



University of Tehran

Ectomycorrhizal symbiosis: an effective solution to improve salt tolerance in white Poplar (*Populus alba*)

Narges Sepasi¹ | Seyedeh Masoomeh Zamani² | Reihaneh Gholami Ghavamabad³

1. Research Institute of Forests and Rangelands, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Tehran, Iran. Email: sepasi.n68@gmail.com

2. Corresponding Author, Research Institute of Forests and Rangelands, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Tehran, Iran, Email: zamani832003@yahoo.com

3. Research Institute of Forests and Rangelands, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Tehran, Iran. Email: r.gholami@rifr-ac.ir

ARTICLE INFO

Article type:

Research Article

Article History:

Received: 24 September 2025

Revised: 05 January 2026

Accepted: 20 January 2026

Published online: 09 February 2026

Keywords:

Biomass,
Ectomycorrhiza,
Poplar,
Salinity.

ABSTRACT

Poplars (*Populus* spp.) are important tree species in poplar plantations and agroforestry programs due to their fast growth, high biomass production, and ecological adaptability. Mycorrhizal fungi, on the other hand, directly and indirectly enhance plant growth by improving resistance to abiotic stresses such as drought, salinity, and heavy metal pollution, as well as biotic stresses such as pests and diseases. Therefore, in the context of climate change and the increasing salinization of water and land resources, the production of stress-resistant seedlings using ectomycorrhizal fungi is essential. In this study, the potential for establishing symbiosis between the ectomycorrhizal fungus *Laccaria bicolor* and poplar seedlings under greenhouse conditions was investigated by inoculating a fungal substrate into poplar pots. After a growth period, the morphophysiological (growth parameters and biomass production) and biochemical (major nutrient elements) characteristics of mycorrhizal and non-mycorrhizal one-year-old poplar seedlings under salt stress conditions were evaluated. Overall, the results demonstrated that *L. bicolor* is a suitable ectomycorrhizal fungus for forming a symbiosis compatible with the ecological characteristics of poplar trees and for enhancing nutrient availability for plant growth. Statistical analyses showed that ectomycorrhizal treatment had significant effects on growth variables (stem length), biomass production (root and shoot dry biomass), and nutrient concentrations (nitrogen, phosphorus, and potassium) in poplar seedlings. In addition, under salt stress conditions, mycorrhizal seedlings exhibited significantly higher levels of antioxidant enzyme activity, photosynthesis, and transpiration compared to non-mycorrhizal seedlings.

Cite this article: Sepasi, N., Zamani, S.M., Gholami Ghavamabad, R. (2026). Ectomycorrhizal symbiosis: an effective solution to improve salt tolerance in white Poplar (*Populus alba*). *Journal of Forest and Wood Products*, 78 (4), 443-457. DOI: <http://doi.org/10.22059/jfwf.2026.402849.1373>



© The Author(s) **Publisher:** University of Tehran Press.

DOI: <http://doi.org/10.22059/jfwf.2026.402849.1373>



دانشگاه تهران

نشریه جنگل و فرآورده‌های چوب

شاپا الکترونیک: ۰۵۳۰-۲۳۸۳

وب گاه نشریه: <https://jfwf.ut.ac.ir>

همزیستی اکتومیکوریزا؛ راهکاری مؤثر برای بهبود تحمل شوری در سپیدار (*Populus alba*)

نرگس سپاسی^۱ | سیده معصومه زمانی^{۲*} | ریحانه غلامی قوام آباد^۳

۱. موسسه تحقیقات جنگل‌ها و مراتع کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، تهران، ایران. رایانامه: sepasi.n68@gmail.com

۲. نویسنده مسئول، موسسه تحقیقات جنگل‌ها و مراتع کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، تهران، ایران. رایانامه: zamani832003@yahoo.com

۳. موسسه تحقیقات جنگل‌ها و مراتع کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، تهران، ایران. رایانامه: r.gholami@rifr-ac.ir

اطلاعات مقاله

چکیده

نوع مقاله:

پژوهشی

تاریخ‌های مقاله:

تاریخ دریافت: ۱۴۰۴/۰۷/۰۲

تاریخ بازنگری: ۱۴۰۴/۱۰/۱۵

تاریخ پذیرش: ۱۴۰۴/۱۰/۳۰

تاریخ انتشار: ۱۴۰۴/۱۱/۲۰

کلیدواژه:

تنش شوری،

زی‌توده،

صنوبر،

همزیست خارجی.

