد این صفت مورد بررسی قرار نمی‌گیرد. با کاهش غلظت فسفر، میزان نیتروژن اندام هوایی کاهش یافت. در بررسی اثر متقابل قارچ و فسفر کم تفاوت معنی‌داری میان گیاهان تلقیح‌شده با *S. indica* با *C. tofieldiae* مشاهده نشد.

نتایج تجزیه واریانس مشخص کرد تنها آثار اصلی فسفر بر محتوای فسفر اندام هوایی معنی‌دار بود، اما تأثیر اصلی قارچ و تأثیر متقابل قارچ × فسفر فاقد اثر معنی‌دار بر میزان این صفت بودند (جدول ۳). کاهش غلظت فسفر اثر معنی‌داری بر میزان غلظت فسفر اندام هوایی گیاه گوجه‌فرنگی داشت و منجر به کاهش ۱۲/۹ درصدی این میزان شد (کمترین مقدار فسفر اندام هوایی ۰/۴۹ درصد وزن خشک و بیشترین میزان آن ۰/۵۶ درصد وزن خشک به ترتیب در شرایط فسفر کم و فسفر کافی). نتایج تجزیه واریانس در مورد محتوای فسفر ریشه نشان داد که تأثیر

اصلی قارچ و فسفر اثر معنی‌داری بر میزان فسفر ریشه نداشتند، اما تأثیر متقابل قارچ × فسفر در سطح احتمال ۵ درصد بر میزان این صفت معنی‌دار بود. بررسی نتایج نشان داد تلقیح با *S. indica* تأثیر بیشتری بر محتوای فسفر ریشه نسبت به تیمار تلقیح با *C. tofieldiae* در شرایط فسفر کم داشت (جدول ۳). بیشترین میزان فسفر ریشه در تیمار تلقیح‌نشده در شرایط فسفر کافی (۱/۵۲ درصد وزن خشک) و کمترین مقدار آن در فسفر کم در شرایط تلقیح‌نشده (۰/۸۲ درصد وزن خشک) بود (شکل ۶).



شکل ۶- اثر برهمکنش تیمارهای مختلف تلقیح با قارچ‌های اندوفیت *S. indica* و *C. tofieldiae* و غلظت‌های مختلف فسفر بر (الف) نیتروژن اندام هوایی و (ب) فسفر ریشه گوجه‌فرنگی (تیمارها: LP: فسفات کم و NP: فسفات نرمال). مقادیر میانگین سه تکرار است و میانگین‌هایی که با حداقل یک حرف مشترک مشخص شده‌اند، با یکدیگر اختلاف معنی‌داری در سطح احتمال ۵ درصد ندارند.

Figure 6- Interaction effect of different concentrations of phosphate and inoculation with endophytic fungi (*S. indica* and *C. tofieldiae*) on (A) shoot nitrogen and (B) root phosphorous of tomato (Treatments: LP: low phosphate; NP: normal phosphate). Values of mean of three replicates and means marked with at least one common letter do not have a significant difference from each other at the 5% probability level.

بحث

فسفر، یکی از سه ماده مغذی اصلی در کنار نیتروژن و پتاسیم، به عنوان یک جزء حیاتی در اسیدهای نوکلئیک، فسفولیپیدها، پروتئین‌ها، NADPH و ATP عمل می‌کند. اگرچه فسفر در بسیاری از خاک‌های طبیعی به وفور یافت می‌شود، امّا شکل مورد استفاده گیاهان، یعنی ارتوفسفات معدنی (Pi) نامحلول است و به آرامی در خاک‌ها پخش می‌شود (Paz-Ares et al., 2022). این مسئله منجر به کمبود فسفر می شود که بر عملکرد گیاه از جمله رشد ریشه، متابولیسم و عملکرد کلی تأثیر منفی می‌گذارد. به طور کلی، ریشه‌های گیاه، مواد مغذی را از روش جذب مستقیم (مانند اصلاحات ریخت شناسی ریشه و ترشح اسید آلی) و مسیرهای وابسته به میکروب به دست می‌آورند. بسیاری از میکروارگانیسم‌های خاک روابط متقابلی را با گیاهان ایجاد می‌کنند و جذب مواد مغذی از خاک را به طور قابل‌توجهی افزایش می‌دهند. بررسی تأثیر کمبود فسفر بر عملکرد فیزیولوژیکی، از جمله کارایی فتوسنتز، متابولیسم قندها و پروتئین‌ها و نیز جذب عناصر در گیاهان مهمی مانند گوجه‌فرنگی و همچنین نقش میکروارگانیسم‌های مفید خاکزی در جذب این عنصر، درک بیشتر چگونگی سازگاری گیاهان با شرایط فسفر کم و نقش میکروارگانیسم‌های مفید خاکزی در این تعامل کمک کند.

