

## اثر همزیستی میکوریزایی بر میزان کلروفیل، فتوستنز و راندمان مصرف آب در چهار ژنوتیپ بادام در استان چهارمحال و بختیاری

فاطمه آقابابائی\* و فایز رئیسی<sup>۱</sup>

(تاریخ دریافت: ۱۳۸۸/۶/۱۶؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۸۹/۱۱/۱۶)

### چکیده

آثار مفید و مثبت همزیستی میکوریزایی بر رشد گیاهان مختلف در گذشته اثبات شده است. اغلب گیاهان زراعی قادر به برقراری همزیستی با قارچ‌های اندومیکوریزا هستند ولی تاکنون مطالعه‌ای در مورد امکان برقراری ارتباط همزیستی این قارچ‌ها با گیاه بادام (*Prunus amygdalus*) و بررسی نقش آنها بر این گیاه، به ویژه در خاک‌های آهکی انجام نشده است. از این رو به منظور بررسی رابطه همزیستی قارچ‌های میکوریزا و ژنوتیپ‌های تجاری و بومی بادام در استان چهارمحال و بختیاری، آزمایشی به صورت فاکتوریل، شامل تیمارهای ژنوتیپ بادام (مامایی، ربیع، تلخ و سفید)، فسفر (۰ و ۱۵۰ کیلوگرم در هکتار) و قارچ میکوریزا (*Glomus mosseae*, *Glomus intraradices*) به همراه یک تیمار بدون تلقیح به عنوان شاهد در قالب طرح بلوک‌های کاملاً تصادفی با سه تکرار در شرایط گلخانه‌ای به مدت ۴ ماه اجرا شد. بر اساس نتایج به دست آمده از این آزمایش شاخص‌های فیزیولوژیکی گیاه بادام شامل غلظت کلروفیل کل برگ، سرعت فتوستنز خالص و بازده آب مصرفی در گیاهان همزیست با قارچ‌های میکوریزا نسبت به گیاهان شاهد فاقد همزیستی میکوریزی به ترتیب ۲۰٪، ۳۰۰٪ و ۳۰۰٪ افزایش پیدا کردند، ولی سرعت تبخیر و تعرق از سطح برگ گیاه کاهش (۱۰٪-۸) یافت. هرچند میزان تغییر شاخص‌های یاد شده به نوع ژنوتیپ بادام و سطح فسفر خاک بستگی دارد، ولی گونه‌های قارچ مورد مطالعه دارای آثار یکسانی بودند. افزایش فسفر قابل جذب در خاک موجب افزایش رشد گیاهان تلقیح شده و شاهد و افزایش فتوستنز تنها در گیاهان دارای همزیستی میکوریزایی گردید.

واژه‌های کلیدی: بادام، همزیستی میکوریزایی، خاک‌های آهکی، کلروفیل، بازده آب مصرفی، فتوستنز

۱. به ترتیب دانشجوی سابق کارشناسی ارشد و دانشیار خاک‌شناسی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهرکرد

\* مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: aghababaei\_fateme80@yahoo.com

## مقدمه

بادام با نام علمی *Prunus amygdalus* یا *Communis amygdalus* از خانواده Rosaceae است که عموماً غیر خودگشن بوده و از نظر ژنتیکی ناخالص می‌باشد. گیاهان این خانواده درختی یا درختچه‌ای هستند. درخت بادام دارای دو واریته شیرین (Dulcis) و تلخ (Amara) می‌باشد که اکثر ترکیبات موجود در این دو واریته مشترک هستند. بر اساس اطلاعات سازمان خوارو بار و کشاورزی جهانی (FAO) در سال ۱۹۹۷ سطح زیر کشت بادام در جهان ۱۴۹۷۷۰۲ هکتار بوده است که در این سال ایران با ۷۶۹۳۵ هکتار اراضی زیر کشت بادام ۵/۱ درصد از کل زمین‌های زیر کشت بادام جهان را در اختیار داشته و دارای مقام ششم از نظر سطح زیر کشت بادام در جهان است. طبق آمار منتشر شده توسط سازمان جهانی FAO، بادام جزء ۱۰ محصول برتر تولیدی ایران است و بیش از ۸ درصد تولید بادام دنیا در ایران می‌باشد که پس از آمریکا و اسپانیا دارای مقام سوم از نظر میزان تولید این محصول در جهان است. استان چهارمحال و بختیاری در سال ۱۳۸۶ با تولید ۳۰ درصد از کل محصول بادام کشور از حدود ۹۰۰۰ هکتار باغ بادام، رتبه اول در زمینه تولید این محصول در ایران را داراست. درخت بادام از جمله گیاهانی است که نیاز تغذیه‌ای بالایی ندارد و قادر است با مقادیر کم عناصر غذایی به خوبی رشد کند (۲۱). از آنجا که در ایران سطح وسیعی از خاک‌های تحت کشت بادام در اراضی آهکی و شیبدار و به صورت دیم هستند، این گیاه با تنش‌های حرارتی (به علت تجمع هوای سرد در دره‌ها و گل‌دهی زود هنگام)، رطوبتی و گاهی تغذیه‌ای روبه‌رو می‌باشد. بهره‌گیری از سیستم هم‌زیستی میکوریزایی در باغات بادام، می‌تواند به عنوان یک راه‌کار بیولوژیک مناسب در مقیاس کوچک و حتی وسیع در جهت کاهش آثار نامطلوب تنش‌های مذکور مطرح باشد.

قارچ‌های میکوریزا به عنوان یکی از مهم‌ترین ریزجانداران (میکروارگانسیم‌های) خاک با برقراری هم‌زیستی با گستره وسیعی از گیاهان به سه شکل اکتومیکوریزا، اندومیکوریزا و

اکتاندمیکوریزا سبب بهبود جذب آب و عناصر غذایی توسط گیاهان میزبان خود می‌گردند (۲۴). امروزه مشخص شده است که قارچ‌های میکوریزی به روش‌های مستقیم مانند بهبود تغذیه گیاه از طریق افزایش جذب عناصر غذایی و همچنین افزایش جذب آب توسط گیاه (۲۴) و غیر مستقیم مانند کاهش تنش‌های زیستی (بیماری‌های گیاهی) (۵ و ۶) و غیر زیستی (شوری، خشکی، فلزات سنگین و غیره) سبب افزایش رشد گیاه میزبان می‌شوند (۱۰، ۱۱، ۱۶، ۱۸، ۱۹ و ۲۳). یکی از محققین برای اولین بار به آثار مثبت رابطه هم‌زیستی میکوریزایی بر افزایش رشد گیاهان لگوم تلقیح شده با قارچ میکوریزا و باکتری ریزوبیوم اشاره نمود. سپس در سال ۱۹۵۷ یکی دیگر از محققین نشان داد که هم‌زیستی میکوریزی دارای اثر افزایشی بر جذب عناصر غذایی است (۲۴). از آن زمان تا کنون گزارش‌های بسیاری در مورد افزایش رشد گستره وسیعی از واریته‌ها و گونه‌های مختلف گیاهی مانند گیاهان زراعی (۱۰، ۱۱ و ۱۲) و درختان میوه (۶، ۷ و ۲۱) دارای توان برقراری رابطه هم‌زیستی با قارچ‌های میکوریزا به وجود آمده است.

