

ارتباط قارچ‌های هم‌زیست اندوفایت با زودرسی و صفات وابسته به آن در گیاه فسکیوی بلند (*Festuca arundinacea* Schreb.) و فسکیوی مرتعی (*Festuca pratensis* Huds.)

آفاق‌فخر میرلوحی، محمد رضا سبزیعلیان و محمد حسین اهتمام^۱

چکیده

به منظور بررسی نقش قارچ‌های هم‌زیست اندوفایت (*Neotyphodium coenophialum*) در القای زودرسی، چهار ژنوتیپ فسکیوی بلند و دو ژنوتیپ فسکیوی مرتعی در این آزمایش استفاده گردید. پس از انتخاب گیاهان سازگار با قارچ هم‌زیست اندوفایت، پنجه‌های هر ژنوتیپ به دو قسمت تقسیم شد و قارچ اندوفایت در یک بخش از پنجه‌ها با استفاده از مخلوط قارچ کش پروپیکونازول و فولیکور حذف گردید. پنجه‌های جدید از گیاهان حاوی اندوفایت و بدون اندوفایت هر ژنوتیپ، در قالب یک طرح بلوک کامل تصادفی درسه تکرار در مزرعه کشت گردیدند. صفات تعداد روز تا ظهور اولین خوشه، تعداد روز تا ۵۰ درصد گرده‌افشانی، تعداد روز تا شروع رسیدگی فیزیولوژیک، تعداد خوشه در هر هفته، وزن کل بذر تولید شده، وزن بذر خالص و وزن بذر پوک در هر دو هفته یک بار روی این گیاهان اندازه‌گیری شدند. نتایج نشان داد که قارچ‌های اندوفایت قادرند ظهور خوشه، شروع رسیدگی و میزان عملکرد مرحله‌ای بذر را در گیاه فسکیوی بلند و فسکیوی مرتعی افزایش دهند. قارچ‌های اندوفایت به طور متوسط ظهور اولین خوشه را ۲ روز جلو انداختند. هم‌چنین قارچ‌های هم‌زیست اندوفایت، تاریخ ۵۰ درصد گرده‌افشانی و تاریخ شروع رسیدگی فیزیولوژیک را کاهش دادند. تعداد خوشه گیاهان حاوی اندوفایت نیز در هر هفته به صورت معنی دار بیشتر از گیاهان بدون اندوفایت بود. بررسی میزان عملکرد مرحله‌ای بذر گیاهان حاوی اندوفایت و بدون اندوفایت که برای هر دو هفته به صورت جداگانه انجام شد، نشان داد که قارچ‌های هم‌زیست اندوفایت هم‌زمان میزان کل بذر در هر مرحله، میزان بذر خالص و نیز میزان بذر پوک و بقایا را افزایش می‌دهند. ظاهراً افزایش بذر خالص، نشان دهنده برخی تغییرات فیزیولوژیک از جمله تغییرات احتمالی هورمون‌ها در گیاه است که شرایط بهتر دانه‌بندی را فراهم می‌کند. بدین ترتیب براساس تحقیق حاضر به نظر می‌رسد که قارچ‌های هم‌زیست اندوفایت قادر باشند منجر به القای زودرسی در گیاه فسکیوی بلند و فسکیوی مرتعی گردند.

واژه‌های کلیدی: اندوفایت، زودرسی، فسکیوی بلند، فسکیوی مرتعی

مقدمه

قارچ‌هایی از رده آسکومایست شناخته شده است (۲، ۶ و ۹)، که این قارچ‌ها قبلاً به عنوان پارازیت‌های گیاهان علفی، تلقی می‌شدند (۱۶). گیاه فسکیوی بلند، اولین گیاهی بود که این

هم‌زیستی لگوم- ریزوبیوم شناخته شده‌ترین رابطه هم‌زیستی گیاه- میکروارگانیزم است. هم‌زیستی دیگری بین گیاه و

۱. به ترتیب دانشیار، دانشجوی دکتری و مربی زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه صنعتی اصفهان

همزیستی در آن مورد مطالعه قرار گرفت. این گیاه یکی از مهم‌ترین گیاهان سردسیری در ایالات متحده آمریکا می‌باشد که در سطحی معادل ۱۴ میلیون هکتار کشت می‌شود (۵). در سال ۱۹۷۷، بیکون و همکاران (۳) حضور این قارچ را در گیاه فسکیوی بلند به عنوان عامل بیماری در دام‌های چرا کننده مطرح کردند. این قارچ همزیست، ابتدا با نام *Epichloe typhina* و سپس به عنوان *Acronium coenophialum* شناسایی شد (۱۴). البته در سال ۱۹۹۶ گلن و همکاران (۱۲)، براساس تفاوت‌های خاص این گونه‌های همزیست با سایر گونه‌های جنس *Acronium*، گونه‌های همزیست را در جنس *Neotyphodium* قرار دادند. در طی تحقیقات بعدی مشخص شد که همزیستی این قارچ با گیاه میزبان از نوع نفع متقابل بوده، قارچ همزیست منجر به افزایش رشد گیاه، بازداشتن تغذیه حشرات و حیوانات از گیاه و تحمل به خشکی گیاه می‌شود و در عوض قارچ مواد غذایی را از گیاه دریافت می‌کند، در درون گیاه تکثیر می‌یابد و از طریق بذر به نسل بعدی گیاه منتقل می‌شود (۱، ۹ و ۲۰).

این قارچ به صورت بین سلولی در غلاف برگ و ساقه گیاه حداکثر تراکم را دارد و در شرایط خاصی وارد برگ می‌شود ولی در شرایط طبیعی هرگز درون ریشه دیده نشده است. با این حال بسیاری از خصوصیات مطلوب خود را از طریق تأثیر بر ریشه‌ها اعمال می‌کند. یکی از خصوصیات مطلوب زراعی که توسط قارچ‌های اندوفایت تحت تأثیر قرار می‌گیرد، عملکرد علوفه و بذر گیاه می‌باشد. کلی بیان نمود که گیاهان فسکیوی حاوی اندوفایت تولید پنجه و وزن خشک بیشتری نسبت به گیاهان بدون اندوفایت داشتند (۸). دی باتیستا و همکاران هم نتیجه گرفتند که اندوفایت در رقم Kentucky31 باعث افزایش میزان علوفه و در رقم Georgia-Jesup منجر بر کاهش میزان علوفه می‌شود (۱۱). در آزمایش مذکور، محققین بر اثر متقابل ژنوتیپ گیاهی و اندوفایت تأکید نمودند. در سال ۱۹۸۵، سیگل گزارش نمود که اندوفایت در عملکرد بذر رقم فستوکای کنی