صنوبرها (*Populus spp.*) به دلیل رشد سریع، تولید زی‌توده بالا و سازگاری خوب با مناطق اقلیمی مختلف، از گونه‌های درختی مهم در برنامه زراعت چوب هستند. قارچ‌های میکوریز به صورت مستقیم و غیر مستقیم رشد گیاه را از طریق ایجاد مقاومت در برابر تنش‌های غیر زیستی مانند خشکی، شوری، آلودگی فلزات سنگین و تنش‌های زیستی مانند آفات و بیماری‌ها، بهبود می‌بخشند. بنابراین با توجه به تغییرات اقلیمی و شورشیدن آب و اراضی، نیاز به استفاده از روش‌های تولید نهال‌های مقاوم به تنش با استفاده از قارچ‌های اکتومیکوریز، ضروری به نظر می‌رسد. در این پژوهش، امکان برقراری همزیستی بین قارچ اکتومیکوریز *Laccaria bicolor* و نهال‌های سپیدار (*P. alba*) در شرایط گلخانه با استفاده از تلقیح سوبسترای قارچی به گلدان‌های سپیدار بررسی شد. پس از یک دوره رویش، ویژگی‌های مورفوفیزیولوژیکی (متغیرهای رشد و تولید زی‌توده) و زیست‌شیمیایی نهال‌های یک‌ساله میکوریزایی و غیر میکوریزی سپیدار در شرایط تنش شوری ارزیابی شدند. در مجموع، نتایج نشان داد که قارچ *L. bicolor* گزینه مناسبی برای تشکیل همزیستی اکتومیکوریزایی سازگار با خصوصیات اکولوژیک درختان سپیدار و در دسترس قرار دادن عناصر غذایی برای رشد این گیاهان است. نتایج تجزیه و تحلیل داده‌های آماری نشان داد تیمار اکتومیکوریزی در سطح ۱ درصد تأثیر معنی‌داری بر متغیرهای رشد (طول ساقه)، تولید زی‌توده (زی‌توده خشک ریشه و اندام‌های هوایی) و غلظت عناصر غذایی (نیتروژن، فسفر و پتاسیم) در نهال‌های صنوبر داشت. همچنین در نهال‌های میکوریزی تحت شرایط تنش شوری افزایش معنی‌دار میزان آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، فتوسنتز و تعرق نسبت به نهال‌های غیر میکوریزی مشاهده شد.

استناد: سپاسی؛ نرگس، زمانی؛ سیده معصومه، غلامی قوام آباد؛ ریحانه (۱۴۰۴). همزیستی اکتومیکوریزا؛ راهکاری مؤثر برای بهبود تحمل شوری در سپیدار (*Populus alba*). نشریه

جنگل و فرآورده‌های چوب، ۷۸ (۴)، ۴۴۳-۴۵۷. DOI: <https://10.22059/jfwf.2026.402849.1373>

ناشر: مؤسسه انتشارات دانشگاه تهران.

© نویسندگان.

<https://doi.org/10.22059/jfwf.2026.402849.1373>



۱. مقدمه

شوری خاک از مؤلفه‌های غیر زیستی مهمی است که بقای گیاهان را تهدید می‌کند و رشد و عملکرد آنها را در بسیاری از زیست‌بوم‌ها تحت تأثیر قرار می‌دهد [۱، ۲]. گیاهان با قرار گرفتن در معرض تنش شوری، ابتدا تنش آبی را تجربه می‌کنند که منجر به کاهش توسعه برگ‌ها می‌شود، در صورتی که گیاه به مدت طولانی در معرض تنش شوری قرار گیرد، تنش یونی و در نهایت کاهش فتوسنتز و رشد و نمو گیاهی اتفاق می‌افتد [۳]. گیاه‌پالایی و کشت پوشش گیاهی در زمین‌های شور اقدامات مناسب و چالش برانگیزی هستند که در راستای مدیریت زمین‌های شور به کار گرفته می‌شوند. در فرآیند ایجاد پوشش گیاهی، روش‌های انتخاب و اصلاح گونه‌ها بسیار حیاتی است و احتمالاً با افزایش تحمل گیاه نسبت به نمک توسط میکروارگانیسم‌های مفید رخ می‌دهد. گونه‌های گیاهی که در گیاه‌پالایی مناطق شور استفاده می‌شوند عمدتاً هالوفیت‌ها هستند که برای بازسازی مناطق آسیب دیده در اثر انواع آلاینده‌های خاک، کاربرد دارند [۴، ۵]. علاوه بر راهکارهای ارائه شده مانند انتخاب گیاهان هالوفیت با توان تحمل بالای نمک، روش‌های مدیریت و بازسازی مناسب خاک نیز برای بهبود پایداری زیست‌بوم مورد نیاز است. گیاه‌پالایی^۱ با قارچ‌های همزیست که با میزبان خود تعاملات مثبتی دارند، یکی از روش‌های مؤثر برای پایداری اکوسیستم است. قارچ‌های میکوریزا مدت‌هاست که به عنوان عوامل مؤثر در تحمل به تنش‌های مختلف، به ویژه تنش شوری در گیاهان شناخته شده‌اند [۶].