کمبود فسفر سبب کاهش هدایت هیدرولیک ریشه می‌شود که در نتیجه آن عدم دسترسی به آب کافی برای گسترش سلول‌ها در اندام هوایی موجب کوچک ماندن برگ‌ها و جلوگیری از رشد اندام هوایی و در نتیجه کوتاهی قد گیاهان می‌شود. پژوهش‌ها نشان دادند وزن خشک اندام هوایی و ریشه یک شاخص مهم برای رشد و بهره‌وری گیاه به شمار می‌آید. به همین علّت تأثیر قارچ‌های اندوفیت بر این شاخص در غلظت‌های مختلف فسفر برای درک بهتر مزایای بالقوه این قارچ‌ها مورد بررسی قرار گرفته است. کمبود فسفر بطور نرمال سبب تغییرات فنوتیپی مانند کاهش وزن اندام هوایی و افزایش

نسبت ریشه به اندام هوایی می‌شود (Chutia et al., 2021). در پژوهش حاضر نیز کمبود فسفر سبب کاهش وزن خشک اندام هوایی و افزایش وزن خشک ریشه و در نتیجه افزایش نسبت ریشه به اندام هوایی شد که با نتایج پژوهش‌های قبلی مطابقت دارد. پژوهش‌ها همچنین مشخص کرده است تلقیح گوجه‌فرنگی با هر دو قارچ، زیست توده را افزایش داده است که با پژوهش حاضر مطابقت دارد (Hiruma et al., 2016; Kaboosi et al., 2023). قارچ‌های اندوفیت با سازوکارهای مختلفی مانند افزایش تولید سیتوکنین و بهبود انتقال از طریق آوندهای چوب و آبکش میزان زیست‌توده و در نتیجه رشد گیاه را افزایش می‌دهند.

در پژوهش Hajiboland et al. (2014) غلظت کلروفیل تحت تأثیر کمبود فسفر، کاهش معنی‌داری داشت. به نظر می‌رسد افزایش غلظت کلروفیل، احتمالاً به علت افزایش ساخت آن‌ها و تأثیر بر فعالیت آنزیم‌های مربوط به سنتز رنگدانه‌های فتوسنتزی است. فسفر می‌تواند بر سنتز این آنزیم‌ها تأثیر بگذارد، به‌طوری‌که میزان فسفر ناکافی موجب کاهش ساخته شدن RNA و در نتیجه کاهش سنتز پروتیئن‌ها از جمله پروتئین‌های فتوسنتزی می‌شود (Hiruma et al., 2016). در پژوهش دیگری آمده است که تأثیر فسفر بر کلروفیل نیز فرآیندی غیرمستقیم و پیچیده بوده و احتمالاً به‌شکل غیرمستقیم بر جذب یا عدم جذب سایر عناصر تأثیر گذاشته است که خود بر محتوای کلروفیل تأثیر گذار است (Jiao et al., 2017). نتایج پژوهش حاضر نشان داد کمبود فسفر سبب کاهش محتوای کلروفیل می‌شود. از سوی دیگر، تلقیح با هر دو قارچ اندوفیت میزان کلروفیل را به نحو معنی‌داری افزایش داده 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 (Ghabooli & Kaboosi, 2022). همچنین می‌توان گفت که افزایش محتوای کلروفیل در گیاهان تلقیح‌شده با قارچ *S. indica* ممکن است به‌علت بهبود وضعیت آبی گیاه باشد. از علل دیگر می‌شود به جذب بهتر عناصر معدنی به‌ویژه فسفر و منیزیم در گیاهان تلقیح‌شده اشاره نمود. تأثیر مثبت تلقیح با قارچ‌های *S.indica* و *C.tofieldiae* بر میزان کلروفیل و همچنین محتوای کاروتنوئید می‌تواند آثار مخرب تنش بر میزان فتوسنتز را تا حدی کاهش دهد و تولید وزن خشک را حفظ نماید. با توجه به پژوهش‌های قبلی می‌توان گفت که نتیجه پژوهش ذکر شده با نتایج به‌دست آمده این تحقیق مطابقت دارد.

