اثر تلقیح قارچ *Piriformospora indica* و تنش خشکی بر فشار بیشینه رشد ریشه ذرت

فاطمه حسینی، محمدرضا مصدقی
به ترتیب پژوهشگر پسادکتری و استاد گروه علوم خاک، دانشکده کشاورزی، دانشگاه صنعتی اصفهان
Email: baharehhosseini64@gmail.com

چکیده

در پژوهش حاضر، اثر تلقیح قارچ همزیست *Piriformospora indica* و تنش خشکی بر توان بیشینه فروروی ریشه ذرت بررسی شد. مقادیر نیروی محوری بیشینه رشد ریشه (F_{max}) و قطر ریشه در گیاهان تلقیح‌شده و تلقیح‌نشده با قارچ در دو حالت شاهد (پتانسیل اسمزی صفر) و تنش خشکی اعمال‌شده توسط PEG-6000 (پتانسیل‌های اسمزی ۰/۱-، ۰/۲-، ۰/۳- و ۰/۴- مگاپاسکال) اندازه‌گیری شده و سپس فشار بیشینه رشد ریشه (σ_{max}) به عنوان معیاری از توان فروروی ریشه محاسبه شد. نتایج این پژوهش نشان داد که افزایش شدت تنش خشکی سبب کاهش معنی‌دار مقادیر F_{max} و σ_{max} و هم‌چنین کاهش قطر ریشه گیاه می‌شود. از سوی دیگر حضور قارچ *P. indica* با افزایش F_{max} و کاهش قطر ریشه سبب افزایش معنی‌دار مقادیر σ_{max} شد. هم‌چنین برهم‌کنش تلقیح قارچ اندوفیت و تنش خشکی نشان داد که حضور قارچ *P. indica* بر افزایش σ_{max} و کاهش قطر ریشه در سطوح بالای تنش خشکی موثرتر است. بنابراین می‌توان گفت قارچ همزیست *P. indica* در استقرار گیاه در مراحل اولیه رشد در خاک‌های سخت (با مقاومت مکانیکی زیاد) به ویژه در هنگام رویایی با تنش خشکی اهمیت کلیدی داشته و توان فروروی ریشه در چنین خاک‌هایی را افزایش می‌دهد.

واژه های کلیدی: قارچ اندوفیت، فشار بیشینه رشد ریشه، قطر ریشه، PEG-6000.

مقدمه

توسعه سیستم ریشه‌ای گیاه به ویژه در شرایطی که گیاه با کمبود آب فراهم خاک و مواد غذایی روبرو است، بسیار حیاتی است. در بسیاری از مناطق دنیا، کشت و کار فشرده در مزارع و هم‌چنین عبور و مرور ماشین‌های کشاورزی سبب کاهش ماده آلی خاک و در نتیجه سخت‌شدن آن و ایجاد تراکم و لایه‌هایی با مقاومت مکانیکی زیاد گردیده است. از سوی دیگر، خاک‌های سخت‌شونده که دارای مقاومت مکانیکی زیاد در برابر رشد ریشه هستند، به طور طبیعی در برخی نقاط از جهان گزارش شده‌اند (Whalley and Dexter, 1993). در چنین خاک‌هایی، منافذ درشت با قطر کافی جهت رشد ریشه وجود نداشته و ریشه برای فروروی در خاک نیاز به واردکردن نیرو به ذرات خاک و صرف انرژی دارد. این فرآیند ممکن است سبب کاهش قابل توجه رشد طولی ریشه، کاهش دسترسی به منابع آب و مواد غذایی و در نتیجه کاهش رشد شاخساره گیاه و تولید محصول گردد (Reichert et al., 2009).