قارچ‌های اکتومیکوریز برای جذب عناصر مغذی برای میزبان ضروری هستند و نقش مهمی در چرخه مواد غذایی و بهره‌وری میزبان در بسیاری از جنگل‌ها دارد. طبق برآوردها، ۷۰-۵۰ درصد بهره‌وری خالص سالانه، به ارتباط همزیستی درختان با قارچ‌ها ارتباط دارد [۷]. قارچ‌های میکوریز آربوسکولار و قارچ‌های اکتومیکوریز در ویژگی‌های ساختاری، گونه‌های گیاهی و قارچی که درگیر آنها هستند، از یکدیگر تمایز می‌یابند. در ریشه‌های میکوریزه شده توسط قارچ‌های آربوسکولار، قارچ از طریق سلول و داخل سلول به ناحیه کورتکس یا قشر ریشه نفوذ می‌کند اما در قارچ اکتومیکوریز فقط از طریق سلول به قشر ریشه نفوذ می‌کند [۸]. قارچ‌های اکتومیکوریز برخلاف گونه‌های میکوریز آربوسکولار که با بسیاری از گونه‌های زراعی ارتباط همزیستی دارند، تنها با حدود ۲ درصد از گیاهان چوبی و درختی ارتباط برقرار کرده و ساختارهای خاص همزیستی همراه با ارتباطی گسترده و سودمند را برای میزبان خود ایجاد می‌کنند [۹]. قارچ‌های میکوریز نه تنها مواد معدنی مغذی میزبان خود را از خاک تأمین می‌کنند، باعث حفاظت از میزبان در برابر طیف گسترده‌ای از تنش‌های زیستی و غیر زیستی می‌شوند. صنوبر یکی از میزبان‌های قارچ‌های اکتومیکوریز است. افزایش تقاضا برای چوب و فرآورده‌های چوبی و همچنین کاهش سطح جنگل‌ها در اثر خشکی و شور شدن فزاینده خاک‌ها [۱۰]، موجب توجه ویژه به زراعت چوب در ایران شده است. گونه‌های صنوبر به دلیل سازگاری وسیع بوم شناختی، تندرشد بودن، یکی از مناسب‌ترین گزینه‌ها برای این منظور است. گونه صنوبر کبوده به عنوان گونه سازگار با شرایط خشک و نیمه خشک، کیفیت چوب و فرم تنه مناسب برای استفاده در صنایع شناخته می‌شود [۱۱]. کلاگری و همکاران (۲۰۱۷) نشان دادند که کلون‌ها و هیبریدهای مختلف صنوبر رشد یافته در عرصه‌های شور از نظر ویژگی‌های ریشی با یکدیگر تفاوت معنی‌داری داشتند. چنانچه مقدار تجمع یون‌های شوری مانند سدیم در اندام هوایی صنوبرهای حساس به شوری در مقایسه با گونه‌های مقاوم بیشتر بود [۱۲]. این موضوع نشان می‌دهد که گیاهان مقاوم به شوری نسبت به گونه‌های حساس به طور کارآمدتری از انتقال سدیم به اندام‌های هوایی جلوگیری می‌کنند [۱۰].

گزارش‌های زیادی از اثرات مثبت تلقیح قارچ‌های اکتومیکوریز و افزایش توان تحمل نمک در گونه‌های مختلف گیاهی از جمله صنوبر وجود دارد. اتگانسورن و همکاران (۲۰۱۶) دریافتند که قارچ‌های اکتومیکوریز محتوای کلروفیل در گونه *Populus nigra* را افزایش داده و سطوح طبیعی تنفس ریشه را در شرایط شور، حفظ می‌کند [۱۳]. سا و همکاران (۲۰۱۹) نیز گزارش کردند که قارچ‌های اکتومیکوریز با کمک به حفظ سطوح NO_3 در گیاهان، در طول تنش شوری به افزایش توان تحمل نمک در هیبریدهای *Populus canescens* منجر می‌شوند [۱۴]. علاوه بر این، مسیر پاسخ به تنش (متابولیسم و هورمون‌ها) که در فرآیند همزیستی توسط قارچ اکتومیکوریز فعال می‌شود، می‌تواند به کاهش تنش شوری کمک کند، اما مکانیسم دقیقی که قارچ‌های

¹ Phytoremediation

ECM از آن استفاده می‌کنند، هنوز شناخته نشده است [۱۵].

افزایش اراضی شور و لب شور، هزینه سنگین واردات چوب و قطع بی‌رویه درختان از سوی دیگر، نیاز به افزایش زراعت چوب در مناطق مختلف کشور را اجتناب‌ناپذیر می‌نماید. هدف اصلی این پژوهش بررسی امکان برقراری همزیستی اکتومیکوریزایی بر روی گونه سپیدار در شرایط گلخانه بود. پس از آن، بررسی تأثیر همزیستی اکتومیکوریزایی بر برخی خصوصیات ریخت‌شناسی و بیوشیمیایی گیاه در شرایط تنش شوری و بهره‌گیری از نتایج این تحقیق در تولید نهال‌های مقاوم به شوری از اهداف این پژوهش بوده است.