آنتوسیانین‌ها گروهی از رنگدانه‌های محلول در آب هستند که مسئول رنگ های قرمز، بنفش و آبی در بخش‌های مختلف بسیاری از گیاهان از جمله گوجه‌فرنگی هستند. آن‌ها به علّت خواص آنتی اکسیدانی و مزایای بالقوه سلامتی خود شناخته می‌شوند. کمبود فسفات در گوجه‌فرنگی با پاسخ‌های فیزیولوژیکی از جمله تجمع آنتوسیانین همراه است. بنابراین، پژوهش‌های مختلف نشان دادند کمبود فسفات می‌تواند سبب افزایش تجمع آنتوسیانین در گیاهان از جمله گوجه‌فرنگی شود (Grotewold, 2006; Marschner, 2011). در پژوهش Hajiboland et al. (2014)، نیز در واکنش به کمبود فسفات، غلظت آنتوسیانین در برگ گوجه‌فرنگی افزایش یافت. در این پژوهش نیز میزان آنتوسیانین در تیمار کمبود فسفر افزایش پیدا کرد که با پژوهش‌های قبلی تطابق دارد. از سوی دیگر، تیمار با هر دو قارچ اندوفیت میزان آنتوسیانین را در شرایط کمبود فسفر کاهش داد. قارچ‌های اندوفیت آثار مختلفی بر روی گیاهان میزبان خود دارند، از جمله آن‌ها تأثیری است که بر تولید متابولیت‌های ثانویه مانند آنتوسیانین‌ها می‌گذارند (Mehta et al., 2019). قارچ‌های اندوفیت همچنین می‌توانند سازوکارهای دفاعی و پاسخ به تنش‌ها را در گیاه تعدیل کنند که این امر ممکن است به طور غیرمستقیم بر تولید آنتوسیانین تأثیر بگذارد (Ntana et al., 2022). از سوی دیگر، برخی از پژوهش‌ها نشان دادند برخی از قارچ‌های اندوفیت ممکن است آثار

بازدارنده‌ای بر تجمع آنتوسیانین در گوجه‌فرنگی داشته باشند. در یک پژوهش مشخص شده است که گیاهانی که با قارچ *C.tofieldiae* تلقیح شده‌اند زیست‌توده بیشتری داشته و مقدار کمتری آنتوسیانین در برگ‌های آنها تجمع یافته است که نشان‌دهنده تأثیر مثبت قارچ بر رشد گیاه در شرایط فسفر کم است (Hiruma et al., 2016). پژوهش‌های مختلفی نشان داده است که تلقیح با قارچ *S. indica* سبب افزایش ترکیبات فنولی و همچنین آنتوسیانین‌ها می‌شود، امّا پژوهش مستقیمی در مورد تأثیر قارچ بر میزان آنتوسیانین در شرایط فسفر کم انجام نشده است. به نظر می‌رسد در پژوهش حاضر، تأثیر این قارچ بر میزان آنتوسیانین مشابه با قارچ *C. tofieldiae* است. سازوکارهای پایه‌ای تأثیر کاهشی قارچ بر میزان آنتوسیانین در شرایط کمبود فسفر به طور کامل شناخته نشده است، امّا می‌تواند شامل تغییر مسیرهای سیگنال‌دهی هورمونی، یا سایر فرآیندهای تنظیم‌کننده‌ای باشد که بر بیوسنتز آنتوسیانین تأثیر می‌گذارد (Rodriguez et al., 2009).