شناسایی گونه‌های گیاهی توان‌مند و هم‌چنین ارزیابی اثر عوامل مختلف بر میزان توان فروروی ریشه گیاه در لایه‌های سخت می‌تواند از طریق ارزیابی و اندازه‌گیری فشار بیشینه رشد ریشه هنگامی که ریشه گیاه کاملاً محصور شده است صورت گیرد. ریشه به منظور رشد طولی در خاک، باید فشاری را به محیط اطراف وارد نماید (σ) که این فشار ناشی از اختلاف بین فشار آماس درون سلول‌های ریشه (P) و فشار محصورکننده ناشی از دیواره سلولی (W) است. در یک ریشه کاملاً محدودشده، مقدار رشد طولی صفر بوده و بنابراین مقدار σ به مقدار بیشینه خود می‌رسد (Clarke and Barraclough, 1999). تغییرات زیادی بین مقادیر فشار بیشینه رشد (σ_{max}) در گیاهان مختلف و هم‌چنین ارقام مختلف یک گونه گیاهی مشخص وجود دارد (Azam et al., 2012). مقدار σ_{max} ریشه توسط Azam و همکاران (۲۰۱۲) برای اغلب محصولات زراعی بین ۱۰۰ تا ۴۰۰ کیلوپاسکال گزارش شده است. هم‌چنین آنها مقدار σ_{max} را برای چند گونه از درختان چندساله اندازه‌گیری نموده و دریافتند که میزان σ_{max} برای این گیاهان بین ۱۵۰ تا ۲۵۰ کیلوپاسکال متغیر بوده است. بنابراین فشار بیشینه رشد ریشه می‌تواند به خوبی اثر عوامل مختلف زیستی و غیرزیستی را بر توان فروروی رشد ریشه در خاک‌های سخت نشان دهد. هنگامی که خاک خشک می‌شود، نه تنها پتانسیل آب و هدایت هیدرولیکی خاک کاهش می‌یابد

(که سهولت جذب آب توسط ریشه را کاهش می‌دهد) بلکه مقاومت مکانیکی خاک در برابر فروروی ریشه در خاک نیز افزایش می‌یابد. بنابراین تنش خشکی و مقاومت مکانیکی زیاد به طور هم‌زمان می‌توانند محدودکننده رشد و توسعه ریشه و در نتیجه رشد گیاه باشند.

بهره‌برداری از مزایای حضور ریزجانداران هم‌زیست با گیاه مانند بهبود رشد گیاه و افزایش مقاومت آن در برابر تنش‌های محیطی یکی از راه‌کارهای زیستی مؤثر در مقابله با شرایط سخت است. پژوهش‌ها نشان داده است که حضور قارچ‌های اندوفیت سبب فعال‌شدن و تقویت برخی از مکانیسم‌های سازگاری با خشکی در گیاهان زراعی و علوفه‌ای می‌شود و این عامل سبب بقا و رشد بیش‌تر آنها نسبت به گیاهان بدون اندوفیت می‌گردد. قارچ اندوفیت *Piriformospora indica* توسط Varma و همکاران (۱۹۹۹) در ریزوسفر درختچه‌های چوبی دو گیاه خشکی‌پسند کهور (*Prosopis juliflora*) و کنار (*Ziziphus nummularia*) در صحرای تار ایالت راجستان هندوستان کشف شد. از مزایای هم‌زیستی گیاهان با قارچ *P. indica* می‌توان به مواردی مانند قابلیت کاربرد در تلقیح گیاهان به دلیل رشد در محیط‌های کشت مصنوعی، افزایش رشد و عملکرد گیاه، افزایش مقاومت گیاه به تنش‌های خشکی، شوری و عوامل بیماری‌زا و افزایش غلظت آنتی‌اکسیدان‌ها و گلوتامین اشاره کرد (Gill et al., 2016). اثر این قارچ در افزایش رشد و تولید زیست‌توده گیاهان علفی تک‌لپه‌ای و دولپه‌ای، درختان و بسیاری از گیاهان دارویی به اثبات رسیده است (Gill et al., 2016).

از آنجایی که وقوع تنش‌های خشکی و مکانیکی در طبیعت اغلب به صورت هم‌زمان بوده و اثر مثبت قارچ *P. indica* بر افزایش مقاومت گیاه در برابر تنش خشکی در پژوهش‌های بسیاری به اثبات رسیده است، بنابراین می‌توان گفت که حضور قارچ اندوفیت در گیاه بر افزایش توان فروروی ریشه در لایه‌های سخت نیز مؤثر خواهد بود. در این راستا، هدف اصلی این پژوهش بررسی اثر قارچ *P. indic*a بر توان فروروی ریشه در خاک‌های سخت در شرایط تنش خشکی خواهد بود.