۲. روش‌شناسی پژوهش

۲-۱. جمع‌آوری، شناسایی و تکثیر قارچ همزیست

اندام باردی قارچ اکتومیکوریز *Laccaria bicolor* از رویشگاه‌های صنوبر منطقه شفاورد در استان گیلان جمع‌آوری شد. پس از کشت و تکثیر میسلیم قارچ در محیط کشت ملین نورکنز (MMN (Modified Melin Norkans)، استخراج DNA ریبوزومی آن با استفاده از پروتکل بهینه‌شده CTAB انجام شد [۱۶]. تکثیر ناحیه ۵/۸ از DNA ریبوزومی با استفاده از آغازگرهای ITS1 & ITS4 انجام شد و واکنش زنجیره پلیمراز استفاده شد [۱۷]. از جدایه شناسایی شده که با کد دسترسی OR144087 در پایگاه داده NCBI ثبت شد، برای تلقیح به گیاهچه‌های سپیدار استفاده شد.

۲-۲. آماده‌سازی و تکثیر نهال‌های سپیدار

قلمه‌های ۲۰ سانتی‌متری سپیدار (*Populus alba*) از خزانه تحقیقاتی بخش تحقیقات صنوبر در ایستگاه تحقیقاتی البرز تهیه و در اواخر اسفندماه جهت کشت در گلدان‌های حاوی خاک سترون در گلخانه تحقیقاتی موسسه تحقیقات جنگل‌ها و مراتع کشور استفاده شد. ترکیب خاک استفاده شده شامل دو قسمت پیت، هشت قسمت شن با ذرات درشت و دو قسمت شن با ذرات ریز بود [۱۸] که پس از اختلاط درون بستر کشت ریخته شدند. پس از اطمینان از استقرار نهال‌های سپیدار در گلدان و شرایط گلخانه و حذف قلمه‌های ضعیف و نارس، همزیستی اکتومیکوریزایی بین نهال‌های صنوبر و قارچ‌های همزیست برقرار شد.

۲-۳. تلقیح قارچ و برقراری همزیستی

حدود یک ماه پس از تکثیر و کشت قلمه‌های سپیدار، زمانی که ارتفاع گیاهان به ۳۰ سانتی‌متر رسید، بستر رشدیافته با قارچ اکتومیکوریز *L. bicolor* به نهال سپیدار تلقیح شد [۱۹]. به‌منظور تهیه بستر قارچی بر پایه ورمیکولیت در ظروف پلی‌اتیلنی با ظرفیت ۲۵۰ میلی‌لیتر، از روش کریمان و همکاران (۲۰۱۲) همراه با بهینه‌سازی‌هایی استفاده شد [۲۰]. سوبستراهای حاوی ایناکولوم قارچی رشدیافته به پای ریشه نهال‌ها منتقل شد و در تیمار شاهد تنها بستر حاوی محیط کشت و فاقد ایناکولوم به ریشه اضافه شد. پس از گذشت ۳۰ روز از تلقیح قارچ اکتومیکوریز به گلدان، از هر تیمار به‌صورت تصادفی ۵ نهال در نظر گرفته شده و پس از خارج کردن ریشه گیاه از خاک، به‌طور کامل شستشو داده شد. بر اساس روش هاوولی (۲۰۰۶) ریشه به قطعات ده سانتی‌متری تقسیم شد و وجود همزیستی در هر گیاه با استریومیکروسکوپی و مشاهده مانتل و میسلیم خارج سلولی در نوک ریشه‌ها بررسی شد [۲۱].

۲-۴. برقراری تنش شوری

۱۴ هفته پس از تلقیح قارچ اکتومیکوریز به گلدان‌های دارای نهال‌های سپیدار، تنش شوری به نیمی (۵ گلدان) از نهال‌های سپیدار دارای همزیستی و نیمی از گیاهان فاقد همزیستی اعمال شد. طی دوره تنش نمکی، آبیاری گیاهان شاهد و دارای همزیستی بدون تنش شوری، مطابق با ۸۰ درصد ظرفیت زراعی آنها انجام شد. ظرفیت زراعی با روش وزنی اندازه‌گیری شد. سپس به تیمارهای تحت تنش مطابق با دستورالعمل اوتگانسورن و همکاران (۲۰۱۶) تنش شوری به‌میزان ۲۰۰ میلی‌لیتر محلول سدیم کلرید به هر گلدان به مدت ۳ بار در هفته و به صورت: هفته اول محلول ۱۰ میلی‌مولار سدیم کلرید، هفته دوم محلول ۳۰

میلی مولار، هفته سوم و قبل از جمع‌آوری نمونه‌ها محلول ۵۰ میلی‌مولار بر روی نیمی از گلدان‌های میکوریزی و غیر میکوریزی اعمال شد [۱۳].