به علّت اختلال عمومی در متابولیسم انرژی، تثبیت دی‌اکسیدکربن در شرایط کمبود فسفر کاهش می‌یابد. البته کمبود فسفر به علّت نقش آن در تغییر و تبدیلات انرژی‌زا همزمان موجب کاهش مصرف قندها شده وعلی‌رغم افت فتوسنتز، انباشتگی فرآورده‌های فتوسنتزی از دیگر عوارض کمبود این عنصر در گیاهان است (Hawkesford et al., 2012). در پژوهش Hajiboland et al. (2014)، کاهش فسفر موجب افزایش میزان قند محلول در اندام هوایی شد که با نتایج این پژوهش مطابق دارد. پژوهش دیگری نشان داد فسفر نقش بسیار مهمی در انتقال مواد قندی در گیاه دارد که موجب افزایش انتقال گلوکز و سایر کربوهیدرات‌ها می‌شود (Molaie et al., 2018). افزایش محتوای قند محلول در گوجه‌فرنگی تحت کمبود فسفات را می‌توان با چندین سازوکار فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی توضیح داد. یکی از این سازوکارها شامل تغییر جهت متابولیسم کربن به سمت سنتز قندهای محلول، به عنوان یک پاسخ جبرانی به دسترسی محدود فسفر است. علاوه بر این، کمبود فسفات می‌تواند منجر به تغییر در تقسیم کربوهیدرات‌ها در گیاه شود و در نتیجه سطوح بالاتری از قندها در میوه جابه‌جا و ذخیره شود (Plaxton & Lambers, 2015). در پژوهش Teimory et al. (2021)، قارچ اندوفیت *S. indica* بر میزان قند محلول گیاه اثر افزایشی داشت. در پژوهش دیگری نیز تأثیر هم‌زیستی قارچ اندوفیت بر برخی شاخص‌های فیزیولوژیک گیاه گوجه‌فرنگی بررسی شد که نتایج نشان داد، قارچ اندوفیت *S. indica* سبب افزایش قند محلول می‌شود. به نظر می‌رسد قارچ از روش افزایش برخی انتقال‌دهنده‌ها مانند PiHXT5، و از طریق شیب پروتونی جذب مونوساکاریدها را افزایش می‌دهد (Rani et al., 2016). در مورد تأثیر قارچ *C. tofieldiae* بر محتوای قند محلول در شرایط کمبود فسفر پژوهشی انجام نشده است، امّا بر اساس نتایج پژوهش حاضر به نظر می‌رسد مشابه با قارچ *S. indica* سبب افزایش معنی‌دار میزان قند محلول می‌شود.

به نظر می‌رسد میزان فسفر ناکافی موجب کاهش ساخته شدن RNA و در نتیجه کاهش سنتز پروتئین می‌شود. فسفر جزئی از ساختار پروتئین‌های سلول به‌حساب می‌آید و به‌عنوان بخشی از پروتئین‌های هسته، غشای سلولی و اسیدهای نوکلئیکی نقش ویژه‌ای دارد. برخی پژوهش‌ها نشان دادند استفاده از غلظت‌های مناسب عناصری نظیر فسفر که نقش معنی‌داری در مراحل مختلف بیوسنتز پروتئین دارند، منجر به تغییر محتوای پروتئین‌ها می‌شود. به عبارت دیگر، در شرایط کمبود فسفر سنتز پروتئین‌ها کاهش می‌یابد (Hawkesford et al., 2012). پژوهش‌ها نشان داده‌اند که کمبود فسفات می‌تواند منجر به افزایش محتوای پروتئین گیاه گوجه‌فرنگی شود. این پدیده بخشی از واکنش تطبیقی گیاه به کمبود فسفات است (Plaxton & Lambers, 2015). در مجموع می‌توان گفت نتایج این پژوهش با برخی پژوهش‌های انجام شده که حاکی از افزایش میزان پروتئین در شرایط کمبود فسفر است،

مطابقت دارد. در پژوهش Espareh et al. (2023) و Deyhim et al. (2022)، قارچ *S. indica* میزان پروتئین را در شرایط نرمال و تنش خشکی را در گیاهان انگور و توت فرنگی افزایش داد که با نتایج این پژوهش مطابقت دارد. به نظر می‌رسد این قارچ با تأثیر بر سنتز هورمون‌های گیاهی و همچنین افزایش بیان برخی ژن‌های دخیل در سنتز پروتئین‌ها، میزان آن را در گیاهان میزبان افزایش می‌دهد (Ghabooli et al., 2013). در مورد تأثیر قارچ *C. tofieldiae* بر محتوای پروتئین در شرایط کمبود فسفر نیز پژوهش منتشر شده‌ای انجام نشده است، به نظر می‌رسد با توجه به نتایج این پژوهش مشابه با قارچ *S. indica* سبب افزایش میزان پروتئین در گیاهان تلقیح‌شده شده است، اگرچه این افزایش کمتر بوده و تفاوت معنی‌داری با تیمار تلقیح‌نشده ندارد.