مواد و روش‌ها

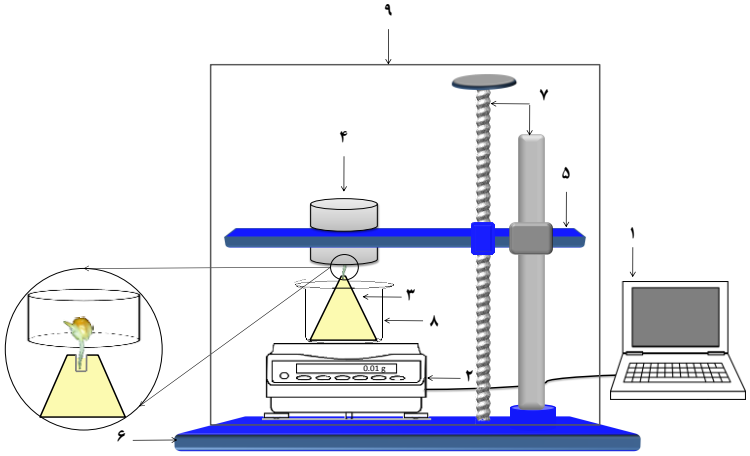
گیاه مورد بررسی در این آزمایش ذرت رقم ماکزیما (*Zea mays* cv. Maxima) بود. بذرهای ذرت ابتدا توسط اتانول ۷۰ درصد به مدت ۳۰ ثانیه و سپس با محلول هیپوکلریت سدیم (۲ درصد کلر فعال) به مدت ۳ دقیقه ضدعفونی شده و سپس با آب مقطر استریل به مقدار زیاد شستشو داده شد. بذرها بر روی کاغذ صافی مرطوب در پتری‌دیش قرار داده شده و در دمای ۲۵ درجه سلسیوس و در تاریکی نگهداری شد تا جوانه‌دار شوند. به محض ظهور ریشه‌چه بذرها، برخی از آنها در مایه تلقیح قارچ *P. indica* که با غلظت مناسب (تعداد 10^7 اسپور در هر میلی‌لیتر مایه تلقیح) تهیه شده بود قرار داده شد و بذرها به مدت ۵ دقیقه در این مایه غوطه‌ور شدند. سپس بذرهای ریشه‌دار تلقیح‌شده با قارچ (P+) و تلقیح‌نشده با قارچ (P−) در دمای ۲۰ درجه سلسیوس و در تاریکی به مدت ۷۲ ساعت نگهداری شدند تا برای اندازه‌گیری فشار رشد ریشه از آنها استفاده شود. این زمان بر اساس آزمایش‌های اولیه و بر پایه مدت زمان لازم برای نفوذ قارچ به سلول‌های پوست ریشه انتخاب شد.

برای اندازه‌گیری نیروی محوری بیشینه رشد (F_{max}) واردشده توسط ریشه گیاهان دارای اندوفیت (P+) و بدون اندوفیت (P−)، از دستگاهی که توسط ولی و دکستر (۱۹۹۳) شرح داده شده است، الگوبرداری شد (شکل ۱). در این دستگاه، گلدان کوچک استوانه‌ای شکل به قطر ۱۰ و ارتفاع ۵ سانتی‌متر پر از شن مرطوب با اندازه ۰/۱ تا ۰/۷ میلی‌متر برای بستر رشد و قرارگیری نشای گیاه منظور شد. در انتهای گلدان سوراخی به قطر ۳ میلی‌متر برای خروج رأس ریشه گیاه تعبیه شد. در قسمت پایینی گلدان یک مخروط ساخته‌شده از گچ دندان‌پزشکی قرار گرفته است که در قسمت بالایی آن حفره‌ای با عمق ۳ میلی‌متر و قطر ۲ میلی‌متر وجود داشته که ریشه به درون آن هدایت شده و رشد می‌کند. قطر حفره تعبیه‌شده در سر مخروط متناسب با قطر ریشه به گونه‌ای انتخاب شد که کمی بزرگ‌تر از قطر ریشه باشد. قسمت پایینی (قاعده) این مخروط در یک ظرف محتوی آب و بر روی یک ترازوی دیجیتال با دقت ۰/۰۱ گرم قرار داده شد و ترازو به رایانه وصل شده و میزان نیروی قرائت‌شده توسط ترازو در فواصل زمانی ۵ دقیقه‌ای ثبت شد. به منظور نگهداری و تأمین رطوبت مورد نیاز گیاه در هنگام رشد، دستگاه با استفاده از یک محفظه شیشه‌ای پوشانده شد.