تأثیری ندارد. ولی کلی (۸)، میزان بذر بیشتری را در گیاهان حاوی اندوفایت رقم Kentucky31 گزارش نمود. در سال ۱۹۹۰، رایس و همکاران (۱۸)، اثر اندوفایت را بر عملکرد و اجزای عملکرد گیاهان فسکیوی بلند با استفاده از ۱۰ کلون فسکیوی بلند مورد بررسی قرار دادند. نتایج و داده‌ها برای یک سال بیانگر تأثیر مثبت قارچ همزیست اندوفایت بر صفات وزن کل دانه، وزن صد دانه، تعداد بذر در گیاه، تعداد بذر در خوشه و تعداد خوشه در گیاه بود. همین محققین در آزمایش دیگری (۱۸) با استفاده از ۲۹ کلون و در طی دو سال نتایج تقریباً مشابهی به دست آوردند. نتایج این تحقیقات نشان داد که قارچ همزیست اندوفایت اثر مثبت بر افزایش تولید بذر گیاهان میزبان دارد. افزایش عملکرد بذر در گیاهان حاوی اندوفایت می‌تواند به دلایل مختلف صورت پذیرد. از جمله افزایش عملکرد بذر در نتیجه درصد بیشتر پر کردن بذر در گیاهان حاوی اندوفایت و کاهش میزان پوکی باشد (۸). شواهد دیگری حاکی از تأثیر مثبت قارچ‌های اندوفایت در تولید هورمون‌های گیاهی به‌ویژه اکسین است (۱۰ و ۱۷). بنابراین حضور قارچ‌های اندوفایت در مریستم زایشی گیاهان میزبان می‌تواند تمایز در آن ناحیه و تولید بذر را نیز تحت تأثیر قرار دهد. همچنین اثر متقابل قارچ اندوفایت با گیاه میزبان از نظر صفات مختلف، دقت و توجه بیشتری را در تحقیقات می‌طلبد، بدین مفهوم که احتمالاً همه قارچ‌های اندوفایت منجر به برتری گیاهان آلوده نسبت به گیاهان غیر آلوده نمی‌شوند. به نظر می‌رسد تأثیر مثبت قارچ‌های اندوفایت بستگی به ژنوتیپ میزبان و ژنتیک اثر متقابل با میزبان دارد. بیکون به نقل از آراچوالتا (۱) در مزرعه مشاهده نموده است که گیاهان حاوی اندوفایت تا دو هفته نسبت به کلون‌های بدون اندوفایت زودرسی داشته‌اند. بنابراین به نظر می‌رسد که قارچ اندوفایت می‌تواند با تأثیر بر برخی مکانیسم‌های نموی گیاه، فرایندهای گیاهی را به نحوی تغییر دهد که منجر به تنظیم زمان یا تغییر زمان رسیدگی و کوتاه کردن دوره رشد گیاهی گردد.

۸۳ از گونه گیاهی *Festuca arundinacea* Schreb. و توده ۶۰ از گونه گیاهی *Festuca pratensis* Huds. می‌باشند.

کشت بذره‌های حاوی اندوفایت و تعیین سازگاری قارچ با گیاهان میزبان

برای تعیین حضور قارچ‌های اندوفایت در بذر توده‌های گیاهی جمع‌آوری شده از روش پیشنهادی توسط ساها و همکاران (۱۹) استفاده گردید. بذره‌های هر توده به تعداد ۲۰ تا ۵۰ بذر و به صورت مجزا به مدت ۱۲ تا ۱۶ ساعت در محلول قلیایی رنگ رزبنگال قرار گرفتند. وقتی بذرها به میزان کافی له شدگی داشتند، با آب جاری، شست و شو گردیده و به مدت ۳ تا ۶ ساعت در محلول آبکی رزبنگال قرار گرفتند تا رنگ آمیزی کامل گردد. بذره‌های رنگ‌آمیزی شده سپس روی لام اسکواش گردیده و با عدسی $\times 400$ در زیر میکروسکوپ مورد مشاهده قرار گرفتند. پس از اطمینان از حضور اندوفایت در توده‌های مورد نظر، بذره‌های هر توده به صورت مجزا و در سه تکرار در گلدان‌های متوسط 20×15 سانتی متری حاوی خاک سبک لومی - رسی کشت شدند. سه ماه پس از رشد گیاهان و تولید پنجه کافی، از غلاف‌های گیاه رشد یافته هر توده نمونه‌برداری صورت گرفت و به روش ساها و همکاران (۱۹) بررسی شدند. برای رنگ آمیزی غلاف برگ تازه، اپیدرم داخلی برگ برداشته شد و روی لام میکروسکوپی قرار گرفت. یک تا دو قطره محلول استاندارد (محلول استاندارد حاوی $0/5$ گرم رنگ رزبنگال در 100 میلی لیتر الکل 5 درصد است) روی نمونه گذاشته شد و 30 تا 60 ثانیه بعد که رنگ جذب بافت غلاف گردید، نمونه‌ها با یک لامل پوشانیده شد. رنگ اضافی با دستمال کاغذی حذف گردید و نمونه‌ها با بزرگنمایی $\times 400$ در زیر میکروسکوپ مشاهده شدند. قارچ‌های اندوفایت به صورت موازی با آوندهای غلاف برگ مشاهده شدند. معمولاً قارچ‌های اندوفایت زمانی که با گیاهان میزبان سازگارند، دارای تراکم هیف بالایی در گیاه میزبان و بخصوص در غلاف برگ هستند و کمترین مقدار حرکت عرضی را دارند و بریده بریده نیز دیده

و ان‌سان‌فورد (۲۱)، بیان کرد که تاریخ خوشه‌دهی لزوماً معیار دقیقی برای زودرسی در گندم نیست. او نتیجه‌گیری کرد که انتخاب برای تاریخ گرده‌افشانی زودتر حتی ممکن است باعث رسیدگی دیرتر گردد. به همین منظور، سرعت رشد دانه و دوره پرشدن کوتاه‌تر دانه به عنوان صفات جایگزین برای اصلاح زودرسی معرفی شده‌اند (۴، ۱۵ و ۲۱). با این حال این صفات به راحتی قابل اندازه‌گیری نیستند و تاریخ گرده‌افشانی و تاریخ سنبله دهی می‌تواند راحت‌تر اندازه‌گیری شوند. می و وان‌سان‌فورد (۱۳) گزارش کردند که هم‌بستگی تاریخ سنبله دهی و تاریخ رسیدگی فیزیولوژیک در گندم می‌تواند بالا ($r = 0/84$) باشد، بنابراین می‌توان از صفت تاریخ خوشه‌دهی نیز برای افزایش زودرسی استفاده نمود. هر چند تاکنون گزارشی مبنی بر اثر القایی اندوفایت بر زودرسی گیاه منتشر نشده است اما با توجه به نقش این قارچ هم‌زیست در تغییرات مرفولوژیک و فیزیولوژیک که تغییر تعادل هورمونی از جمله مهم‌ترین آنهاست (۱۰)، القای زودرسی در گیاه نیز بعید به نظر نمی‌رسد. درک اهمیت قارچ هم‌زیست اندوفایت در القای زودرسی می‌تواند راه‌گشای استفاده‌های آینده از این هم‌زیستی در گیاهان علوفه‌ای و احتمالاً زراعی باشد.