رایت و همکاران (۲۵) نشان دادند که وزن خشک گیاه شبدر میکوریزایی در یک دوره رشد ۸۰ روزه دارای افزایش معنی‌دار نسبت به گیاهان شاهد غیرمیکوریزی بود، درحالی‌که نسبت وزنی ریشه به ساقه کاهش پیدا کرده بود. کشت گیاه ذرت در دو سطح پایین و بالای فسفر نیز نشان داد که گیاه میکوریزی از رشد بهتر و ماده خشک بیشتری برخوردار بوده است (۱۰). کاشت درختان لیموی تلقیح شده با قارچ میکوریزا در خاک‌های دارای مقادیر کم فسفر نشان دهنده افزایش سه برابری رشد درختان میکوریزایی نسبت به انواع شاهد بود (۹). قاضی (۱۱) بیان کرد که وزن خشک ریشه و اندام هوایی دو ژنوتیپ گندم دوروم در اثر تلقیح میکوریزایی افزایش نشان می‌دهد و این افزایش در هنگام مواجهه گیاه با تنش رطوبتی بسیار بیشتر است.

قارچ‌های میکوریزا از نظر کربن کاملاً به میزبان خود وابسته هستند و گیاهان میکوریزایی حدود ۲۰-۴٪ از کربن

دوروم با قارچ‌های میکوریزا نشان داد که بازده مصرف آب در شرایط بهینه و تنش رطوبتی بیشتر از گیاهان غیرمیکوریزی است (۱۱). هم‌چنین در گیاهانی که نشاکاری می‌شوند یا نهال آنها باید از خزانه به زمین اصلی جابه‌جا شود، حضور میکوریزا می‌تواند به استقرار بهتر نهال در محیط جدید و افزایش جذب آب توسط آنها منجر شود (۴).

قارچ‌های میکوریزا با کنترل عمل باز و بسته شدن روزنه‌های برگ و افزایش جذب آب در اثر گستردگی شبکه هیف‌های خود، مشکلات رطوبتی گیاه مانند جذب آب و تعرق را کاهش می‌دهند (۲۱). رویزوزانو و همکاران (۲۳) نشان دادند سرعت فتوستتوز و بازده مصرف آب، در گیاهان علفی همزیست با میکوریزا افزایش و میزان تبخیر و تعرق کاهش پیدا می‌کند و هم‌چنین در شرایط تنش شوری، گیاهان میکوریزی ضمن افزایش فتوستتوز و کاهش تبخیر و تعرق، غلظت پرولین را نیز در بافت‌های خود کاهش می‌دهند.

علی‌رغم تحقیقات گسترده‌ای که روی هم‌زیستی قارچ‌های میکوریزی با گیاهان مختلف صورت گرفته است، اطلاعات محدودی در مورد رابطه هم‌زیستی گیاه بادام با این قارچ‌ها وجود دارد. تحقیقات نشان می‌دهد که در سطوح پایین فسفر خاک، نیاز بادام تجاری به برقراری رابطه هم‌زیستی با قارچ‌های میکوریزی بیش از ۶۰٪ است و در چنین شرایطی میزان کلونیزاسیون در این قارچ‌ها حدود ۵۰ درصد است (۱). ولی تاکنون تحقیقی در مورد نقش قارچ‌های میکوریزی در بهبود صفات فیزیولوژیکی بادام مانند سرعت فتوستتوز خالص، غلظت کلروفیل برگ‌ها و بازده آب مصرفی انجام نشده است. از این‌رو این تحقیق با هدف بررسی نقش قارچ‌های میکوریزی (*Glomus intraradices* و *Glomus mosseae*) در بهبود برخی صفات فیزیولوژیک همچون سرعت فتوستتوز خالص، غلظت کلروفیل برگ‌ها و بازده آب مصرفی، در چهار رقم بادام (سفید، مامایی، تلخ و ربیع) در مقایسه با گیاهان شاهد فاقد هم‌زیستی میکوریزی به انجام رسیده است.

خالص تثبیت شده خود را به قارچ هم‌زیست‌شان انتقال می‌دهند (۲۵). مقدار کربن تثبیت شده در اثر هم‌زیستی میکوریزایی بسیار بیشتر از نیاز قارچ است (۲۴)، از این‌رو قارچ‌های میکوریزا سبب افزایش سرعت فتوستتوز در گیاه هم‌زیست خود می‌شوند (۱۷ و ۲۰).

روسو و رید اظهار داشتند که میکوریزا می‌تواند با افزایش غلظت فسفر، سرعت فتوستتوز خالص را در گیاه میزبان افزایش دهد (۲۰ و ۲۲). طی آزمایشی مشخص گردید که تلقیح گیاه شبدر با قارچ‌های میکوریزا موجب افزایش سطح برگ‌ها و در نتیجه افزایش میزان کلروفیل آنها شده و نهایتاً سرعت فتوستتوز خالص را در کل دوره رشد گیاه افزایش می‌دهد (۲۵). مورت و همکاران (۱۶) نشان دادند فتوستتوز خالص در گیاه هلیانتموم (*Helianthemum almeriense-Terfezia claveryi*) دارای رابطه هم‌زیستی میکوریزی در شرایط بهینه از نظر رطوبت و تنش رطوبتی افزایش نشان می‌دهد اما در شرایط تنش رطوبتی سرعت فتوستتوز خالص در گیاهان تلقیح شده حدود دو برابر نسبت به انواع شاهد بود. هم‌زیستی میکوریزایی موجب افزایش غلظت کلروفیل در گیاه میزبان می‌شود، به طوری که در گیاه لوبیا تلقیح شده با قارچ میکوریزا که توسط آب شور دریا آبیاری شده است، غلظت کلروفیل در تمام تیمارهای آبیاری از گیاهان شاهد غیرمیکوریزی بیشتر بوده است (۱۸). تلقیح گیاه ذرت با قارچ‌های میکوریزی نیز نشان داد در شرایط غیر شور، غلظت کلروفیل در برگ گیاه در سطوح پایین فسفر ۳۲٪ و در سطوح بالای آن ۴۰٪ افزایش یافت، ولی در غلظت ۱۰۰ mM NaCl، غلظت کلروفیل در برگ گیاه در سطح پایین و بالای فسفر ۸۱٪ و ۱۵٪ افزایش نشان داد (۱۰).