برای اعمال تنش خشکی در حین اندازه‌گیری σ_{max}، در گروه دیگری از آزمایش‌ها از پلی‌اتیلن گلیکول ۶۰۰۰ (PEG-6000) استفاده شد بدین گونه که مخروط گچی و بستر رشد شنی با استفاده از محلول‌های PEG با پتانسیل‌های اسمزی ۰/۱-، ۰/۲-، ۰/۳- و ۰/۴- مگاپاسکال مرطوب شدند. مقدار PEG-6000 لازم برای ساخت هر یک از این محلول‌ها، با رابطه Michel and Kaufmann (1973) محاسبه شد.

هنگامی که ریشه در درون حفره موجود در مخروط گچی رشد کرده و طویل می‌شود، نیرویی وارد کرده که این نیرو روند افزایشی داشته تا زمانی که مقدار آن به بیشینه برسد و پس از آن مقدار نیرو ثابت شده و یا روند کاهشی خواهد یافت. در این زمان اندازه‌گیری متوقف گردیده و قطر ریشه در ناحیه نمو طولی و بلافاصله پس از خروج از دستگاه با استفاده از کولیس با دقت ۰/۰۱ میلی‌متر اندازه‌گیری شد. فشار بیشینه رشد ریشه (σ_{max}) بر حسب کیلوپاسکال از نسبت نیروی محوری بیشینه (F_{max}) به سطح مقطع ریشه محاسبه شد (Whalley and Dexter, 1993).

اندازه‌گیری σ_{max} با پنج تکرار انجام شده و به منظور بررسی اثر هم‌زیستی قارچ *P. indica* و پتانسیل اسمزی اعمال‌شده توسط PEG-6000 بر نیروی محوری بیشینه، قطر ریشه و فشار بیشینه رشد ریشه از آزمون فاکتوریل در قالب طرح کامل تصادفی استفاده شد. مقایسه میانگین با استفاده از آزمون LSD و در سطح احتمال ۰/۰۵ انجام شد. به منظور بررسی روابط موجود بین متغیرهای اندازه‌گیری‌شده در این پژوهش از جدول ضرایب هم‌بستگی پیرسون استفاده شد.



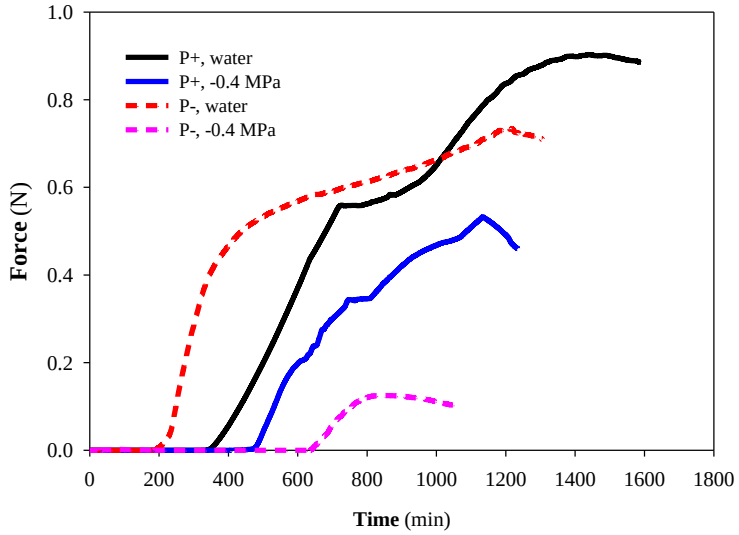
شکل ۱- شمای کلی از دستگاه اندازه‌گیری نیروی بیشینه رشد ریشه برگرفته از پژوهش ولی و دکستر (۱۹۹۳). قسمت‌های مختلف دستگاه عبارتند از: ۱: رایانه، ۲: ترازوی دیجیتال، ۳: مخروط گچی، ۴: محفظه رشد حاوی بستر شنی، ۵: صفحه نگهدارنده محفظه رشد، ۶: چهارچوب نگهدارنده، ۷: پیچ و پایه تنظیم‌کننده ارتفاع صفحه نگهدارنده محفظه رشد، ۸: ظرف محتوی آب یا محلول PEG-6000 با پتانسیل‌های اسمزی مختلف و ۹: محفظه شیشه‌ای.