در تحقیق حاضر، مجموعه‌ای از صفات مرتبط با زودرسی در بذر گیاه فسکیوی بلند و فسکیوی مرتعی مد نظر قرار گرفته است و به مقایسه این صفات از نظر تولید میزان بذر و تأثیر قارچ هم‌زیست اندوفایت پرداخته خواهد شد.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی مورد استفاده در این تحقیق، شامل سه ژنوتیپ گیاهی از توده ۷۵ (۷۵A، ۷۵B و ۷۵C)، یک ژنوتیپ از توده ۸۳ (۸۳) و دو ژنوتیپ از توده ۶۰ (۶۰A و ۶۰B) بودند. این سه توده به ترتیب از رویشگاه طبیعی این گیاهان در کامیاران کردستان، فریمان خراسان و بروجن استان چهارمحال و بختیاری، جمع‌آوری گردیده‌اند و هم‌اکنون در بانک ژن ایستگاه تحقیقاتی شهید فزوه اصفهان نگهداری می‌شوند. دو توده ۷۵ و

نمی‌شوند (۷). با توجه به این خصوصیات و بررسی گیاهان مختلف از هر توده، سه ژنوتیپ از توده ۷۵، یک ژنوتیپ از توده ۸۳ و دو ژنوتیپ از توده ۶۰ انتخاب گردیدند. ژنوتیپ‌های انتخاب شده از طریق جداسازی پنجه‌ها در گلدان‌های مجزا و در سه تکرار کلون گردیده و در گلخانه نگهداری شدند.

تکثیر گیاهان حاوی اندوفایت و بدون اندوفایت

برای تولید گیاهان حاوی اندوفایت و بدون اندوفایت از یک ژنوتیپ گیاهی یکسان، لازم بود به طریقی، قارچ اندوفایت از یک دسته از کلون‌های یک ژنوتیپ حذف گردد. بدین منظور ابتدا پنجه‌های موجود در هر گلدان مربوط به یک ژنوتیپ به دو قسمت تقسیم گردید و سپس یک قسمت توسط مخلوط دو قارچ کش پروپیکونازول و فولیکور، اسپری گردید. قارچ کش پروپیکونازول با غلظت ۲ گرم ماده موثره در لیتر و فولیکور با غلظت یک میلی‌لیتر در لیتر مخلوط شدند. اسپری کردن پنجه‌های مورد تیمار، دوبار در هر هفته و به مدت دو هفته در حد خیس کردن برگ‌ها و غلاف برگ‌ها بود. دو هفته پس از آخرین اسپری کردن، گیاهان مورد تیمار مورد بررسی مجدد برای تعیین حضور اندوفایت قرار گرفتند و مشخص شد که اندوفایت به طور کامل از گیاهان تیمار شده، حذف شده است. گیاهان تیمار شده و تیمار نشده هر ژنوتیپ در کرت‌های مجزای کنار هم در مزرعه کشت گردیدند. خاک کرت‌ها رسی بود و هنگام کاشت به هر کرت با ابعاد $1/5 \times 2$ متر مربع، ۱۰ کیلو گرم، کود دامی پوسیده و ۲۵ کیلوگرم ماسه اضافه گردید. پنجه‌های جدید از گیاهان حاوی اندوفایت و بدون اندوفایت هر ژنوتیپ به گلدان‌های متوسط 15×20 سانتی متری حاوی خاک لومی - رسی منتقل شدند و در گلخانه نگهداری گردیدند. در زمستان سال ۱۳۸۱، گیاهان حاوی اندوفایت و بدون اندوفایت هر ژنوتیپ به صورت آزمایش فاکتوریل در قالب یک طرح بلوک کامل تصادفی در سه تکرار در مزرعه کشت گردیدند. تیمارها شامل ۶ ژنوتیپ و دو حالت حاوی اندوفایت و بدون اندوفایت بود و جمعاً ۱۲ تیمار ترکیب ژنوتیپ-

اندوفایت در هر تکرار قرار گرفت. پلات‌ها با ابعاد $1/5 \times 1/5$ متر بود به طوری که در هر پلات، ۶ بوته (هر بوته حاوی ۵ پنجه بود) کشت گردید. خاک مزرعه از نوع لومی - رسی بود که قبل از کشت به هر یک از پلات‌ها به اندازه مساوی کود آلی و ماسه اضافه گردید. مزرعه به طور معمول، هفته‌ای یک بار آبیاری گردید و پس از استقرار گیاه و شروع سیکل زایشی گیاه، اطلاعات مورد نظر از گیاهان یادداشت گردید. یادداشت برداری از صفات مصادف با بهار و تابستان سال ۱۳۸۲ بود.

صفات مورد بررسی و تجزیه آماری داده‌ها

صفات مورد بررسی در این تحقیق شامل تعداد روز از اول فروردین تا ظهور اولین خوشه، تعداد روز تا ۵۰ درصد گرده‌افشانی از اول فروردین، تعداد روز تا شروع رسیدگی فیزیولوژیک (ابتدای خمیری نرم)، طول نهایی ساقه گلده در زمان رسیدگی بذر، وزن کل بذر تولید شده، وزن خالص بذر و وزن مقدار بذر پوک و بقایا در هر دو هفته یک بار بود. در پایان اطلاعات به دست آمده توسط نرم‌افزارهای SAS و MSTATC مورد تجزیه و تحلیل آماری قرار گرفتند.

نتایج و بحث

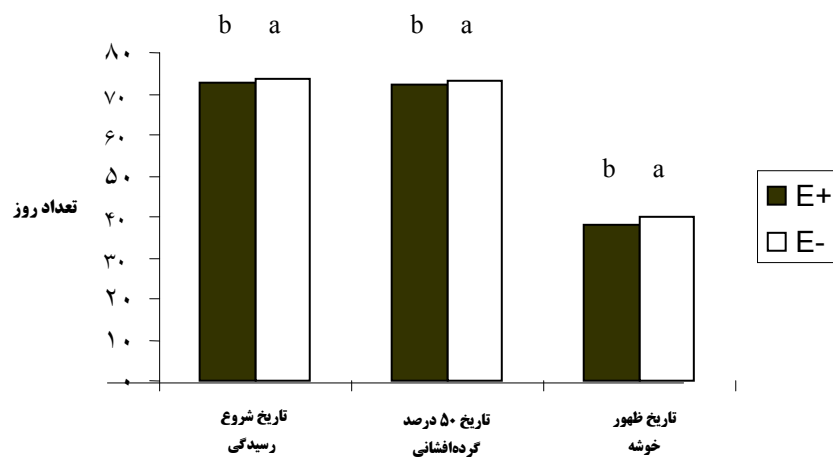
تاریخ خوشه‌دهی

قارچ‌های اندوفایت منجر به ظهور زودتر خوشه در گیاهان گردیدند (جدول ۱). با این حال اختلاف بین گیاهان حاوی اندوفایت و بدون اندوفایت تنها ۲ روز بود (شکل ۱). هم‌چنین ژنوتیپ‌های مختلف نیز از نظر زودرسی متفاوت بودند و ژنوتیپ ۷۵C زودرس‌ترین (۳۰ روز) و ژنوتیپ ۶۰B دیررس‌ترین (۴۷ روز) ژنوتیپ‌ها بودند. ژنوتیپ‌های ۷۵A و ۷۵B اختلافی از نظر زودرسی نداشتند و در رتبه دوم پس از ژنوتیپ ۷۵C از نظر زودرسی قرار داشتند. مقایسه میانگین ترکیبات تیماری نشان داد که در میان ژنوتیپ‌های مختلف، ژنوتیپ ۸۳، بیشترین اختلاف بین گیاهان حاوی اندوفایت و بدون اندوفایت با ۶ روز اختلاف در تاریخ خوشه‌دهی را