۲-۵. اندازه‌گیری ویژگی‌های رویشی و بیوشیمیایی نهال‌های سپیدار

۱۴ هفته پس از تلقیح بستر قارچی به گیاه میزبان، از هر تیمار، ۵ گلدان به‌طور تصادفی انتخاب شده و خصوصیات رویشی و بیوشیمیایی آن ارزیابی شد. به‌منظور تعیین زی‌توده (ریشه، اندام‌های هوایی و برگ) نهال‌ها از گلدان‌ها خارج و پس از شستشوی ریشه‌ها، توسط قیچی استریل از قسمت یقه نهال قطع شدند و به قسمت‌های مختلف ریشه، شاخه و برگ، تقسیم شد. ساقه و برگ‌های جدا شده نیز جهت اندازه‌گیری ویژگی‌های ریخت‌شناختی در مراحل بعدی به کار گرفته شد. اندازه‌گیری وزن تر و خشک اندام‌های گیاهی با استفاده از ترازوی دیجیتال با دقت ۱ هزارم گرم انجام شد و سطح برگ با استفاده از دستگاه اندازه‌گیری سطح برگ مدل Kaiser RB2 (5450) و نرم‌افزار WinDIAS V.2 اندازه‌گیری شد [۲۲]. جوان‌ترین برگ هر گیاه (۵ گلدان از هر تیمار) به‌منظور اندازه‌گیری برخی پارامترهای فیزیولوژیکی مهم مانند میزان فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای آب، غلظت CO₂ بین سلولی، میزان تعرق، با استفاده از دستگاه LI-COR مدل LI-6400XT انتخاب شد. این اندازه‌گیری در ساعات اولیه صبح انجام گرفت [۲۳]. اندازه‌گیری آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی با استفاده از جمع‌آوری شاداب‌ترین و بزرگ‌ترین برگ‌های هر گیاه انجام شد. اندازه‌گیری فعالیت آنزیم کاتالاز (CAT) براساس روش سیمینس و همکاران (۱۹۹۴) [۲۴]، ارزیابی فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز (SOD) براساس روش جیانوپولیتیس و ریس (۱۹۹۷) [۲۵]، ارزیابی فعالیت آنزیم پراکسیداز (POD) براساس روش غناتی و همکاران (۲۰۰۲) [۲۶]، و سنجش مالون دی‌آلدئید (MDA) براساس روش کرم و همکاران (۱۹۹۱) [۲۴، ۲۵، ۲۶] صورت گرفت.

میزان عناصر پر مصرف اصلی در برگ‌های گیاهان تحت آزمایش بررسی شد. میزان ازت با استفاده از روش تیتراسیون بعد از تقطیر، میزان پتاسیم با استفاده از روش نشر شعله‌ای و میزان فسفر به روش کالیمتری (رنگ زرد مولیدات وانادات) اندازه‌گیری شد. این آزمایش به‌صورت طرح کاملاً تصادفی در قالب فاکتوریل انجام شد. فاکتورهای آزمایش شامل عامل زیستی در دو سطح (بدون میکوریز و دارای میکوریز) و عامل تنش در دو سطح (بدون تنش و تنش شوری) بودند. داده‌های آزمایشی با استفاده از نرم‌افزار SAS تجزیه و تحلیل شدند.

۳. یافته‌های پژوهش و بحث

۳-۱. برقراری همزیستی اکتومیکوریزایی

۱۴ هفته پس از تلقیح قارچ اکتومیکوریز به نهال‌های سپیدار، ساختارهای شاخص همزیستی اکتومیکوریزایی مانند غلاف هیفی^۱ و شبکه هارتیگ^۲ در ریشه‌های صنوبر تلقیح شده، مشاهده شد (شکل ۱). بررسی استریومیکروسکوپی ریشه نهال‌های تیمار شاهد هیچ‌گونه همزیستی را نشان نداد. قارچ اکتومیکوریز *L. bicolor* به‌عنوان یک قارچ مدل در ایجاد رابطه همزیستی با درختان صنوبر شناخته می‌شود و برقراری همزیستی اکتومیکوریزایی بین صنوبر و قارچ‌های مدل توالی شده، به‌ویژه برای کشف اکولوژی مولکولی بین درخت-میکوریز، مفید است [۲۸، ۲۹].