نتایج و بحث

به منظور اطمینان از تشکیل رابطه هم‌زیستی بین قارچ *P. indica* و ریشه ذرت، بافت ریشه پس از اندازه‌گیری فشار بیشینه رشد ریشه، با استفاده از روش جوهر-اسید استیک (Veirheilig et al., 2005) رنگ‌آمیزی شده و با استفاده از میکروسکوپ نوری میزان کلونیزاسیون قارچ در ریشه بررسی شد و درصد کلونیزاسیون ۱۰۰ درصد تشخیص داده شد.

نمونه‌ای از روند تغییرات نیروی محوری رشد ریشه (F) با زمان در حضور و عدم حضور قارچ *P. indica* و در شرایط پتانسیل اسمزی صفر و ۰/۴- مگاپاسکال در شکل ۲ نشان داده شده است. همان‌گونه که در این شکل دیده می‌شود تلقیح قارچ *P. indica* سبب افزایش نیروی بیشینه رشد ریشه و مدت زمان رسیدن به آن شده است. هم‌چنین تنش خشکی حاصل از PEG-6000 سبب کاهش قابل توجه نیروی محوری رشد ریشه شده است (شکل ۲). در توجیه این یافته می‌توان گفت که شروع هم‌زیستی و تشکیل کلنی قارچ *P. indica* در ریشه گیاه با مرگ سلول‌های روپوست ریشه همراه است. پس از مرگ سلول‌ها، هیف‌های قارچ در سلول‌های مرده مستقر شده و فضای درون سلول را کاملاً اشغال می‌نمایند که این پدیده سبب

صرف بخشی از انرژی گیاه برای شروع این همزیستی می‌شود (Deshmukh et al., 2006). بنابراین می‌توان گفت که تأخیر زمانی دیده‌شده در افزایش نیروی محوری رشد در ریشه ذرت P+، به دلیل صرف انرژی گیاه به منظور ایجاد سازگاری با شرایط حضور قارچ در ریشه است. نتایج این پژوهش نشان داد که اثر تنش خشکی حاصل از PEG-6000، تلقیح قارچ *P. indica* و اثر برهم‌کنش آنها بر مقادیر نیروی محوری، قطر ریشه و فشار بیشینه رشد رشد ریشه معنی‌دار ($p<0.001$) است. کاهش معنی‌دار σ_{max} در اثر افزایش شدت تنش خشکی را می‌توان به کاهش F_{max} ارتباط داد (جدول ۱). وجود هم‌بستگی قوی و مثبت بین σ_{max} و F_{max} ($r=0.70$, $p<0.001$) این نتیجه‌گیری را تأیید می‌کند.