جدول ۱. جدول تجزیه واریانس مربوط به صفات مختلف زودرسی و اثر منابع مختلف

میانگین مربعات			درجه آزادی	منبع تغییرات
تاریخ ظهور خوشه	تاریخ ۵۰ درصد گرده‌افشانی	تاریخ شروع رسیدگی فیزیولوژیک		
۲۳۸/۱۷۷**	۱۵۰۸/۵۸**	۸۵۴/۳۳**	۵	ژنوتیپ
۲۱/۷۸**	۴/۶۹**	۶/۲۵**	۱	اندوفایت
۹/۴۴**	۱۱/۱۶**	۱۳/۱۲**	۵	ژنوتیپ × اندوفایت
۰/۷۸	۰/۵۱	۰/۷۳۵	۲۲	خطا

** : معنی دار در سطح احتمال ۱ درصد



E+ به مفهوم حاوی اندوفایت و E- به مفهوم بدون اندوفایت است.

شکل ۱. مقایسه میانگین صفات مرتبط با زودرسی در گیاهان حاوی اندوفایت و بدون اندوفایت

میانگین تنها یک روز بود (شکل ۱). در اینجا ژنوتیپ ۸۳ که از نظر تاریخ ظهور خوشه حالت حد وسطی داشت، دیرتر از بقیه ژنوتیپ‌ها به تاریخ ۵۰ درصد گرده‌افشانی رسید و ژنوتیپ ۷۵C از نظر تاریخ ۵۰ درصد گرده‌افشانی نیز از سایر ژنوتیپ‌ها جلوتر بود. ژنوتیپ‌های ۷۵A و ۷۵B مشترکاً در رتبه بعدی قرار داشتند. مقایسه میانگین ترکیبات تیماری ژنوتیپ و اندوفایت هم نشان داد که در ژنوتیپ ۶۰A و ۷۵C بیشترین اختلاف بین گیاهان حاوی اندوفایت و بدون اندوفایت از این نظر وجود داشت ولی این اختلاف به صورتی بود که در ژنوتیپ ۶۰A گیاهان حاوی اندوفایت ۴ روز زودتر به ۵۰ درصد گرده‌افشانی

داشت. در مقابل ژنوتیپ‌های ۶۰B و ۷۵C از این نظر هیچ اختلافی نشان ندادند (جدول ۲). با توجه به اینکه قارچ‌های اندوفایت تعادل هورمونی گیاه را تغییر می‌دهند (۱۰) به نظر می‌رسد این عامل در پیش انداختن تاریخ خوشه دهی مؤثر باشد. با این حال تحقیقات بیشتری برای درک این موضوع مورد نیاز است.

تاریخ ۵۰ درصد گرده افشانی

از نظر تاریخ ۵۰ درصد گرده‌افشانی نیز اثر حضور اندوفایت و اثر ژنوتیپ‌های مختلف معنی‌دار بود (جدول ۱). با این حال اختلاف بین گیاهان حاوی اندوفایت و بدون اندوفایت به طور

جدول ۲. مقایسه میانگین ترکیبات تیماری ژنوتیپ × اندوفایت در بررسی صفت تاریخ خوشه‌دهی، تاریخ ۵۰ درصد گرده افشانی و تاریخ شروع رسیدگی

ژنوتیپ	اندوفایت	تاریخ خوشه دهی (روز)	تاریخ ۵۰ درصد گرده افشانی (روز)	تاریخ شروع رسیدگی (روز)
۶۰A	E+	۴۴ ^b	۸۱ ^d	۸۳ ^{bc}
	E-	۴۶ ^a	۸۵/۳ ^c	۸۵/۳ ^a
۶۰B	E+	۴۷ ^a	۸۲/۳ ^d	۸۳ ^{bc}
	E-	۴۷ ^a	۸۵/۳ ^c	۸۳/۷ ^{bc}
۷۵A	E+	۳۶ ^d	۶۴/۳ ^e	۶۳ ^f
	E-	۳۶ ^d	۶۳ ^e	۶۶ ^e
۷۵B	E+	۳۶ ^d	۶۳ ^e	۶۶ ^e
	E-	۳۷/۳ ^d	۶۳ ^e	۶۸ ^d
۷۵C	E+	۳۰ ^e	۵۱ ^f	۵۹ ^g
	E-	۲۹/۷ ^e	۴۸ ^g	۵۴ ^h
۸۳	E+	۳۶ ^d	۸۹/۶ ^b	۸۲ ^c
	E-	۴۲/۳ ^c	۹۱/۰ ^a	۸۴ ^{ab}

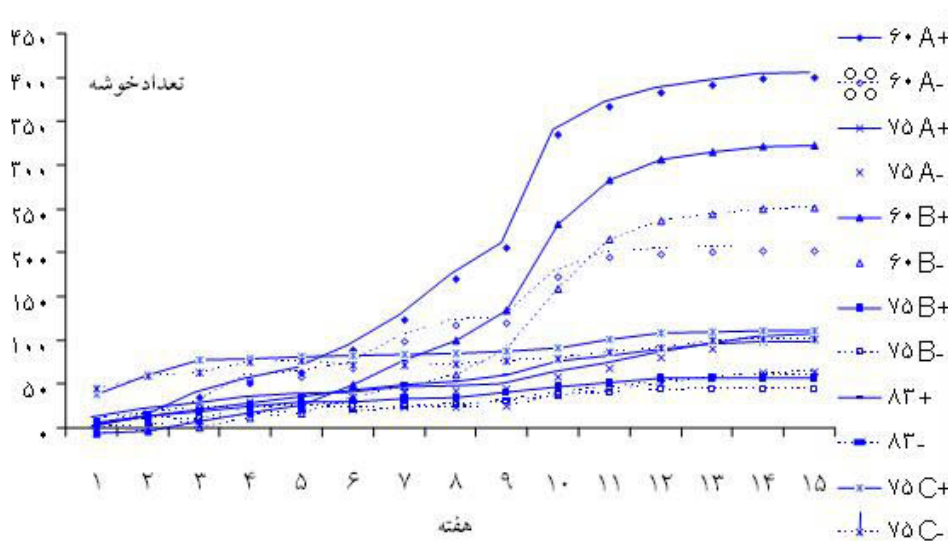
میانگین‌های دارای حرف مشترک از نظر آماری در سطح ۵ درصد اختلاف معنی‌دار ندارند.