قارچ‌های میکوریزا بر روابط رطوبتی گیاه نیز تأثیر می‌گذارند، بدین صورت که این قارچ‌ها با تأثیر بر میزان آب بافت‌های گیاهی و تبدلات گازی برگ‌ها، سبب افزایش میزان آب موجود در بافت‌های گیاهی می‌شوند و از سوی دیگر تبخیر و تعرق را نیز کاهش می‌دهند (۴). تلقیح دو ژنوتیپ گندم

## مواد و روش‌ها

در این مطالعه سه تیمار شامل میکوریزا (*Glomus intraradices*)، *Glomus mosseae* و شاهد، فسفر (۰ و ۱۵۰ کیلوگرم فسفر در هکتار) و ژنوتیپ‌های مختلف بادام (سفید، مامایی، تلخ و ربیع) در سه تکرار مورد آزمایش قرار گرفت و برای ارزیابی روابط بین ویژگی‌های فیزیولوژیکی گیاه و تیمارهای اعمال شده (میکوریزا، فسفر و ژنوتیپ‌های بادام) از طرح آزمایشی فاکتوریل در قالب بلوک‌های کاملاً تصادفی استفاده شد. جهت تهیه گیاهچه‌های بادام، ابتدا توده‌های بذری چهار ژنوتیپ مامایی، ربیع، تلخ و سفید موجود در منطقه سامان استان چهارمحال و بختیاری جمع‌آوری و گیاهچه‌های بادام در شرایط استریل تهیه شد.

به جهت این‌که تأثیر قارچ‌های میکوریزا در خاک‌های فقیر از نظر عناصر غذایی و دارای بافت شنی محسوس‌تر است و هم‌چنین جداسازی ریشه‌ها از خاک پس از اتمام دوره آزمایش، از چنین خاک‌هایی راحت‌تر است، یک نمونه خاک شنی از روستای چلوان در تراس میانی رودخانه زاینده رود واقع در ۳۵ کیلومتری شهرکرد، مرکز استان چهارمحال و بختیاری، با رژیم حرارتی مزیک و رژیم رطوبتی زیریک جمع‌آوری و پس از انتقال به آزمایشگاه، برخی خصوصیات فیزیکی شیمیایی آن تعیین شد (جدول ۱). نمونه خاک مورد استفاده پس از عبور از الک ۲ میلی‌متری و انتقال به آزمایشگاه توسط دستگاه اتوکلاو، در دمای ۱۲۱ درجه سانتی‌گراد و فشار ۲۰ اتمسفر به مدت یک ساعت استریل شد.

پس از استریل کردن گلدان‌ها و انتقال خاک به آنها و اعمال تیمار فسفر در گلدان‌های دارای فسفر (به میزان ۱۵۰ کیلوگرم در هکتار) و آماده‌سازی بستر کشت، تعداد سه گیاهچه در عمق ۳-۵ سانتی‌متری خاک هر گلدان کشت شد. جهت اعمال تیمار قارچ میکوریزا، حدود ۱۰ گرم مایه تلقیح حاوی ۳۰۰ تا ۵۰۰ اسپور متعلق به قارچ‌های *Glomus intraradices* و *Glomus mosseae* در درون گودال‌های تعبیه شده جهت کاشت گیاهچه‌های بادام ریخته شد.

میزان فتوسنتز، تخییرت‌عرق و سرعت ت‌عرق روزانه‌ای (Stomatal conductance) ( $g_s$ ) برگ‌ها در طول دوره رشد طی پنج مرحله با دستگاه (Leaf Chamber Analyser) LCA4 اندازه‌گیری شد. اولین مرحله انجام آزمایش‌های مذکور پس از گذشت ۸۷ روز از کشت بذرها آغاز شد و اندازه‌گیری‌های بعدی در فواصل شش روزه انجام گرفت. سپس میانگین پنج مرحله برای هر یک از شاخص‌ها تعیین، محاسبه و گزارش گردید. شاخص بازده آب مصرفی نیز به روش مدیایویلا و همکاران (۱۵) طبق فرمول زیر محاسبه گردید:

$$WUE = \frac{Pn}{g_s}$$

$Pn$  = سرعت فتوسنتز خالص بر حسب میکرومول  $CO_2$  بر متر مربع بر ثانیه

$g_s$  = سرعت ت‌عرق روزانه‌ای بر حسب میکرومول  $H_2O$  بر متر مربع بر ثانیه

در مرحله پنجم اندازه‌گیری میزان فتوسنتز، غلظت کلروفیل برگ‌ها نیز اندازه‌گیری شد. تعیین میزان کلروفیل به روش رنگ‌سنجی با استفاده از دستگاه اسپکتروفتومتر (مدل ۷۵۰۰ UV) به روش هندری و پرایس انجام گرفت و مقدار جذب نور در نمونه‌ها در طول موج‌های ۶۶۳ و ۶۴۵ نانومتر اندازه‌گیری و برای تعیین غلظت کلروفیل  $a$  و  $b$  از معادلات زیر استفاده شد (۱۴):

$$a \text{ کلروفیل} = [(12.7 * Abs 663) - (2.6 * Abs 645)] * (\text{mL Aceton} / \text{mg leaf weight})$$

$$b \text{ کلروفیل} = [22.9 * Abs 645] - (4.68 * Abs 663) * (\text{mL Aceton} / \text{mg leaf weight})$$

$$\text{کلروفیل کل} = \text{کلروفیل } a + \text{کلروفیل } b$$

که در آن:

$$Abs 663 = \text{مقدار جذب نور در طول موج } 663 \text{ نانومتر،}$$

$$Abs 645 = \text{مقدار جذب نور در طول موج } 645 \text{ نانومتر است.}$$

تجزیه و تحلیل داده‌ها توسط جدول ANOVA و مقایسه میانگین‌ها به روش LSD در سطح ۵٪ با کمک نرم‌افزار STATISTICA 6.0 انجام گرفت.