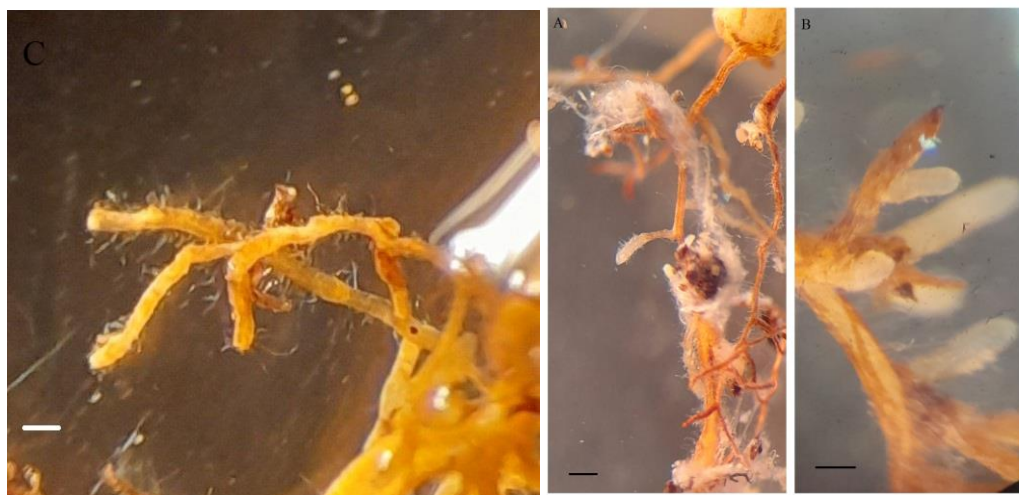
۳-۲. اندازه‌گیری صفات رشدی

براساس نتایج نمودار مقایسه میانگین و تجزیه واریانس (جدول ۱ و شکل‌های ۲، ۳ و ۴)، همزیستی اکتومیکوریزایی موجب افزایش ارتفاع ساقه، سطح برگ، وزن تر و خشک برگ، وزن تر و خشک ریشه، و وزن تر و خشک ساقه در تیمارها شد. قطر ساقه در تیمارهای مورد آزمایش تفاوت معنی‌داری نداشته، اما ارتفاع ساقه در تیمار دارای همزیستی بالاترین مقدار و تیمار شاهد تحت تنش شوری در پایین‌ترین مقدار بود که نشان‌دهنده توقف رشد گیاه در شرایط نمکی است. بالاترین اندازه سطح برگ در

^۱Hyphal mental

^۲Hartig net

تیمارهای دارای همزیستی و کمترین در تیمار شاهد تحت تنش شوری برآورد شد (شکل ۴). این یافته‌ها با نتایج مطالعات صورت گرفته بر روی صنوبر و دیگر گونه‌های گیاهی که نشان‌دهنده اثرات سودمند کلونیزاسیون اکتومیکوریزایی بر گیاهان میزبان تحت شرایط تنش و غیر تنش است، مطابقت دارد [۳۰، ۳۱]. بررسی اثرات تلقیح این قارچ به گیاهچه‌های سپیدار در شرایط تنش خشکی موجب بهبود صفات رشدی در تیمارهای دارای همزیستی می‌شود [۱۹].



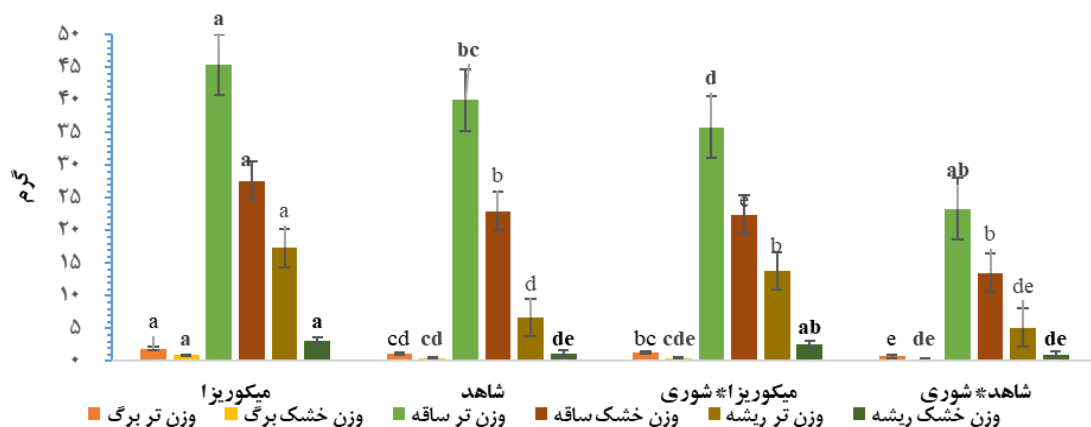
شکل ۱. A-B: همزیستی اکتومیکوریزایی نهال سپیدار و قارچ *L. bicolor* در شرایط گلخانه و C: ریشه شاهد (مقیاس: یک میلی‌متر)