نیتروژن یک عنصر حیاتی در تشکیل پروتئین‌ها، آنزیم‌ها و دیگر مولکول‌های ضروری در گیاه است که در فرایند فتوسنتز نقش بسیار کلیدی دارد. در دسترس بودن نیتروژن سبب افزایش رشد و عملکرد گوجه‌فرنگی در شرایط هیدروپونیک می‌شود (Marschner, 2011). همچنین در پژوهش دیگری گزارش شد که کاهش نیتروژن با کاهش کلروفیل موجود و اختلال در غشاء کلروپلاست‌ها بر فتوسنتز تأثیر می‌گذارد (Stewart et al., 2001). در پژوهش حاضر، کمبود فسفر سبب کاهش میزان نیتروژن برگ گوجه‌فرنگی شد که با پژوهش‌های قبلی همخوانی دارد. همچنین مشخص شده است عدم فراهم بودن فسفر منجر به کاهش تجمع نیتروژن گیاه در تمام اندام‌های سویا و ماش شده است (Chaudhary et al., 2008). همچنین Khan et al. (2023) گزارش کرده‌اند که فسفر ناکافی بر جذب سایر مواد مغذی مانند نیتروژن و پتاسیم توسط گیاهان تأثیر می‌گذارد. به نظر می‌رسد یکی از دلایل این امر کاهش جذب نیتروژن و همچنین کاهش نیاز به نیتروژن در نتیجه کاهش رشد در شرایط کمبود فسفر است. در پژوهش حاضر، تلقیح با قارچ‌های اندوفیت تأثیر معنی‌داری بر میزان نیتروژن در شرایط کمبود فسفر نداشت، اما در شرایط فسفر کافی هر دو قارچ میزان نیتروژن را در گیاهان تلقیح‌شده کاهش داده‌اند که دلایل آن نیاز به بررسی بیشتر دارد.

فسفر یکی از سه درشت مغذی محدود کننده رشد گیاه در خاک های طبیعی علاوه بر نیتروژن و پتاسیم است. بنابراین تأمین این عناصر از طریق کودهای شیمیایی برای بهره‌وری و عملکرد محصول حیاتی است. در پژوهش Hajiboland et al. (2014) مشخص شد که غلظت فسفر در شرایط کمبود در هر دو رقم مورد پژوهش گوجه‌فرنگی کاهش یافت. در پژوهش حاضر، کمبود فسفر بر روی غلظت فسفر برگ و ریشه تأثیر معنی‌داری داشت و منجر به کاهش هر دوی آنها شد که با نتایج پژوهش‌های پیشین همخوانی دارد. در شرایط کمبود فسفر قارچ‌های اندوفیت می‌توانند از طریق افزایش جذب فسفر موجب افزایش توان تحمل گیاه به تنش کمبود فسفر شوند. در پژوهش حاضر، تأثیر قارچ‌های اندوفیت بر میزان فسفر ریشه معنی‌دار بود، اما تأثیر مثبت آنها بر میزان فسفر برگ معنی‌دار نبود. پژوهش‌های زیادی به بررسی تأثیر قارچ بر میزان جذب و غلظت عناصر درشت مغذی از جمله فسفر در گیاهان تلقیح‌شده می‌پردازد که نتایج آنها نشان‌دهنده تأثیر مثبت قارچ بر محتوای عناصر مورد بررسی است (Rong et al., 2023; Deyhim et al., 2022). همچنین قارچ *C. tofieldiae* میزان فسفات و همچنین رشد گیاه آرابیدوپسیس را در شرایط فسفات کم افزایش می‌دهد که نشان‌دهنده توانایی قارچ برای حل فرم نامحلول فسفات است (Hiruma et al., 2016). در این پژوهش نیز گرچه هر دو قارچ تأثیر مثبتی بر میزان فسفر ریشه در شرایط کمبود فسفر داشتند، امّا تأثیر قارچ *S. indica* بیشتر بود که البته نیاز به پژوهش‌های بیشتر و همچنین بهینه کردن آزمایش‌های مرتبط با قارچ *C. tofieldiae* برای نتیجه‌گیری دقیق‌تر است.

نتیجه‌گیری کلی

این پژوهش به بررسی تأثیر دو قارچ اندوفیت، *S. indica* و *C. tofieldiae*، بر رشد و برخی فاکتورهای مورفوفیزیولوژیک گوجه‌فرنگی در شرایط کمبود فسفر پرداخته است. در پژوهش حاضر، کمبود فسفر به‌طور معنی‌داری برخی فاکتورها مانند وزن‌تر و خشک اندام هوایی، کلروفیل کل، نیتروژن و فسفر اندام هوایی را کاهش داده و در مجموع منجر به کاهش رشد گیاه شد، در حالی‌که در شرایط فسفر کم تلقیح با قارچ‌های اندوفیت سبب افزایش معنی‌دار صفات وزن تر و خشک اندام هوایی و ریشه، کلروفیل کل، کاروتنوئید، قند کل، پروتئین و نیتروژن شد و نیز از بالا رفتن میزان آنتوسیانین جلوگیری کرد. همچنین به نظر می‌رسد هر دو قارچ کارایی تقریباً یکسانی برای افزایش رشد و عملکرد گیاهان میزبان در شرایط کمبود فسفر دارند. این یافته‌ها نشان می‌دهد که همزیستی با قارچ‌های اندوفیت می‌تواند به بهبود تحمل گیاهان به کمبود فسفر و افزایش کارایی جذب عناصر مغذی کمک کند.