شکل ۲- نمونه‌ای از روند تغییرات نیروی محوری رشد ریشه ذرت با زمان

جدول ۱- اثر تنش خشکی حاصل از PEG-6000 بر مقادیر نیروی محوری بیشینه رشد (F_{max})، قطر ریشه (d) و فشار بیشینه رشد ریشه ذرت (σ_{max})

تنش خشکی	F_{max} (N)	d (mm)	σ_{max} (kPa)
شاهد (آب مقطر)	0.893 ^{A}	1.43 ^{AB}	561.8 ^{A}
-۰/۱ مگاپاسکال	0.614 ^{B}	1.30 ^{BC}	481.7 ^{B}
-۰/۲ مگاپاسکال	0.508 ^{B}	1.22 ^{C}	454.0 ^{B}
-۰/۳ مگاپاسکال	0.569 ^{B}	1.54 ^{A}	358.3 ^{C}
-۰/۴ مگاپاسکال	0.369 ^{C}	1.20 ^{C}	345.7 ^{C}

در هر ستون اعداد دارای حروف مختلف تفاوت معنی‌دار دارند (LSD, $p<$۰/۰۵).

مقدار σ_{max} ناشی از اختلاف بین فشار آماس سلول (P) و فشار دیواره سلولی (W) است (Clark and Barraclough, 1999). در صورتی که فرض کنیم نفوذپذیری غشای سلولی محدودکننده جذب آب توسط سلول نباشد، بنابراین مقدار P برابر با اختلاف فشار اسمزی بین شیره آپوپلاستی و شیره آوندی خواهد بود. از آنجایی که فشار اسمزی شیره آپوپلاستی در تعادل با فشار اسمزی محلول احاطه‌کننده ریشه است، بنابراین می‌توان گفت که کاهش پتانسیل اسمزی محلول اطراف ریشه سبب کاهش پتانسیل اسمزی شیره آپوپلاستی و در نتیجه کاهش فشار آماس سلول می‌شود و به دنبال آن مقدار F_{max} و σ_{max} نیز کاهش می‌یابد. به طور مشابه، Whalley و همکاران (۱۹۹۸) دریافتند که اعمال تنش خشکی با استفاده از PEG-20000 در دامنه پتانسیل اسمزی صفر تا ۰/۴۵- مگاپاسکال سبب کاهش σ_{max} و F_{max} ریشه نخود (*Pisum sativum* L.) می‌شود.

حضور قارچ *P. indica* سبب افزایش معنی‌دار نیرو و فشار بیشینه رشد و هم‌چنین کاهش معنی‌دار قطر ریشه ذرت شد (جدول ۲). افزایش σ_{max} ریشه در حضور قارچ اندوفیت ناشی از افزایش F_{max} و کاهش قطر ریشه است. یکی از آثار شناخته-

شده تلقیح قارچ *P. indica* در گیاهان هم‌زیست با آن، افزایش توان تنظیم اسمزی در این گیاهان به ویژه در زمان رویارویی با تنش‌های محیطی از جمله تنش خشکی است. بنابراین می‌توان گفت که حضور قارچ اندوفیت با تحریک تجمع بیش‌تر مواد اسمزی (محلول) در سلول‌های ریشه، سبب افزایش جذب آب و افزایش فشار آماس (یا کاهش فشار دیواره سلولی) و در نتیجه افزایش فشار بیشینه رشد ریشه گردیده است. از سوی دیگر،گسترش هیف‌های قارچ *P. indica* در سطح و در بین سلول‌های روپوست ریشه ممکن است سبب استحکام بخشیدن به ساختار ریشه و در نتیجه افزایش فشار رشد آن شده باشد. حسینی (۱۳۹۴) نیز با اندازه‌گیری فشار بیشینه رشد ریشه در گیاه ذرت رقم سینگل‌کراس ۷۰۴ دریافت که تلقیح قارچ *P. indica* سبب افزایش نیروی محوری و فشار بیشینه رشد ریشه و هم‌چنین کاهش معنی‌دار قطر ریشه شد.

جدول ۲- اثر تلقیح قارچ *P. indica* (+P: تلقیح‌شده با قارچ و −P: تلقیح‌نشده با قارچ) بر مقادیر نیروی محوری بیشینه رشد (F_{max})، قطر ریشه (d) و فشار بیشینه رشد ریشه ذرت (σ_{max})

σ_{max} (kPa)	d (mm)	F_{max} (N)	وضعیت اندوفیت
606.0 A	1.21 B	0.723 A	P+
274.6 B	1.46 A	0.458 B	P−

در هر ستون اعداد دارای حروف مختلف تفاوت معنی‌دار دارند (LSD, $p<$۰/۰۵).