افزایش صفات رشدی در نهال‌های میکوریزی در این پژوهش را می‌توان به نقش قارچ‌های اکتومیکوریز در افزایش جذب عناصر غذایی و افزایش میزان کلروفیل مربوط دانست. افزایش کلروفیل منجر به افزایش جذب نور و در نتیجه افزایش فتوسنتز شده که باعث افزایش رشد و وزن خشک و تر نهال‌های دارای همزیستی می‌شود. نتایج به دست آمده با نتایج مرنکا و همکاران (۲۰۱۲) مطابقت دارد [۳۲]. قارچ‌های همزیست همچنین موجب افزایش میزان جذب آب در گیاه میزبان نسبت به تیمارهای غیر میکوریزایی شد. افزایش جذب آب موجب تورژسانس در سلول‌ها می‌شود که این خود عامل محرک طولی شدن سلول‌ها است. گسترش سیستم هیفی در اطراف ریشه گیاه میزبان و در نتیجه افزایش تماس ریشه با خاک، موجب بالابردن توانایی جذب آب در گیاهان میکوریزایی می‌شود. علاوه بر این، قارچ همزیست جذب عناصر غذایی از خاک، فعالیت آنتی‌اکسیدانی آنزیمی و غیر آنزیمی را در میزبان افزایش داده و موجب افزایش رشد اندام‌های هوایی و ماده خشک آنها می‌شود [۳۳].

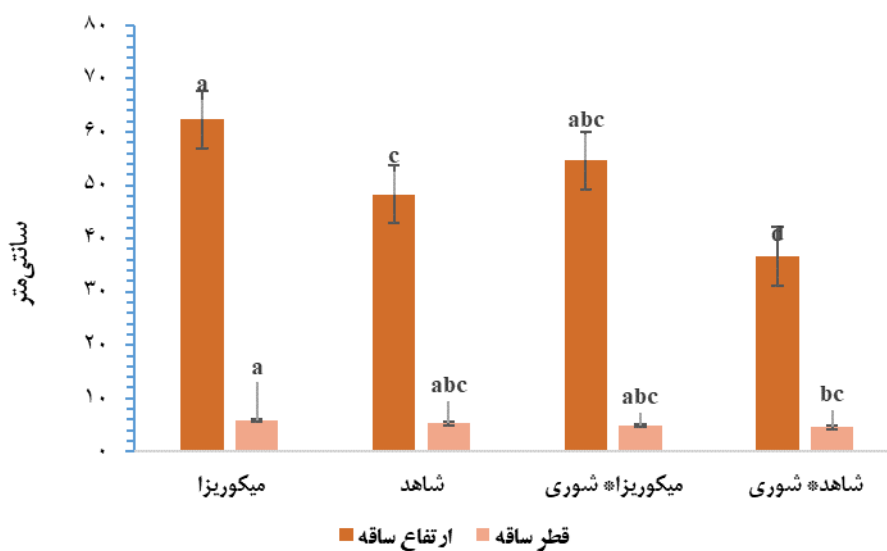
جدول ۱. تجزیه واریانس مولفه‌های رشدی تحت تأثیر تیمار شوری و میکوریزا

منبع تغییرات	د. آزادی	وزن خشک ریشه (گرم)	وزن تر ریشه (گرم)	ارتفاع ساقه (گرم)	قطر ساقه (گرم)	وزن خشک برگ (گرم)	وزن تر خشک ساقه (گرم)	وزن خشک ساقه (گرم)	وزن تر ساقه (گرم)	سطح برگ (میلی متر مربع)
عامل زیستی	۱	۹/۱۱**	۲۹/۰۸**	۷۶۸/۰۰**	۰/۹۶*	۱/۴۴**	۰/۲۳**	۵۶/۲۹ ^{ns}	۱۴۹/۷۳ ^{ns}	۵۷۳/۰۷**
عامل تنش	۱	۰/۳۵ ^{ns}	۲۱/۷۶**	۲۸۰/۳۳**	۱/۷۶**	۰/۷۹**	۰/۲۶**	۸۰/۰۳ ^{ns}	۱۵۳/۱۵ ^{ns}	۳۴۹/۹۷**
عامل زیستی×عامل تنش	۱	۰/۰۵ ^{ns}	۱/۹۶ ^{ns}	۱۲/۰۰ ^{ns}	۰/۲۷ ^{ns}	۰/۰۳ ^{ns}	۰/۰۶**	۶۳/۶۱ ^{ns}	۲۷۹/۶۵*	۳۰/۴۴*
خطا آزمایش	۸	۰/۰۸	۰/۹۳	۱۵/۵۸۳	۰/۱۲	۰/۰۲	۰/۰۰	۲۱/۴۶	۳۸/۷۵	۴/۴۱
ضریب تغییرات		۱۵/۴۰	۹/۰۵	۷/۸۱	۶/۸۸	۱۱/۵۹	۱۴/۲۷	۲۲/۵۷	۱۷/۶۶	۸/۱۶