جدول ۱. برخی خصوصیات شیمیایی و فیزیکی خاک مورد آزمایش

ویژگی	واحد	مقدار
شن	درصد	۷۸
سیلت	درصد	۱۲
رس	درصد	۱۰
بافت	-	لوم شنی
کربنات کلسیم معادل	درصد	۱۷
pH	-	۷/۵
قابلیت هدایت الکتریکی (ECe)	دسی‌زیمنس بر متر	۰/۳۸
کربن آلی (OC)	درصد	۰/۱۸
نیترژن کل (N)	درصد	۰/۰۵
فسفر قابل جذب (P)	میلی‌گرم در کیلوگرم	۴/۵
پتاسیم قابل جذب (K)	میلی‌گرم در کیلوگرم	۱۷۲
ظرفیت تبادل کاتیونی (CEC)	سانتی‌مول بار بر کیلوگرم	۱۹/۲

## نتایج و بحث

نتایج نشان داد که هر چهار ژنوتیپ گیاه بادام قادر به برقراری هم‌زیستی با دو گونه قارچ میکوریزی هستند و در سطوح پایین فسفر خاک درصد کلونیزاسیون ریشه توسط آنها بیش از ۵۰٪ است (۱). قارچ‌های میکوریزا باعث افزایش معنی‌دار ( $P < 0.01$ ) میزان کلروفیل a (۲۸٪) و به دنبال آن کلروفیل کل در گیاه بادام شدند (جدول ۲)، که افزایش این شاخص در ژنوتیپ تلخ از سایر ژنوتیپ‌ها بیشتر است (جدول ۳). این در حالی است که تلقیح گیاه با قارچ‌های میکوریزا اثری بر غلظت کلروفیل b نداشت (جدول ۲).

به‌طور کلی هر چه شرایط تغذیه‌ای و محیطی، از جمله عناصر غذایی، نور، رطوبت، آفات و بیماری‌ها برای رشد گیاه مناسب‌تر باشد، توان گیاه در تولید کلروفیل در برگ‌ها و تولید انرژی بیشتر می‌شود، از این‌رو عواملی که سبب بهبود این شرایط می‌شوند، احتمالاً بر میزان کلروفیل نیز اثر دارند (۸ و ۲۱). شایان ذکر است که میزان کلروفیل برگ گیاهان به ویژگی‌های ژنتیکی و ذاتی هر گیاه نیز بستگی دارد و بسته به خصوصیات ژنتیکی هر واریته، غلظت کلروفیل در برگ‌ها

تغییر می‌نماید (۸). نتایج به دست آمده از این پژوهش حاکی از آن است که هم‌زیستی میکوریزی باعث افزایش ۲۰ درصدی غلظت کلروفیل کل در برگ‌های گیاه بادام گردید. غلظت کلروفیل نوع a و کلروفیل کل در گیاهان تلقیح شده با هر یک از گونه‌های قارچ دارای اختلاف معنی‌دار با گیاهان شاهد تلقیح نشده می‌باشند ولی بین گیاهان تلقیح شده اختلاف معنی‌دار مشاهده نمی‌شود (جدول ۳). افزایش میزان کلروفیل برگ‌ها در اثر هم‌زیستی میکوریزی می‌تواند به دلیل افزایش جذب فسفر از خاک توسط این قارچ‌ها باشد. نتایج نشان می‌دهد که افزایش فسفر قابل جذب در خاک می‌تواند به میزان قابل توجهی باعث افزایش غلظت کلروفیل a (۲۸٪) و کلروفیل کل (۱۹٪) گردد، در حالی که بر غلظت کلروفیل b اثر نداشت. قارچ‌های میکوریزا با افزایش غلظت فسفر در گیاه تا ۴۰٪ (۲) و جذب آب به میزان تقریباً ۲ برابر قطعاً می‌توانند باعث افزایش غلظت کلروفیل در برگ‌های بادام شوند. هم‌چنین، این قارچ‌ها قادرند تنش‌های محیطی مانند خشکی، سرما، گرما، شوری و حمله عوامل بیماری‌زای گیاهی را نیز تعدیل نمایند (۴، ۵، ۶، ۱۱، ۱۲، ۱۶، ۱۸ و ۱۹) و بدین ترتیب با فراهم نمودن شرایط رشد بهتر

جدول ۲. نتایج تجزیه واریانس غلظت کلروفیل‌های a، b و کل در گیاه بادام

میانگین مربعات			درجه آزادی	منبع تغییر
T.Chl	Chl.b	Chl.a		
۱۰/۶**	۱/۴۹**	۶/۱۱**	۳	ژنوتیپ
۵/۷۲**	۰/۵۸۴	۴/۶۲**	۱	فسفر
۲۰/۹۸**	۰/۳۸۶	۲/۰۲**	۲	میکوریزا
۴/۲۰**	۱/۱۸**	۲/۴۳**	۳	ژنوتیپ × فسفر
۴/۷۸**	۱/۵۱**	۴/۱۸**	۲	فسفر × میکوریزا
۲/۶۷*	۰/۲۷۷	۱/۱۳*	۶	ژنوتیپ × میکوریزا
۵/۳۱**	۱/۵۷**	۰/۱۱۴	۶	ژنوتیپ × فسفر × میکوریزا

\* و \*\*: به ترتیب معنی‌دار در سطح پنج درصد ( $P < 0/05$ ) و ( $P < 0/01$ )

جدول ۳. مقایسه اثرات ساده رقم، فسفر و میکوریزا بر غلظت کلروفیل‌های a، b و کل در گیاه بادام بر حسب میلی‌گرم در گرم برگ ( $mg\ g^{-1}\ leaf$ ) (اعداد جدول میانگین‌ها را نشان می‌دهند)