اثر برهم‌کنش تلقیح قارچ اندوفیت و تنش خشکی ناشی از PEG-6000 بر مقادیر σ_{max} نشان داد که تلقیح قارچ *P. indica* مانع از کاهش شدید فشار بیشینه رشد ریشه در سطوح بالای تنش خشکی می‌گردد (جدول ۳). به عنوان مثال، در ریشه گیاهان −P افزایش شدت تنش خشکی (کاهش پتانسیل اسمزی) از صفر به ۰/۴− مگاپاسکال سبب کاهش ۴۶ درصدی σ_{max} شد. این در حالی است که در گیاهان +P، شدت کاهش نسبت به تیمار شاهد در حدود ۳۵ درصد بوده است (جدول ۳). هم‌چنین نتایج F_{max} نشان داد که در دو پتانسیل اسمزی متوالی ۰/۳− و ۰/۴− مگاپاسکال شدت کاهش نیروی محوری بیشینه رشد در گیاهان −P و +P به ترتیب ۵۹ و ۹ درصد بوده است که این نتایج نشان‌دهنده توانایی قارچ اندوفیت در حفظ نیروی فروروی ریشه ذرت در خاک‌های خشک با مقاومت مکانیکی بالا است. نتایج جدول ۳ نشان می‌دهد که قطر ریشه گیاهان +P در سطوح بالاتر تنش خشکی کاهش بیش‌تری را نسبت به گیاهان −P داشته است. برای مثال، میزان کاهش قطر ریشه ذرت تلقیح‌شده با قارچ در پتانسیل اسمزی ۰/۴− مگاپاسکال نسبت به حالت شاهد، ۲۰ درصد بوده در حالی‌که این مقدار در ذرت −P در حدود ۱۴ درصد بوده است. در توجیه این یافته‌ها می‌توان گفت که افزایش امکان تنظیم اسمزی القاشده توسط قارچ *P. indica* از یک سو (Gill et al., 2016) و کاهش بیش‌تر قطر ریشه در گیاهان +P از سوی دیگر سبب افزایش معنی‌دار مقادیر σ_{max} شده است.

جدول ۳- اثر برهم‌کنش تلقیح قارچ *P. indica* (+P: تلقیح‌شده با قارچ و −P: تلقیح‌نشده با قارچ) و تنش خشکی حاصل از PEG-6000 بر مقادیر نیروی محوری بیشینه رشد (F_{max})، قطر ریشه (d) و فشار بیشینه رشد ریشه ذرت (σ_{max})

σ_{max} (kPa)	d (mm)	F_{max} (N)	وضعیت اندوفیت	تنش خشکی
344.2 d	1.47 b	0.586 bc	P−	شاهد (آب مقطر)
779.5 a	1.40 bc	1.199 a	P+	
323.6 d	1.37 bc	0.476 cd	P−	۰/۱- مگاپاسکال
639.8 b	1.23 cd	0.752 b	P+	
311.9 d	1.29 bcd	0.404 de	P−	۰/۲- مگاپاسکال
596.1 b	1.14 d	0.612 bc	P+	
206.8 e	1.91 a	0.587 bc	P−	۰/۳- مگاپاسکال
509.8 c	1.17 d	0.551 cd	P+	
186.4 e	1.27 bcd	0.238 e	P−	۰/۴- مگاپاسکال
505.0 c	1.12 d	0.499 cd	P+	

در هر ستون اعداد دارای حروف مختلف تفاوت معنی‌دار دارند (LSD, $p<$۰/۰۵).

به طور کلی می‌توان گفت که قارچ هم‌زیست *P. indica* در استقرار گیاه به ویژه در مراحل اولیه رشد در خاک‌های سخت (با مقاومت مکانیکی زیاد) اهمیت کلیدی داشته و توان فروروی ریشه در چنین خاک‌هایی را افزایش می‌دهد. این توانایی در زمان رویایی با تنش خشکی بارزتر بوده و با افزایش قدرت فروروی ریشه در خاک‌های سخت و خشک می‌تواند سبب توسعه بهتر و سریع‌تر ریشه در خاک شده و به گیاه برای تحمل دوره تنش محیطی و هم‌چنین پیش‌گیری از آثار تنش بر کاهش محصول کمک شایانی نماید.