References

Arnon, A. N. (1967). Method of extraction of chlorophyll in the plants. *Agronomy Journal*, *23*, 112-121.

Bradford, M. M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principles of protein dye binding. *Analytic Biochemistry*, *72*, 248-254. https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3

Chaudhary, M. I., Adu-Gyamfi, J. J., Saneoka, H., Nguyen, N. T., Suwa, R., Kanai, S., El-Shemy, H. A., Lightfoot, D. A., & Fujita, K. (2008). The effect of phosphorus deficiency on nutrient uptake, nitrogen fixation and photosynthetic rate in mashbean, mungbean and soybean. *Acta Physiologiae Plantarum*, *30*, 537-544. https://doi.org/10.1007/s11738-008-0152-8

Chutia, R., Scharfenberg, S., Neumann, S., Abel, S. & Ziegler, J. (2021). Modulation of phosphate deficiency-induced metabolic changes by iron availability in *Arabidopsis thaliana*. *International Journal of Molecular Sciences*, *22*(14), 7609. https://doi.org/10.3390/ijms22147609

Cordell, D., Drangert, J. O., & White, S. (2009). The story of phosphorus: global food security and food for thought. *Global Environmental Change*, *19*, 292–305. https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2008.10.009

Cosme, M., Fernández, I., Van der Heijden, M. G. A., & Pieterse, C. M. J. (2018). Non-mycorrhizal plants: the exceptions that prove the rule. *Trends in Plant Science*, *23*(7), 577–587. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.04.004

Deyhim, M., Ghabooli, M., Movahedi, Z., & Rostami, M. (2022). The combined effects of application of Zn, P and inoculation with the endophytic fungus, *Serendipita indica*, on growth and yield of strawberry in the aeroponic system, *Journal of Plant Biological Sciences*, *14*(2), 1-20. https://doi.org/10.22108/ijpb.2023.135238.1299 [In Persian].

Díaz-González, S., Marín, P., Sánchez, R., Arribas, C., Kruse, J., González-Melendi, P., Brunner, F. & Sacristán, S. (2020). Mutualistic fungal endophyte *Colletotrichum tofieldiae* Ct0861 colonizes and increases growth and yield of maize and tomato plants. *Agronomy*, *10*(10), 1493. https://doi.org/10.3390/agronomy10101493

Espareh, A., Ghabooli, M., Ershadi, A., Karimi, R., & Movahedi, Z. (2023). Effect of foliar application of calcium and inoculation with endophytic fungus, *Serendipita indica*, on improving growth, photosynthetic pigments, and increasing antioxidant capacity of ‘Sultana grapevine’ (*Vitis vinifera*) under drought stress. *Journal of Plant Biological Sciences*, *15*(1), 111-138. https://doi.org/10.22108/ijpb.2024.139540.1338 [In Persian].

Fakhro, A., Andrade-Linares, D. R., Von Bargen, S., Bandte, M., Büttner, C., Grosch, R., Schwarz, D., & Franken, P. (2010). Impact of *Piriformospora indica* on tomato growth

and on interaction with fungal and viral pathogens. *Mycorrhiza*, *20*, 191-200. https://doi.org/10.1007/s00572-009-0279-5

Ghabooli, M., & Kaboosi, E. (2022). Alleviation of the adverse effects of drought stress using a desert adapted endophytic fungus and glucose in tomato. *Rhizosphere*, *21*, 100481. https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2022.100481

Ghabooli, M., Khatabi, B., Ahmadi, F. S., Sepehri, M., Mirzaei, M., Amirkhani, A., Jorrín-Novo, J. V., & Salekdeh, G. H. (2013). Proteomics study reveals the molecular mechanisms underlying water stress tolerance induced by *Piriformospora indica* in barley. *Journal of Proteomics*, *94*, 289-301. https://doi.org/10.1016/j.jprot.2013.09.017

Ghaffari, M. R., Mirzaei, M., Ghabooli, M., Khatabi, B., Wu, Y., Zabet-Moghaddam, M., Mohammadi-Nejad, G., Haynes, P. A., Hajirezaei, M. R., Sepehri, M., & Salekdeh, G. H., (2019). Root endophytic fungus *Piriformospora indica* improves drought stress adaptation in barley by metabolic and proteomic reprogramming. *Environmental and Experimental Botany*, *157*, 197-210. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.10.002