T.Chl	Chl.b	Chl.a	سطوح تیمار	تیمار
۰/۹۰۴ <sup>b</sup>	۰/۲۵۲ <sup>ab</sup>	۰/۶۵۱ <sup>bc</sup>	مامایی	رقم
۰/۸۸۹ <sup>bc</sup>	۰/۲۱۰ <sup>c</sup>	۰/۶۷۸ <sup>ab</sup>	ربیع	
۱/۰۱۷ <sup>a</sup>	۰/۲۷۹ <sup>a</sup>	۰/۸۳۸ <sup>a</sup>	تلخ	
۰/۸۳۴ <sup>c</sup>	۰/۲۳۶ <sup>bc</sup>	۰/۵۹۸ <sup>c</sup>	سفید	فسفر
۰/۸۲۲ <sup>b</sup>	۰/۲۳۵ <sup>a</sup>	۰/۵۸۶ <sup>b</sup>	۰ kg	
۱/۰۰ <sup>a</sup>	۰/۲۵۳ <sup>a</sup>	۰/۷۴۷ <sup>a</sup>	۱۵۰ kg	
۰/۸۰۶ <sup>b</sup>	۰/۲۴۵ <sup>a</sup>	۰/۵۶۰ <sup>b</sup>	شاهد	
۰/۹۵۶ <sup>a</sup>	۰/۲۳۱ <sup>a</sup>	۰/۷۲۵ <sup>a</sup>	GI	میکوریزا
۰/۹۷۰ <sup>a</sup>	۰/۲۵۶ <sup>a</sup>	۰/۷۱۳ <sup>a</sup>	GM	

میانگین‌ها با حروف مشابه در هر ستون، در سطح پنج درصد ( $P < 0/05$ ) اختلاف معنی‌دار ندارند.

بادام، در اثر تلقیح با هر دو گونه قارچ میکوریزایی پاسخ بسیار مثبتی در جهت افزایش غلظت کلروفیل کل خود داشته‌اند (جدول ۴). از آنجا که در نهال‌های پیوندی اکثراً از ژنوتیپ تلخ به عنوان پایه استفاده می‌شود، این نتیجه می‌تواند بسیار مهم باشد (جدول ۴).

مقایسه میانگین‌های مربوط به آثار متقابل سطوح اعمال شده فسفر و گونه قارچ، نشان می‌دهد که غلظت کلروفیل در برگ گیاهان تلقیح شده با قارچ *Glomus intraradices* بیشتر

برای گیاه باعث افزایش میزان کلروفیل برگ‌ها شوند. دمیر نشان داد که هم‌زیستی میکوریزی سبب افزایش غلظت کلروفیل در برگ‌های گیاه فلفل می‌شود (۸).

بررسی جدول آثار متقابل تیمارهای گونه قارچ و ژنوتیپ گیاه نشان می‌دهد غلظت کلروفیل کل در ژنوتیپ سفید تلقیح شده با قارچ *Glomus mosseae* و ژنوتیپ مامایی تلقیح شده با گونه *Glomus intraradices* نسبت به سایر تیمارها بیشتر افزایش یافته است (جدول ۴). هم‌چنین برگ‌های ژنوتیپ تلخ

جدول ۴. مقایسه آثار متقابل ژنوتیپ گیاه بادام و میکوریزا بر غلظت کلروفیل‌های a، b و کل بر حسب میلی‌گرم در گرم برگ ( $\text{mg g}^{-1}\text{leaf}$ ) (اعداد جدول میانگین‌ها را نشان می‌دهند)

T.Chl	Chl.b	Chl.a	میکوریزا	ژنوتیپ
۰/۷۵۳ <sup>gh</sup>	۰/۲۴۲ <sup>ab</sup>	۰/۵۱۲ <sup>e</sup>	شاهد	
۱/۰۳۲ <sup>abc</sup>	۰/۲۴۷ <sup>ab</sup>	۰/۷۸۴ <sup>a</sup>	GI	مامایی
۰/۹۲۷ <sup>cdef</sup>	۰/۲۶۹ <sup>ab</sup>	۰/۶۵۸ <sup>bcd</sup>	GM	
۰/۸۳۱ <sup>efg</sup>	۰/۲۴۳ <sup>ab</sup>	۰/۵۸۸ <sup>de</sup>	شاهد	
۰/۹۰۴ <sup>def</sup>	۰/۱۷۷ <sup>c</sup>	۰/۷۲۷ <sup>abc</sup>	GI	ربیع
۰/۹۳۲ <sup>bcd</sup>	۰/۲۱۱ <sup>bc</sup>	۰/۷۲۱ <sup>abc</sup>	GM	
۰/۹۲۷ <sup>cdef</sup>	۰/۲۸۶ <sup>a</sup>	۰/۶۴۱ <sup>cd</sup>	شاهد	
۱/۰۸۰ <sup>a</sup>	۰/۲۶۵ <sup>ab</sup>	۰/۸۱۵ <sup>a</sup>	GI	تلخ
۱/۰۴۵ <sup>ab</sup>	۰/۲۸۶ <sup>a</sup>	۰/۷۵۹ <sup>ab</sup>	GM	
۰/۷۱۴ <sup>h</sup>	۰/۲۱۲ <sup>bc</sup>	۰/۵۰۲ <sup>e</sup>	شاهد	
۰/۸۱۲ <sup>fgh</sup>	۰/۲۳۶ <sup>abc</sup>	۰/۵۷۶ <sup>de</sup>	GI	سفید
۰/۹۷۷ <sup>abcd</sup>	۰/۲۶۱ <sup>ab</sup>	۰/۷۱۶ <sup>abc</sup>	GM	

میانگین‌ها با حروف مشابه در هر ستون، در سطح پنج درصد ( $P < ۰/۰۵$ ) اختلاف معنی‌دار ندارند.

هنگام برقراری ارتباط هم‌زیستی گیاه، با قارچ‌های میکوریزا اولاً گیاه می‌تواند استفاده بهتری از آب جذب شده داشته باشد و ثانیاً تجمع عناصر غذایی محلول در آب مانند سدیم و پتاسیم در گیاه رخ نمی‌دهد (۱۲). از این رو می‌توان چنین اظهار نمود که علت اصلی کاهش آثار تنش شوری در گیاهان هم‌زیست با قارچ‌های میکوریزا، کاهش جذب عناصر محلول در آب خاک و به خصوص سدیم است که در مناطق خشک و نیمه خشک دارای محدودیت آب در خاک می‌تواند بسیار مهم و حتی مهم‌تر از گسترش شبکه هیف‌های قارچی در خاک باشد. زیرا علاوه بر کاهش تعرق و افزایش بازده آب جذب شده، قادر به کاهش آثار شوری خاک و نیز کاهش جذب بیش از حد عناصر محلول در آب شود (۱۰، ۱۲ و ۱۹). شایان ذکر است که اثر تیمارهای ژنوتیپ گیاه و سفر خاک بر میزان آب مصرفی گیاه معنی‌دار است (جدول ۶).