منابع

حسینی، ف.، ۱۳۹۴. اثر هم‌زیستی قارچ اندوفیت-گیاه بر فراهمی آب و ویژگی‌های فیزیکی خاک، و رشد گیاه تحت تنش‌های خشکی و مکانیکی. رساله دکتری خاکشناسی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه صنعتی اصفهان.

Azam, G., Grant, C.D., Misra, R.K., Murray, R.S., and Nuberg, I.K. 2013. Growth of tree roots in hostile soil: A comparison of root growth pressures of tree seedlings with peas. Plant and Soil, 368: 569–580.

Clark, L.J., and Barraclough, P.B. 1999. Do dicotyledons generate greater maximum axial root growth pressures than monocotyledons? Journal of Experimental Botany, 50: 1263–1266.

Deshmukh, S., Hückelhoven, R., Schäfer, P., Imani, J., Sharma, M., Weiss, M., Waller, F., and Kogel, K.H. 2006. The root endophytic fungus *Piriformospora indica* requires host cell death for proliferation during mutualistic symbiosis with barley. Proceedings of the National Academy of Sciences, 103: 18450–18457.

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., and Tuteja, N. 2016. *Piriformospora indica*: potential and significance in plant stress tolerance. Frontiers in Microbiology, 7: 1–20.

Michel, B.E., and Kaufmann, M.R. 1973. The osmotic potential of polyethylene glycol 6000. Plant Physiology, 51: 914–916.

Reichert, J.M., Suzuki, L.E.A.S., Reinert, D.J., Horn, R., and Håkansson, I. 2009. Reference bulk density and critical degree-of-compactness for no-till crop production in subtropical highly weathered soils. Soil & Tillage Research, 102: 242–254.

Vierheilig, H., Schweiger, P., and Brundrett, M. 2005. An overview of methods for the detection and observation of arbuscular mycorrhizal fungi in roots. Physiologia Plantarum, 125: 393–404.

Whalley, W.R., Bengough, A.G., and Dexter, A.R. 1998. Water stress induced by PEG decreases the maximum growth pressure of the roots of pea seedlings. Journal of Experimental Botany, 49: 1689–1694.

Whalley, W.R., and Dexter, A.R. 1993. The maximum axial growth pressure of roots of spring and autumn cultivars of lupin. Plant and Soil, 157: 313–318.

Effect of the fungus *Piriformospora indica* and drought stress on maize maximum root growth pressure

F. Hosseini and M.R. Mosaddeghi
Postdoc Fellow and Professor of Soil Science Department, College of Agriculture, Isfahan University of Technology
Email: baharehhosseini64@gmail.com

Abstract
This study was done to investigate the effect of symbiotic fungus *Piriformospora indica* inoculation and drought stress on maximum root growth pressure of corn root. The maximum axial force (F_{max}) exerted by the roots of infected (P+) and non-infected (P−) corn seedlings were measured at two conditions of without drought stress (osmotic potential of zero) and with drought stress as induced by PEG-6000 (i.e., osmotic potentials of −0.1, −0.2, −0.3 and −0.4 MPa). After measuring of root diameter, maximum axial root growth pressure (σ_{max}) was calculated by dividing the F_{max} by the corresponding root cross-sectional area. The results of this study showed that increasing drought stress severity decreased σ_{max}, F_{max} and root diameter values. However, *P. indica* inoculation increased σ_{max} by increasing of F_{max} and decreasing of root diameter. The interaction of endophyte inoculation and drought stress showed that the effect of *P. indica* on increasing σ_{max} and root diameter reduction was more significant at severe drought stress. Therefore, it can be concluded that the endophytic fungus, *P.indica*, can promote the ability of plant roots to penetrate into hard and dry soils especially during the initial growth stages.

Keywords: Endophytic fungus, Maximum root growth pressure, Root diameter, PEG-6000