Gill, S. S., Gill, R., Trivedi, D. K., Anjum, N. A., Sharma, K. K., Ansari, M. W., Ansari, A. A., Johri, A. K., Prasad, R., Pereira, E., Varma, A., & Tuteja, N., (2016). *Piriformospora indica*: potential and significance in plant stress tolerance. *Frontiers in Microbiology*, *7*, 1–20. https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00332

Grotewold, E. (2006). The genetics and biochemistry of floral pigments. *Annual Review of Plant Biology*, *57*(1), 761-780. https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105248

Hajiboland, R., Aghazadeh, S., & Radpour, E. (2014). Differences in phosphorus absorption and utilization in two tomato (*Solanum lycopersicum* L.) cultivars. *Journal of Plant Biological Sciences*, *6*(21), 53-70. https://ijpb.ui.ac.ir/article_18933_en.html?lang=en [In Persian].

Hawkesford, M., Horst, W., Kichey, T., Lambers, H., Schjoerring, J., Skrumsager Moller, I., & White, P. (2012). Functions of macronutrients. In P. Marschner (Ed.), *Marschner's mineral nutrition of higher plants* (pp. 135-189). Academic Press, London. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819773-8.00019-8

Hiruma, K., Gerlach, N., Sacristán, S., Nakano, R.T., Hacquard, S., Kracher, B., Neumann, U., Ramírez, D., Bucher, M., O'Connell, R. J., & Schulze-Lefert, P. (2016). Root endophyte *Colletotrichum tofieldiae* confers plant fitness benefits that are phosphate status dependent. *Cell*, *165*(2), 464-474. https://doi.org/10.1016/j.cell.2016.02.028

Irigoyen, J., Einerich, D., & Sánchez-Díaz, M. (1992). Water stress induced changes in concentrations of proline and total soluble sugars in nodulated alfalfa (*Medicago sativa*) plants. *Physiologia Plantarum*, *84*(1), 55-60. https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.1992.840109.x

Izadi, F., Ghabooli, M., Rostami, M., & Movahedi, Z. (2021). Evaluation of fungus *Piriformospora indica* effects on some morphophysiological traits of radish under heavy metal stress. *Journal of Agricultural Science and Sustainable Production*, *31*(3), 117-129. https://doi.org/10.22034/saps.2021.13694 [In Persian].

Jiao, Y., Ouyang, H. L., Jiang, Y. J., Kong, X. Z., He, W., Liu, W. X., Yang, B., & 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. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.03.013

Jones, J. R., Wolf, J. B., & Mills, H. A. (1991). *Plant analysis: A practical sampling, preparation, analysis and interpretation guide*. Micro and Macro Publishing Inc.

Kaboosi, E., Ghabooli, M., & Karimi, R. (2023). Combined effect of trehalose and *Serendipita indica* inoculation might participate in *Solanum lycopersicum* induced cold tolerance. *Current Microbiology*, *80*(7), 224. https://doi.org/10.1007/s00284-023-03326-9

Khan, F., Siddique, A. B., Shabala, S., Zhou, M., & Zhao, C. (2023). Phosphorus plays key roles in regulating plants' physiological responses to abiotic stresses. *Plants*, *12*(15), 2861. https://doi.org/10.3390/plants12152861

Lichtenthaler, H. K. (1987). Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. In inflammation and oxidative damage in rats. *Food and Function*, *12*(1), 397-407. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-675409-2.50008-2

Lo´pez-Arredondo, D. L., Leyva-Gonza´lez, M. A., Gonza´lez-Morales, S. I., Lo´pez-Bucio, J., & Herrera-Estrella, L. (2014). Phosphate nutrition: Improving low-phosphate tolerance in crops. *Annual Review of Plant Biology*, *65*, 95– 123. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-035949

Marschner, H. (2011). *Marschner's mineral nutrition of higher plants*. Academic press.

Mehta, P., Sharma, R., Putatunda, C., & Walia, A. (2019). Endophytic fungi: role in phosphate solubilization. In Singh, B. (eds) *Advances in Endophytic Fungal Research*. Fungal Biology. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-03589-1_9

Molaie, M., Tabatabaei, S. J., & Sharafi, Y. (2018). The effect of foliar application of glucose and mono potassium phosphate (KH_2PO_4) on some characteristics of strawberry cultivar "Camarosa" in Hydroponic condition. *Horticultural Plants Nutrition*, *1*(2), 51-64. https://doi.org/10.22070/hpn.2018.746 [In Persian].