اند که قارچ اندوفایت در برخی ژنوتیپ‌ها تأثیر مثبتی در خصوصیات زایشی گیاه نشان نداده است.

تاریخ شروع رسیدگی فیزیولوژیک

از نظر تاریخ شروع رسیدگی فیزیولوژیک نیز اختلاف بین گیاهان حاوی اندوفایت و بدون اندوفایت به طور متوسط کمتر از یک روز بود، با این وجود اثر متقابل بین گیاهان ژنوتیپ‌های مختلف و حضور اندوفایت از نظر آماری معنی‌دار بود (جدول ۱). بیشترین اختلاف بین گیاهان حاوی اندوفایت و بدون اندوفایت در ژنوتیپ ۷۵A با اختلاف ۳ روز بود و در ژنوتیپ ۷۵C نیز گیاهان بدون اندوفایت مجدداً ۵ روز زودتر به تاریخ شروع رسیدگی فیزیولوژیک رسیدند (جدول ۲). در میان ژنوتیپ‌های مختلف نیز، ژنوتیپ ۶۰A دیرتر و ژنوتیپ ۷۵C

رسیدند ولی در ژنوتیپ ۷۵C، گیاهان بدون اندوفایت ۳ روز زودتر به تاریخ ۵۰ درصد گرده‌افشانی رسیدند (جدول ۲). بنابراین به نظر می‌رسد تاریخ ظهور خوشه زودتر لزوماً منجر به تاریخ ۵۰ درصد گرده‌افشانی زودتر نمی‌شود. از طرف دیگر معمولاً اختلاف در تاریخ ۵۰ درصد گرده‌افشانی کمتر از اختلاف در ظهور خوشه در میان گیاهان حاوی اندوفایت و بدون اندوفایت است. ژنوتیپ ۷۵C نیز ظاهراً از روند کلی اثر مثبت قارچ اندوفایت در زودرسی پیروی نمی‌کند. ژنوتیپ‌هایی با اثر متناقض اندوفایت در گزارش‌های دیگر مربوط به خصوصیات زایشی و رویشی گیاه نیز مشاهده شده است. به طور مثال دی باتیستا و همکاران (۱۱) گزارش کرده‌اند که در واریته فسکیوی بلند (Georgia-jesup) اندوفایت منجر به کاهش رشد می‌شود و یا رایس و همکاران (۱۸) گزارش کرده



شکل ۲. تعداد خوشه گلده گیاهان حاوی اندوفایت و بدون اندوفایت در ژنوتیپ‌های مختلف (+ حاوی اندوفایت و - بدون اندوفایت از هر ژنوتیپ است).

تاریخ‌های دوم، هفتم و هشتم معنی‌دار بود. به طور کلی اثرات متقابل نشان دادند که با گذشت زمان و نزدیک شدن به تاریخ رسیدگی اختلاف بین گیاهان حاوی اندوفایت و بدون اندوفایت از نظر تعداد خوشه گلده بیشتر می‌شود (شکل ۲). به نظر می‌رسد قارچ اندوفایت در گیاهانی که خود پتانسیل بالایی از نظر صفت تعداد خوشه گلده دارند، تأثیر بیشتری دارد. برای مثال ژنوتیپ‌های $60A^-$ و $60B^-$ در حالت بدون اندوفایت هم پتانسیل بالایی برای تعداد خوشه گلده دارند و در همین ژنوتیپ‌ها بیشترین اختلاف بین گیاهان حاوی اندوفایت و بدون اندوفایت نیز وجود دارد. بنابراین، احتمال می‌رود که قارچ اندوفایت عموماً به صورت یک افزایش دهنده (Enhancer) صفت عمل می‌کند.

میزان عملکرد مرحله‌ای (دو هفته‌ای) بذر

بررسی میزان عملکرد مرحله‌ای بذر گیاهان حاوی اندوفایت و بدون اندوفایت که برای هر دو هفته به صورت جداگانه انجام شد نشان داد که قارچ‌های هم‌زیست اندوفایت هم‌زمان میزان کل بذر در هر مرحله، میزان بذر خالص و نیز میزان بذر پوک و بقایا را افزایش می‌دهند. طی ۵ مرحله اندازه‌گیری و محاسبه

زودتر از سایر ژنوتیپ‌ها به تاریخ شروع رسیدگی فیزیولوژیک رسیدند. با وجود این که هیچ گزارشی از اثر قارچ‌های اندوفایت بر رسیدگی فیزیولوژیک بذر در منابع وجود ندارد ولی ممکن است تغییرات هورمونی و تأثیر آن بر انتقال مواد غذایی دانه در رسیدگی زودتر گیاهان حاوی اندوفایت مؤثر باشد.

تعداد خوشه گلده (به صورت هفتگی) تجمعی

تعداد خوشه گلده به صورت تجمعی و به صورت هفتگی و جمعاً ۱۵ هفته شمارش گردید. اثر اندوفایت در این صفت به جزء تاریخ اول شمارش در بقیه هفته‌ها معنی‌دار بود. همان‌طوری که انتظار می‌رود به دلیل اثر تجمعی صفت، بیشترین اختلاف بین گیاهان حاوی اندوفایت و بدون اندوفایت در هفته پانزدهم شمارش مشاهده گردید. در میان ژنوتیپ‌ها نیز تا تاریخ ششم شمارش، ژنوتیپ $75C$ بیشترین تعداد خوشه و ژنوتیپ $60B$ کمترین تعداد خوشه را داشتند و از آن پس تا تاریخ پانزدهمین شمارش، ژنوتیپ $60A$ واجد بیشترین تعداد خوشه در پلات (۳۰۶/۸) و ژنوتیپ $75B$ دارای کمترین تعداد خوشه در پلات (۵۶/۸) بودند. میانگین مربعات اثرات متقابل ژنوتیپ \times اندوفایت نیز در همه تاریخ‌های شمارش به جز

جدول ۳. تجزیه واریانس مربوط به صفات میانگین بذر پوک، میانگین بذر خالص و میانگین کل بذر در سه مرحله اول، سوم و پنجم نمونه گیری و اثر منابع مختلف

میانگین مربعات									درجه آزادی	منبع تغییرات
میانگین کل بذر			میانگین بذر خالص			میانگین بذر پوک				
دو هفته اول	دو هفته سوم	دو هفته پنجم	دو هفته اول	دو هفته سوم	دو هفته پنجم	دو هفته اول	دو هفته سوم	دو هفته پنجم		
۶۱/۷۴ **	۸/۳۹ **	۴۱۴/۲۹**	۰	۲/۴۷ **	۱۹۸/۹۶**	۶۱/۷۴ **	۱۵ **	۴۰/۵۳ **	۵	ژنوتیپ
۱۵/۱۰ **	۳۵/۸۲ **	۱۱/۰۸**	۰	۳/۱۰ **	۴/۸۶*	۱۵/۱۰ **	۱۷/۸۴**	۱/۳۱ *	۱	اندوفایت
۵/۲**	۷/۷۶ **	۳/۶۹ ^{ns}	۰	۱/۸۵ **	۱۰/۱۵**	۵/۲**	۴/۴۳ **	۳/۰۳ **	۵	ژنوتیپ × اندوفایت
۰/۵۵	۰/۲۲	۱/۵۵	۰	۰/۰۵۳	۱/۲۴	۰/۵۵	۰/۳۷	۰/۲۴	۲۴	خطا