قارچ‌های میکوریزا باعث شدند که میانگین سرعت فتوسنتز خالص ( $P_n$ ) در برگ‌ها حدود سه برابر افزایش یابد (جدول ۷)،

تحت تأثیر میزان فسفر قابل جذب موجود در خاک قرار می‌گیرد (جدول ۵)، اما در گیاهان تلقیح شده با قارچ *Glomus mosseae*، غلظت کلروفیل کل برگ‌ها در سطوح پایین و بالای فسفر خاک اختلاف معنی‌داری با یکدیگر ندارند (جدول ۵).

نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که اثر تیمار قارچ میکوریزا بر میزان تبخیر و تعرق گیاه (E) در سطح ۱٪ معنی‌دار بوده است (جدول ۶). مقایسه میانگین‌ها نشان می‌دهد که هم‌زیستی میکوریزی به طور محسوس می‌تواند میزان تعرق از واحد سطح برگ را کاهش دهد، به طوری که میزان کاهش آن در گونه *Glomus intraradices* و *Glomus mosseae* در مقایسه با تیمار شاهد تلقیح نشده به ترتیب ۸٪ و ۱۰٪ بود (جدول ۷). این نتایج بیان‌گر آن است که حضور قارچ‌های میکوریزی در خاک و هم‌زیستی آنها با ریشه گیاه بادام، نه تنها سبب افزایش جذب آب توسط ریشه گیاه می‌شود (۲۴) بلکه با کاهش تبخیر و تعرق گیاه، از هدر رفت آب جلوگیری به عمل می‌آورد.

جدول ۵. مقایسه آثار متقابل فسفر و میکوریزا بر غلظت کلروفیل های a, b و کل در گیاه بادام بر حسب میلی گرم در گرم برگ ( $\text{mg g}^{-1}\text{leaf}$ ) (اعداد جدول میانگین ها را نشان می دهند)

T.Chl	Chl.b	Chl.a	میکوریزا	فسفر
۰/۶۶۳ <sup>d</sup>	۰/۱۹۹ <sup>d</sup>	۰/۴۶۳ <sup>d</sup>	شاهد	
۰/۸۲۴ <sup>c</sup>	۰/۲۰۹ <sup>d</sup>	۰/۶۱۵ <sup>c</sup>	GI	۰ کیلوگرم
۰/۹۸۰ <sup>b</sup>	۰/۲۹۹ <sup>a</sup>	۰/۶۸۱ <sup>bc</sup>	GM	
۰/۹۵۱ <sup>b</sup>	۰/۲۹۲ <sup>ab</sup>	۰/۶۵۸ <sup>c</sup>	شاهد	
۱/۰۹۰ <sup>a</sup>	۰/۲۵۴ <sup>bc</sup>	۰/۸۳۶ <sup>a</sup>	GI	۱۵۰ کیلوگرم
۰/۹۶۰ <sup>b</sup>	۰/۲۱۴ <sup>cd</sup>	۰/۷۴۶ <sup>b</sup>	GM	

میانگین ها با حروف مشابه در هر ستون، در سطح پنج درصد ( $P < 0/05$ ) اختلاف معنی دار ندارند.

جدول ۶. نتایج تجزیه واریانس سرعت فتوسنتز خالص ( $P_n$ )، تبخیر و تعرق (E) و بازده آب مصرفی (WUE) در گیاه بادام

WUE	$P_n$	E	درجه آزادی	منبع تغییر
۰/۴۴۳	۳۲۳*	۴۶۵۸*	۳	رقم
۰/۰۳۹	۱/۳۲	۷۴۴	۱	فسفر
۳۵/۱**	۲۹۳۰۹**	۷۱۸۰**	۲	میکوریزا
۰/۲۶۴	۷۴/۰	۱۰۷۲	۳	رقم × فسفر
۰/۱۲۰	۲۱۰	۲۲۴۱	۲	فسفر × میکوریزا
۰/۵۵۱	۱۰۵	۱۲۰۸	۶	رقم × میکوریزا
۰/۵۰۷	۱۷۹	۸۵۷	۶	رقم × فسفر × میکوریزا

\* و \*\*: به ترتیب معنی دار در سطح پنج درصد ( $P < 0/05$ ) و ( $P < 0/01$ )

جدول ۷. مقایسه آثار ساده رقم، فسفر و میکوریزا بر سرعت فتوسنتز خالص ( $P_n$ )، تبخیر و تعرق (E) و بازده آب مصرفی (WUE) در گیاه بادام بر حسب میکرو مول بر متر مربع بر ثانیه ( $\mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) (اعداد جدول میانگین ها را نشان می دهند)

WUE	$P_n$	E	سطوح تیمار	تیمار
( $\mu \text{ mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ )	( $\mu \text{ Mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	( $\mu \text{ mol HO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )		
۲/۸۶ <sup>a</sup>	۶۹/۸ <sup>ab</sup>	۲۹۳ <sup>b</sup>	مامایی	
۲/۲۳ <sup>b</sup>	۶۶/۶ <sup>b</sup>	۳۲۴ <sup>a</sup>	ربیع	
۲/۳۴ <sup>b</sup>	۷۵/۷ <sup>a</sup>	۳۲۶ <sup>a</sup>	تلخ	رقم
۲/۴۸ <sup>ab</sup>	۶۷/۳ <sup>b</sup>	۳۲۶ <sup>a</sup>	سفید	
۲/۴۱ <sup>a</sup>	۷۱/۸ <sup>a</sup>	۳۲۱ <sup>a</sup>	۰kg	
۲/۵۹ <sup>a</sup>	۷۱/۵ <sup>a</sup>	۳۱۴ <sup>a</sup>	۱۵۰kg	فسفر
۱/۰۵ <sup>b</sup>	۳۱/۴ <sup>b</sup>	۳۳۷ <sup>a</sup>	شاهد	
۳/۰۷ <sup>a</sup>	۹۰/۰ <sup>a</sup>	۳۱۱ <sup>b</sup>	GI	میکوریزا
۳/۳۴ <sup>a</sup>	۹۳/۶ <sup>a</sup>	۳۰۴ <sup>b</sup>	GM	

میانگین ها با حروف مشابه در هر ستون، در سطح پنج درصد ( $P < 0/05$ ) اختلاف معنی دار ندارند.