Ntana, F., Johnson, S. R., Hamberger, B., Jensen, B., Jørgensen, H. J., & Collinge, D. B. (2022). Regulation of tomato specialised metabolism after establishment of symbiosis with the endophytic fungus *Serendipita indica*. *Microorganisms*, *10*(1), 194. https://doi.org/10.3390/microorganisms10010194

Ortega Martínez, L. D., Martínez Valenzuela, C., Ocampo Mendoza, J., Sandoval Castro, E., & Pérez Armendáriz, B. (2016). Efficiency of substrates in soil and hydroponic system for greenhouse tomato production. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, *7*(3), 643-653. https://doi.org/10.29312/remexca.v7i3.434

Paz-Ares, J., Puga, M. I., Rojas-Triana, M., Martinez-Hevia, I., Diaz, S., Poza-Carrión, C., Miñambres, M., & Leyva, A. (2022). Plant adaptation to low phosphorus availability: Core signaling, crosstalks, and applied implications. *Molecular Plant*, *15*(1), 104-124. https://doi.org/10.1016/j.molp.2021.12.005

Plaxton, W., & Lambers, H. (2015). *Annual plant reviews, phosphorus metabolism in plants* (Vol. 48). John Wiley & Sons.

Raghothama, K. G. (1999). Phosphate acquisition. *Annual Review of Plant Biology*, *50*(1), 665-693. https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.50.1.665

Rahmani Iranshahi, D., Sepehri, M., Khoshgoftarmanesh, A. H., Eshghizadeh, H. R. & Jahandideh Mahjen Abadi, V. (2016). Inoculation effects of endophytic fungus (*Piriformospora indica*) on antioxidant enzyme activity and wheat tolerance under phosphorus deficiency in hydroponic system. *Journal of Soil and Plant*, *6*(4), 75-86. https://jspi.iut.ac.ir/browse.php?a_id=1086&sid=1&slc_lang=en

Rani, M., Raj, S., Dayaman, V., Kumar, M., Dua, M., & Johri, A. K. (2016). Functional characterization of a hexose transporter from root endophyte *Piriformospora indica*. *Frontiers in Microbiology*, *7*, 1083. https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01083

Rodriguez, R. J., White Jr, J. F., Arnold, A. E., & Redman, A. R. A. (2009). Fungal endophytes: diversity and functional roles. *New Phytologist*, *182*(2), 314-330. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02773.x

Rong, Z. Y., Lei, A. Q., Wu, Q. S., Srivastava, A. K., Hashem, A., Abd_Allah, E. F., Kuča, K., & Yang, T. (2023). *Serendipita indica* promotes P acquisition and growth in tea seedlings under P deficit conditions by increasing cytokinins and indoleacetic acid and phosphate transporter gene expression.

Frontiers in Plant Science, *14*, 1146182. https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1146182

Schachtman, D. P., Reid, R. J., & Ayling, S. M. (1998). Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. *Plant Physiology*, *116*(2), 447-453. https://doi.org/10.1104/pp.116.2.447

Singh. J. P. (1988). A rapid method for determination of nitrate in soil and plant extract. *Plant and Soil*, *110*, 137-139. https://doi.org/10.1007/BF02226796

Stewart, A. J., Chapman, W., Jenkins, G. I., Graham, I., Martin, T., & Crozier, A. (2001). The effect of nitrogen and phosphorus deficiency on flavonol accumulation in plant tissues. *Plant, Cell and Environment*, *24*(11), 1189-1197. https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00768.x

Teimory, H., Ghabooli, M., Movahedi, Z. (2021). Effects of different inoculation methods of *Serendipita indica* on some morphophysiological, biochemical, and yield traits of tomato under drought stress, *Journal of Plant Biological Sciences*, *13*(2), 1-22. https://doi.org/10.22108/ijpb.2021.128853.1253 [In Persian].

Thingstrup, I., Kahiluoto, H., & Jakobsen, I. (2000). Phosphate transport by hyphate of field communities of arbuscular mycorrhiza fungi at two levels of P fertilization. *Plant Soil*, *221*, 181–187. https://doi.org/10.1023/A:1004726515296

Vance, C. P., Uhde-Stone, C., & Allan, D. L. (2003). Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants securing a nonrenewable resource. *New Phytologists*, *157*, 423-457. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00695.x

Wagner, G. J. (1979). Content and vacuole/extravacuole distribution of neutral sugars, free amino acids, and anthocyanin in protoplasts. *Plant Physiology*, *64*(1), 88-93. https://doi.org/10.1104/pp.64.1.88