اندوفایت بر میزان کل بذر تولید شده و نیز میزان بذر پوک و بقایا بیش از اثر روی میزان بذر خالص بوده است. با این حال در میان هفته‌های مورد بررسی نیز، اثر قارچ هم‌زیست اندوفایت در دو هفته دوم و در دو هفته سوم در میزان تولید بذر خالص بیشتر بوده است. بنابراین قارچ هم‌زیست اندوفایت علاوه بر این که در هر مرحله، عملکرد بذر بیشتری را نسبت به گیاهان بدون اندوفایت ایجاد می‌نماید، دوام تولید بذر بیشتری را در گیاهان حاوی اندوفایت نسبت به گیاهان بدون اندوفایت فراهم می‌کند. این نتایج هم می‌تواند به دلیل دوام و پایداری برگ‌های فتوسنتز کننده و نیز مقاومت به برخی تنش‌های موجود در محیط در گیاهان حاوی اندوفایت باشد.

جدول ۴ هم‌چنین نشان می‌دهد که بیشترین اختلاف بین گیاهان حاوی اندوفایت و بدون اندوفایت از نظر درصد پوکی و بقایای بذر مربوط به مرحله اول برداشت بذر است ولی چنانچه ملاحظه می‌شود در این مرحله اختلاف تولید بذر خالص میان گیاهان حاوی اندوفایت و بدون اندوفایت معنی‌دار نیست و حداکثر اختلاف گیاهان حاوی اندوفایت و بدون اندوفایت در دو مرحله دوم و سوم برداشت بذر بوده است. بنابراین به نظر می‌رسد که کاهش درصد پوکی بذر علت عمده افزایش عملکرد بذر گیاهان حاوی اندوفایت نیست و عوامل

میزان بذر، قارچ‌های هم‌زیست اندوفایت اثر معنی‌دار در افزایش میزان کل بذر و میزان بذر خالص داشتند (جدول ۳ و ۴). هم‌چنین براساس نتایج به دست آمده، اگرچه قارچ‌های هم‌زیست اندوفایت به طور هم‌زمان میزان کل بذر پوک و بقایای حاصل از تولید بذر را نیز نسبت به گیاهان بدون قارچ هم‌زیست اندوفایت افزایش دادند، ولی زمانی که نسبت میزان بذر پوک و بقایا نسبت به کل بذر تولید شده محاسبه گردید، نتایج نشان داد که قارچ‌های هم‌زیست اندوفایت درصد پوکی و بقایا را نسبت به کل بذر کاهش داده‌اند (جدول ۴). افزایش میزان بقایای حاصل از تولید بذر متناسب با افزایش خصوصیات رویشی و رشدی گیاه توسط اندوفایت است که به وسیله محققین دیگر هم نشان داده شده است (۱۱). با این حال افزایش میزان بذر خالص نشان دهنده برخی تغییرات فیزیولوژیک از جمله تغییرات احتمالی هورمون‌ها که شرایط بهتر دانه‌بندی را فراهم می‌کنند، افزایش میزان ساخته‌های فتوسنتزی که مخزن بذر را برای پر شدن حمایت می‌کنند، مقاومت به تنش‌های احتمالی از جمله خشکی که توسط قارچ اندوفایت تأمین می‌شود و احتمالاً تغییراتی در سیستم زایشی و باروری بذر است که نیاز به مطالعات و بررسی‌های بیشتر برای درک مکانیسم آن دارد. همان‌طوری که از جدول ۴، ملاحظه می‌شود اثر قارچ

جدول ۴. مقایسه گیاهان حاوی اندوفایت و بدون اندوفایت از نظر صفات میانگین میزان کل بذر، میانگین بذر خالص، میانگین بذر پوک و درصد بذر پوک

نمونه گیری	اندوفایت	میانگین کل بذر(گرم)	میانگین بذر خالص(گرم)	میانگین بذر پوک(گرم)	درصد بذر پوک
دوهفته اول	E+	۸/۳۳ ^a	۵/۷۹ ^a	۲/۵۵ ^a	۲۸ ^b
	E-	۷/۲۲ ^b	۵/۰۵ ^a	۲/۱۷ ^b	۴۱ ^a
دوهفته دوم	E+	۴/۵۶ ^a	۳/۱۵ ^a	۰/۹۱ ^a	۲۳ ^b
	E-	۲/۰۶ ^b	۱/۵۸ ^b	۰/۴۸ ^b	۲۸ ^a
دوهفته سوم	E+	۴/۷ ^a	۱/۲۴ ^a	۳/۵۳ ^a	۷۰ ^b
	E-	۲/۷ ^b	۰/۶۵ ^b	۲/۱۲ ^b	۷۴ ^a
دوهفته چهارم	E+	۱۱/۲۷ ^a	۰/۵۷ ^a	۱۰/۸۴ ^a	۹۶ ^a
	E-	۶/۷۸ ^b	۰/۴۳ ^b	۶/۲۲ ^b	۹۵ ^a
دوهفته پنجم	E+	۵/۱۲ ^a	۰	۵/۱۲ ^a	۱۰۰ ^a
	E-	۳/۸۳ ^b	۰	۳/۸۳ ^b	۱۰۰ ^a
کل	E+	۳۳/۹۸ ^a	۱۰/۵۷ ^a	۲۲/۹۵ ^a	-
	E-	۲۲/۵۹ ^b	۷/۷۱ ^b	۱۴/۸۲ ^b	-

میانگین‌های دارای حرف مشترک در هر مرحله و هر ستون از نظر آماری در سطح ۵ درصد اختلاف معنی دار ندارند.

تولید بذر و ژنوتیپ ۶۰A کمترین میزان بذر تولید شده را داشتند. در دو هفته پنجم ژنوتیپ ۷۵A بیشترین و ژنوتیپ ۶۰A کمترین میزان بذر تولید شده را داشتند. روند این نتایج دو نکته را نشان می‌دهد که اولاً ژنوتیپ‌ها از نظر زمان رسیدگی بذر متفاوت هستند و دیگر این که ژنوتیپ ۷۵C از همه ژنوتیپ‌ها زودرس‌تر است.