قارچ‌های میکوریزا می‌توانند علاوه بر دسترسی آسان به آب موجود در خلل و فرج بسیار ریز خاک که دور از دسترس ریشه‌ها هستند و گسترش شبکه ریشه‌ای گیاه با افزایش رشد ریشه و افزایش سطح جذب گیاه توسط هیف‌های خود (۲۴)، از یک سو باعث افزایش جذب آب موجود در خاک، توسط گیاه همزیست خود شوند و از سوی دیگر با بهبود شرایط رشد و جذب بهتر و بیشتر عناصر غذایی مفید و مناسب برای گیاه و کاهش جذب عناصر غیر مفید مانند سدیم، باعث افزایش تولید ماده خشک در گیاه همزیست گردند (۶ و ۱۲). هم‌زیستی میکوریزی می‌تواند با افزایش غلظت کلروفیل در برگ‌های گیاه بادام و کاهش تبخیر و تعرق توسط آنها، سبب افزایش سرعت فتوستتوز و تثبیت کربن شود، بدون آن‌که تجمع عناصر محلول در آب خاک، مانند سدیم در اندام‌های گیاهی باعث ایجاد تنش شوری و تجمع پرولین گردد (۱۰ و ۲۳). این نکته بسیار حائز اهمیت است، زیرا هدر رفت آب در اثر تعرق از سطح برگ‌ها نه تنها جذب آب از خاک مناطق دچار کمبود آب را افزایش می‌دهد بلکه با ایجاد تنش شوری در گیاه نسبت سدیم به پتاسیم را افزایش می‌دهد (۱۲).

قارچ‌های میکوریزا با افزایش جذب عناصر غذایی مفید و عناصر کم مصرف غیر متحرک در خاک (۲) باعث افزایش تولید ماده خشک در گیاه همزیست و نیز افزایش بازده آب مصرفی می‌شوند. ذکر این نکته ضروری است که کاهش غلظت عناصری مانند آهن و منگنز نیز نمی‌تواند تولید گیاهان دارای رابطه هم‌زیستی با قارچ‌های میکوریزی را کاهش دهد و فتوستتوز را دچار مشکل نماید (۱). احتمالاً کاهش این عناصر یا توسط افزایش جذب عناصر دیگری که قادر به انجام وظیفه آنها در گیاه هستند، جبران می‌شود و یا اصلاً میزان کاهش در غلظت آنها در گیاه همزیست در حدی نیست که بتواند فتوستتوز گیاه را کاهش دهد.

نقش قارچ‌های میکوریزی در افزایش بازده آب مصرفی در شرایط طبیعی که امکان حمله عوامل بیماری‌زا و آفات برای گیاه بسیار زیاد است، از اهمیت بسزایی برخوردار است زیرا نه

این در حالی است که آثار متقابل فسفر  $\times$  میکوریزا و رقم  $\times$  میکوریزا بر سرعت فتوستتوز در برگ‌ها معنی‌دار نبود (جدول ۶). بنابراین نمی‌توان افزایش سرعت فتوستتوز در گیاه بادام همزیست با قارچ میکوریزا را تنها به افزایش جذب فسفر توسط میکوریزا نسبت داد. گونه‌های قارچ استفاده شده در این آزمایش از نظر افزایش سرعت فتوستتوز در گیاه همزیست اختلاف معنی‌دار نشان ندادند (جدول ۷). سرعت فتوستتوز در واحد سطح برگ هر گیاه به عوامل مختلفی مانند میزان کلروفیل، عملکرد فتوسیستم‌ها و شرایط محیطی مانند شدت نور و غلظت  $CO_2$  اتمسفر بستگی دارد (۳). اغلب با افزایش غلظت  $CO_2$  در اتمسفر و افزایش شدت تابش نور، در صورت تأمین آب مورد نیاز برای گیاه در حد بهینه و درجه حرارت متعادل، سرعت فتوستتوز افزایش می‌یابد (۱۳). چنانکه قبلاً اشاره شد شرایط محیطی مانند وضعیت برداشت عناصر غذایی از خاک توسط گیاه و مقدار آب خاک دارای آثار قابل توجهی بر غلظت کلروفیل برگ‌ها و در نتیجه سرعت فتوستتوز می‌باشند. از این رو افزایش سرعت فتوستتوز خالص را می‌توان به افزایش غلظت کلروفیل بر اثر هم‌زیستی قارچ-گیاه نسبت داد (جدول ۴).

نتایج این مطالعه نشان داد که از بین تیمارهای اعمال شده تنها اثر تیمار قارچ بر میزان بازده آب مصرفی (WUE) گیاه معنی‌دار است (جدول ۶). هم‌زیستی میکوریزی توانست بازده آب مصرفی را همانند فتوستتوز در گیاه تا حدود سه برابر افزایش دهد (جدول ۷) بدون این‌که سایر عوامل مانند نوع ژنوتیپ و سطح فسفر خاک دخالت داشته باشند (جدول ۶). با توجه به این‌که کاشت گیاه بادام اکثراً در مناطق نیمه خشک و به صورت دیم انجام می‌شود، افزایش سه برابری بازده مصرف آب می‌تواند سبب افزایش میزان عملکرد این گیاه در شرایط نیمه خشک گردد. افزایش راندمان مصرف آب بر اثر هم‌زیستی قارچ‌های میکوریزا در سایر گیاهان مانند گندم دوروم و علف لاکتوکا ساتیوا (*Lactuca sativa*) نیز گزارش شده است (۹ و ۲۰).

تا حدود ۳ برابر می‌شود که در مناطق خشک و نیمه خشک بسیار حائز اهمیت است و قادر به کاهش آثار مضر تنش‌های رطوبتی و تولید بیش از حد پرولین در اثر تنش شوری می‌باشد (۲۳ و ۱۰). بنابراین کاربرد قارچ‌های میکوریزی به عنوان یکی از کودهای بیولوژیک در بادامستان‌های کشور موجود در اراضی فقیر و آهکی و خزانه‌های تولید نهال بادام امری بسیار ضروری محسوب می‌گردد. این کار ضمن بهبود شرایط رشد و افزایش عملکرد به میزان قابل توجهی از تلفات ناشی از انتقال نهال‌ها از خزانه به باغ‌ها می‌کاهد. هم‌چنین اثر همزیستی میکوریزی بر بهبود بازده آب مصرفی و کاهش تبخیر و تعرق می‌تواند در کشور ما که در مناطق خشک و نیمه خشک جهان واقع است و بیشتر باغ‌های بادام آن دیم هستند، بسیار مهم و مفید باشد.

تنها گیاه را تقویت کرده و در برابر آفات و بیماری‌ها مقاوم‌تر می‌کند، بلکه میزان عملکرد آن را نیز بالا می‌برد.

### نتیجه‌گیری

به طور کلی با توجه به وابستگی ۶۰ درصدی گیاه بادام به برقراری رابطه همزیستی با قارچ‌های میکوریزی (۱) و اثرات مفید این همزیستی بر برخی ویژگی‌های مهم فیزیولوژیکی، مانند غلظت کلروفیل کل (۱۹٪ افزایش) و سرعت فتوسنتز در برگ‌ها (۳ برابر)، میزان و سرعت تثبیت کربن در گیاهان تلقیح شده نسبت به انواع شاهد افزایش می‌یابد (۶ و ۱۲). هم‌چنین سیستم همزیستی میکوریزی با کاهش ۱۰-۸ درصدی میزان تبخیر و تعرق از سطح برگ موجب افزایش بازده آب مصرفی

### منابع مورد استفاده

۱. آقابائی ف. و ف. رئیس و ح. نادیان. ۱۳۸۸. بررسی امکان برقراری رابطه همزیستی اندومیکوریزی در توده‌های بذری چند ژنوتیپ تجاری بادام. مجله علوم و فنون باغبانی ایران ۱۰: ۱۲۷-۱۴۰.
۲. آقابائی ف. و ف. رئیس. ۱۳۸۸. اثر همزیستی میکوریزی بر جذب عناصر غذایی توسط نهال‌های برخی ژنوتیپ‌های تجاری گیاه بادام. یازدهمین کنگره علوم خاک ایران، گرگان.
3. Arp, W.J. 1991. Effects of source-sink relations on photosynthetic acclimation to elevated CO<sub>2</sub>. *Plant, Cell and Environ.* 14: 869-875.
4. Auge, R.M. 2001. Water relations drought and VA mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11:3-42.
5. Calvet, C., J. Pinochet, A. Camprubi and C. Fernandez. 1995. Increased tolerance to the root-lesion nematode *Pratylenchus vulnus* in mycorrhizal micropropagated BA-29 quince rootstock. *Mycorrhiza* 5:253-258.
6. Calvet, C., J. Pinochet, A. Hernandez-Dorrego, V. Estan and A. Camprubi. 2001. Field microplot performance of the peach-almond hybrid GF-677 after inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi in a replant soil infested with root-knot nematodes. *Mycorrhiza* 10:295-300.
7. Calvet, C., V. Estan, A. Camprubi, A. Hernandez-Dorrego, J. Pinochet and M.A. Moreno. 2004. Aptitude for mycorrhizal root colonization in *Prunus* rootstocks. *Scientia Horticulturae* 100:39-49.
8. Demir, S. 2004. Influence of arbuscular mycorrhiza on some physiological growth parameters of pepper. *Turk. J. Biol.* 28:85-90.
9. Eissenstat, D.M., J.H. Graham, J.P. Syvertsen and D.L. Drouillard. 1993. Carbon economy of sour orange in relation to mycorrhizal colonization and phosphorus status. *Ann. Bot.* 71:1-10.
10. Feng, G., F.S. Zhang, X.L. Li, C.Y. Tian and C. Tang. 2002. Improved tolerance of maize plants to salt stress by arbuscular mycorrhiza is related to higher accumulation of soluble sugars in roots. *Mycorrhiza* 12:185-190.
11. Ghazi, N. Al-Karaki. 1998. Benefit, cost and water-use efficiency of arbuscular mycorrhizal durum wheat grown under drought stress. *Mycorrhiza* 8:41-45.
12. Ghollarata, M. and F. Raiesi. 2007. The adverse effects of soil salinization on the growth of *Trifolium alexandrinum* L. and associated microbial and biochemical properties. *Soil Biol. and Biochem.* 39:1699-1702.
13. Ham, J.M. and A.K. Knapp. 1998. Fluxes of CO<sub>2</sub>, water vapor, and energy from a prairie ecosystem during the seasonal transition from carbon sink to carbon source. *Agric. and Forest Meteorol.* 89:1-14.
14. Hendry, G.A.F. and A.H. Price. 1993. Stress indicators: chlorophylls and carotenoids. *In: Hendry, G.A.F. and J.P. Grime. (Eds.), Methods in Comparative Plant Ecology*, Chapman and Hall, London.

15. Mediavilla, S., A. Escudero and H. Heilmeyer. 2002. Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: interspecific and intraspecific comparisons. *Tree Physiol.* 21:251–259.
16. Morte, A., C. Lovisolo and A. Schubert. 2000. Effect of drought stress on growth and water relations of the mycorrhizal association *Helianthemum almeriense-Terfezia clavaryi*. *Mycorrhiza* 10:115–119.
17. Nylund, J.E. and H. Wallander. 1989. Effects of ectomycorrhiza on host growth and carbon balance in a semi-hydroponic cultivation system. *New Phytol.* 112:389–398.
18. Raiesi, F. and M. Ghollarata. 2006. Interactions between phosphorus availability and an AM fungus (*Glomus intraradices*) and their effects on soil microbial respiration, biomass and enzyme activities in a calcareous soil. *Pedobiologia* 50:413–425.
19. Rabie, G.H. 2005. Influence of arbuscular mycorrhizal fungi and kinetin on the response of mungbean plants to irrigation with seawater. *Mycorrhiza* 15:225–230.
20. Reid, C.P.P., F.A. Kidd and S.A. Ekwebelam. 1983. Nitrogen nutrition, photosynthesis and carbon allocation in ectomycorrhizal pine. *Plant and Soil* 71:415–432.
21. Roldan-Fagardo, B.E., J.M. Barea, J.A. Ocampo and C. Azcon-Aguilar. 1982. The effect of season on VA mycorrhiza of the almond tree and of phosphate fertilization and species of endophyte on its mycorrhizal dependency. *Plant and Soil* 68:361–367.
22. Rousseau, J.V.D. and C.P.P. Reid. 1990. Effects of phosphorus and ectomycorrhizas on the carbon balance of loblolly pine seedlings. *Forest Sci.* 36:101-112.
23. Ruiz-Lozano, J.M., R. Azcon and M. Gomez. 1996. Alleviation of salt stress by arbuscular-mycorrhizal *Glomus* species in *Lactuca sativa* plants. *Physiologia Plantarum* 98:767–772.
24. Smith, S.E. and D.J. Read. 1997. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, San Diego, CA.
25. Wright, D.P., J.D. Scholes and D.J. Read. 1998. Effects of VA mycorrhizal colonization on photosynthesis and biomass production of *Trifolium repens* L., *Plant, Cell and Environ.* 21:209–216.