اثرات متقابل ژنوتیپ و اندوفایت در مورد صفت میزان کل بذر تولید شده در همه مراحل برداشت بذر معنی دار بود. این اثر متقابل معنی دار غالباً به دلیل اثرمتفاوت حضور اندوفایت در ژنوتیپ‌های متفاوت بود. با این حال در برخی مراحل (در هفته اول، سوم و چهارم)، در ژنوتیپ ۷۵B اثر اندوفایت معکوس بود یعنی گیاهان حاوی اندوفایت، وزن کل

دیگر در این زمینه دخیل هستند. در میان ژنوتیپ‌های مورد استفاده در این آزمایش از نظر میزان بذر تولید شده، روند خاصی وجود نداشت و در هر مرحله از برداشت بذر، روند و ترتیب ژنوتیپ‌های تولید کننده بذر متفاوت بود. با این حال وضعیت و ترتیب ژنوتیپ‌ها از نظر سه صفت میزان کل بذر، میزان بذر خالص و میزان بذر پوک و بقایا در هر مرحله الگوی تقریباً یکسانی داشت. در دو هفته اول ژنوتیپ ۷۵C بیشترین و ژنوتیپ ۶۰B کمترین بذر تولید شده را داشتند. در دو هفته دوم ژنوتیپ ۶۰A بیشترین و ژنوتیپ ۸۳ کمترین بذر تولید شده را داشتند. در دو هفته سوم ژنوتیپ ۶۰B حداکثر میزان تولید بذر و ژنوتیپ ۷۵B کمترین بذر تولید شده را داشتند. در دو هفته چهارم ژنوتیپ ۸۳ حداکثر میزان

جدول ۵. مقایسه میانگین ترکیبات تیماری ژنوتیپ و اندوفایت برای صفت وزن بذر خالص بر حسب گرم

ژنوتیپ	اندوفایت	دو هفته اول	دو هفته دوم	دو هفته سوم	دو هفته چهارم	دو هفته پنجم*
۶۰A	E ⁺	۳/۵۱ ^{ef}	۵/۳۴ ^a	۳/۴۴ ^a	۰/۴۳ ^c	-
	E ⁻	۲/۷۱ ^{fg}	۰/۵۳ ^f	۰/۷۵ ^{de}	۰/۰۲ ^c	-
۶۰B	E ⁺	۰/۳۸ ^h	۲/۶۱ ^{bc}	۰/۵ ^{ef}	۰/۰۱ ^c	-
	E ⁻	۰/۰۲ ^h	۲/۱۷ ^{cd}	۰/۵۱ ^{ef}	۰/۱۴ ^c	-
۷۵A	E ⁺	۸/۰۵ ^c	۲/۷۱ ^{bc}	۱/۴۲ ^b	۱/۳۳ ^b	-
	E ⁻	۲/۶۶ ^{fg}	۲/۰۳ ^d	۰/۵۳ ^{ef}	۲/۹۵ ^a	-
۷۵B	E ⁺	۵/۲۵ ^{de}	۲/۵۸ ^c	۱/۰۰۵ ^{cd}	۰/۰۶ ^c	-
	E ⁻	۵/۵۷ ^d	۲/۲ ^{cd}	۱/۳۷ ^{bc}	۰/۰۳ ^c	-
۷۵C	E ⁺	۱۵/۱۵ ^b	۲/۵۱ ^{cd}	۰/۵۸ ^{ef}	۰/۳۸ ^c	-
	E ⁻	۱۷/۷۳ ^a	۱/۴۱ ^e	۰/۴ ^{ef}	۰/۲ ^c	-
۸۳	E ⁺	۲/۳۷ ^{fg}	۳/۱۵ ^b	۰/۴۸ ^{ef}	۰/۳۶ ^c	-
	E ⁻	۱/۶۱ ^{gh}	۱/۱۵ ^e	۰/۳۵ ^f	۰/۰۵ ^c	-

میانگین‌های دارای حرف مشترک در هر ستون از نظر آماری در سطح ۵ درصد اختلاف معنی دار ندارند.

*: در دو هفته پنجم بذری تشکیل نگردید.

اختلاف میان گیاهان حاوی اندوفایت و بدون اندوفایت از این نظر را ایجاد کردند.

اثر متقابل ژنوتیپ × اندوفایت در مورد صفت نسبت پوکی نیز نتایج تقریباً مشابهی با نتایج آثار متقابل ژنوتیپ × اندوفایت و در مورد صفت وزن بذر خالص نشان داد (جدول ۶).

جدول ۶ نشان می‌دهد که قارچ‌های اندوفایت به طور معنی‌داری، نسبت پوکی و بقایای بذر را کاهش می‌دهند. اثر معکوس قارچ هم‌زیست اندوفایت در برخی مراحل اندازه‌گیری و برخی ژنوتیپ‌ها نشان می‌دهد که احتمالاً، عکس‌العمل و یا نوع تأثیر قارچ اندوفایت در شرایط مختلف محیطی و یا زمینه ژنتیک گیاهی متفاوت است.

بذر کمتری داشتند و این مطلب اثر متقابل را شدت بخشید. آثار متقابل ژنوتیپ × اندوفایت در مورد صفت وزن بذر خالص نیز معنی دار بود.

همان‌طور که از جدول ۵ ملاحظه می‌شود در موارد استثنایی، وزن بذر خالص در گیاهان عاری از اندوفایت بیشتر از گیاهان حاوی اندوفایت، از همان ژنوتیپ شده است. رایس و همکاران (۱۸) نیز مشاهده نمودند که در برخی ژنوتیپ‌ها، وزن بذر گیاهان عاری از اندوفایت بیش از گیاهان حاوی اندوفایت است. احتمالاً این موضوع به سازگاری یا عدم سازگاری گیاه با قارچ اندوفایت مربوط می‌شود. در این تحقیق ژنوتیپ‌های ۶۰A و ۸۳ بیشترین اختلاف بین گیاهان حاوی اندوفایت و بدون اندوفایت را داشتند و ژنوتیپ‌های ۶۰B و ۷۵B کمترین

جدول ۶. مقایسه میانگین ترکیبات تیماری ژنوتیپ و اندوفایت برای صفت نسبت پوکی

ژنوتیپ	اندوفایت	دو هفته اول	دو هفته دوم	دو هفته سوم	دو هفته چهارم	دو هفته پنجم*
۶۰A	E ⁺	۰/۳۹ ^c	۰/۱۹ ^{de}	۰/۲۹ ^h	۰/۹۳ ^b	-
	E ⁻	۰/۲۲ ^f	۰/۳۴ ^b	۰/۳۶ ^g	۰/۹۸ ^{ab}	-
۶۰B	E ⁺	۰/۳۳ ^{cd}	۰/۳۵ ^{ab}	۰/۹۴ ^{ab}	۰/۹۹ ^a	-
	E ⁻	۰/۸۵ ^a	۰/۲۸ ^c	۰/۸۵ ^d	۰/۹۵ ^{ab}	-
۷۵A	E ⁺	۰/۲۴ ^{ef}	۰/۱۵ ^{ef}	۰/۷۳ ^e	۰/۹۳ ^b	-
	E ⁻	۰/۵۹ ^b	۰/۱۳ ^f	۰/۷ ^e	۰/۷۵ ^c	-
۷۵B	E ⁺	۰/۲۱ ^f	۰/۲۱ ^d	۰/۲۹ ^h	۰/۹۹ ^a	-
	E ⁻	۰/۲۸ ^{def}	۰/۲۷ ^c	۰/۵۳ ^f	۰/۹۹ ^a	-
۷۵C	E ⁺	۰/۳۱ ^{de}	۰/۳۱ ^{bc}	۰/۸۷ ^{cd}	۰/۹۴ ^{ab}	-
	E ⁻	۰/۲۵ ^{ef}	۰/۲۹ ^c	۰/۸۴ ^d	۰/۹۷ ^{ab}	-
۸۳	E ⁺	۰/۲۱ ^f	۰/۱۷ ^{def}	۰/۹۱ ^{bc}	۰/۹۸ ^{ab}	-
	E ⁻	۰/۲۸ ^{def}	۰/۳۹ ^a	۰/۹۷ ^a	۰/۹۹ ^a	-

میانگین‌های دارای حرف مشترک از نظر آماری در سطح ۵ درصد اختلاف معنی‌دار ندارند.

*: در دو هفته پنجم بذری تشکیل نگردید.

نتیجه‌گیری

توسط اندوفایت از جمله IAA (ایندول استیک اسید) در گیاه باید مطالعه گردد. بدین ترتیب به نظر می‌رسد قارچ‌های هم‌زیست اندوفایت قادر باشند منجر به القای زودرسی در گیاه فسکیوی بلند و فسکیوی مرتعی بشوند.

سپاسگزاری

بدین وسیله از حوزه معاونت پژوهشی دانشگاه صنعتی اصفهان که بودجه طرح تحقیقاتی حاضر تحت کد Agj ۸۱۱ را تأمین نموده است، تشکر و قدردانی می‌گردد. هم‌چنین از آقای رضا محمدی و خانم فاطمه امینی پزوه جهت همکاری در طرح سپاسگزاری می‌شود.

به طور خلاصه این تحقیق نشان داد که قارچ‌های هم‌زیست اندوفایت قادرند ظهور خوشه، شروع رسیدگی و میزان عملکرد مرحله‌ای بذر را در گیاه فسکیوی بلند و فسکیوی مرتعی افزایش دهند. افزایش عملکرد بذر در هر مرحله از برداشت می‌تواند ناشی از تعداد خوشه بیشتر اندازه‌گیری شده و نیز افزایش احتمالی تعداد دانه در خوشه و نیز افزایش وزن بذر باشد که باید مورد بررسی قرار گیرد. تغییرات ایجاد شده در خصوصیات زایشی گیاه احتمالاً به دلیل تغییر در تعادل هورمونی گیاه است که توسط قارچ اندوفایت اعمال می‌گردد. چنین ارتباطی بخصوص بین زودرسی و تولید برخی هورمون‌ها

منابع مورد استفاده

1. Arachevaleta, N., C. W. Bacon, C. S. Hoveland and D. E. Radcliffe. 1989. Effect of tall fescue endophyte on plant response to environmental stress. *Agron. J.* 81: 83-90.
2. Atsatt, P. R. 1998. Are vascular plants "inside-out" lichens? *Ecol.* 69: 17-23.
3. Bacon C. W., J. K. Porter, J. D. Robbins and E. S. Luttrell. 1977. *Epichloe typhina* from toxic tall fescue grasses. *Appl. Environ. Microbiol.* 34: 576-581.
4. Bruckner, P. L. and R. C. Frohberg. 1987. Rate and duration of grain fill in spring wheat. *Crop Sci.* 27: 451-455.
5. Buckner, R. C., J. B. Powell and R. V. Frakes. 1979. Historical development. PP. 1-8. *In: R. C. Buckner and L. P. Bush (Eds.), Tall Fescue. Agron. Monogr. 20. ASA, CSSA, and SSSA, Madison, WI.*
6. Carroll, G. 1988. Fungal endophytes in stems and leaves: from latent pathogen to mutualistic symbiont. *Ecol.* 69: 2-9.
7. Christensen, M. J. 1997. Endophyte compatibility in perennial ryegrass, meadow fescue, and tall fescue. A short review. PP. 45-49. *In: C. W. Bacon and N. S. Hill (Eds.), Proc. of the third international symposium on Acremonium/grass interaction, Athens, Georgia.*
8. Clay, K. 1987. Effects of fungal endophytes on the seed and seedling biology of *Lolium Perenne* and *Festuca arundinacea*. *Oecologia* 73: 358-362.
9. Clay, K. 1988. Fungal endophytes of grasses. A defensive mutualism between plants and fungi. *Ecol.* 69: 10-16.
10. De Battista, J. P., C. W. Bacon, R. Severson, R. D. Plattner and J. H. Bouton. 1990a. Indol acetic acid production by fungal endophyte of tall fescue. *Agron. J.* 82:878-880.
11. De Battista, J. P., J. H. Bouton, C. W. Bacon and M. R. Siegel. 1990b. Rhizome and herbage production of endophyte-removed tall fescue clones and population. *Agron. J.* 82: 651-654.
12. Glenn, A. E., C. W. Bacon, R. Price and R. T. Hanlin. 1996. Molecular phylogeny of *Acremonium* and its taxonomic implications. *Mycologia* 88: 369-383.
13. May, L. and D. A. Van Sanford. 1992. Selection for early heading and correlated response in maturity of soft red winter wheat. *Crop Sci.* 32: 47-51.
14. Morgan-Jones, G. and W. Gams. 1982. Notes in Hyphomycetes. XLI. An endophyte of *Festuca arundinacea* and the anamorph of *Epichloe typhina*, new taxa in one of two new sections of *Acremonium*. *Mycotaxon* 15: 311-318.
15. Nass, H. G. and B. Reiser. 1975. Grain filling period and grain yield relationship in spring wheat. *Can. J. Plant Sci.* 55: 673-678.
16. Neill, J. C. 1941. The endophytes of *Lolium* and *Festuca*. *N. Z. J. Sci. Technol.* 23A: 185-195.
17. Porter, J. K., C. W. Bacon, H. G. Cutler, R. F. Arrendale and J. D. Robbins. 1985. *In vitro* auxin production of *Balansia epichloe*. *Phytochem.* 24: 1429-1431.
18. Rice, J. S., B. W. Pinkerton, W. C. Stringer and D. J. Undersander. 1990. Seed production in tall fescue as affected by fungal endophyte. *Crop Sci.* 30: 1303-1306.
19. Saha, D. C., M. A. Jackson and J. M. Johnson-Cicalese. 1988. A rapid staining method for detection of endophytic fungi in turf and forage grasses. *Phytopathol.* 78: 237-239.
20. Siegel, M. C., G. C. M. Latch and M. C. Johnson. 1985. *Acremonium* fungal endophytes of tall fescue and perennial ryegrass: Significance and Control. *Plant Dis.* 69: 179-183.
21. Van Sanford, D. A. 1985. Variation in kernel growth characters among soft red winter wheats. *Crop Sci.* 25: 626-630.