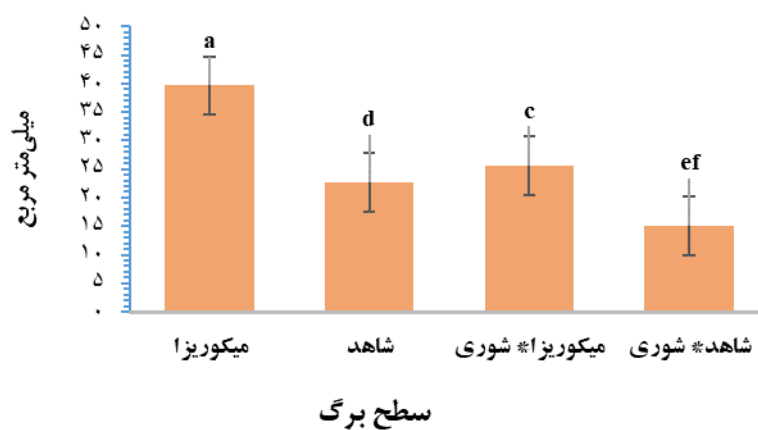
** و * به ترتیب نشان‌دهنده معنی‌داری در سطح احتمال یک درصد و پنج درصد.



شکل ۲. مقایسه میانگین مؤلفه‌های رشدی تحت تأثیر تیمار شوری و میکوریزا



شکل ۳. مقایسه میانگین قطر و ارتفاع ساقه تحت تأثیر تیمار شوری و میکوریزا



شکل ۴. مقایسه میانگین سطح برگ تحت تأثیر تیمار شوری و میکوریزا

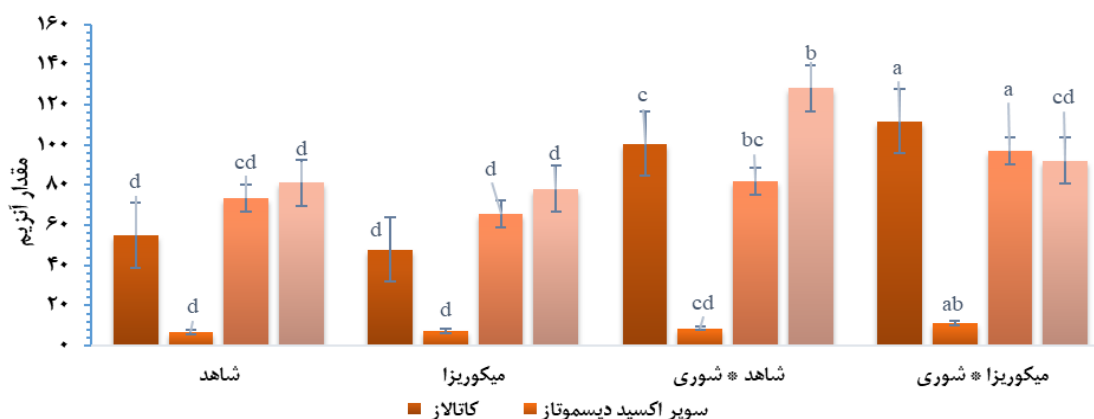
۳-۳. اندازه‌گیری آنزیم‌های آنتی اکسیدانی

در شرایط تنش شوری، میزان آنزیم‌های SOD، CAT و POD در تیمارهای دارای همزیستی افزایش معنی‌داری نسبت به سایر تیمارها پیدا کرد که نشان‌دهنده اثر همزیستی در مقابله با تنش شوری است، این در حالیست که در تیمار شاهد تحت تنش شوری نیز میزان آنزیم CAT نسبت به تیمارهای فاقد تنش بیشتر بوده و دارای تفاوت معنی‌داری با سایر تیمارهای آزمایش است اما بالاترین میزان آنزیم‌های SOD، CAT و POD در تیمار میکوریزا-شوری و بالاترین میزان MDA در تیمار شاهد تحت تنش شوری مشاهده شد (شکل ۵). تحقیقات متعدد نشان داده است با افزایش شدت نمک، میزان مالون دی‌آلدئید به صورت تدریجی افزایش می‌یابد در حالی که تلقیح گیاهان با قارچ‌های همزیست داخلی و خارجی باعث کاهش قابل توجه این آنزیم در غلظت‌های مختلف NaCl می‌شود. این نتایج با نتایج تحقیقات هان و همکاران (۲۰۲۴) مطابقت دارد [۳۴]. افزایش مقدار پرولین، مالون دی‌آلدئید و فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانی در گونه‌های مختلف صنوبر تحت تأثیر تنش شوری در پژوهش‌های لو و همکاران (۲۰۱۴) [۳۵] و وو و همکاران (۲۰۱۶) نیز گزارش شده است [۳۵، ۳۶]. در واقع مقاومت گیاه به تنش شوری با تحریک آنزیم‌های آنتی اکسیدانی و کاهش آسیب و خسارت اکسیداتیو مرتبط و همراه است [۳۶].

جدول ۲. تجزیه واریانس آنزیم‌های آنتی اکسیدانی تحت تأثیر تیمار شوری و میکوریزا

منبع تغییرات	درجه آزادی	سوپراکسید دیسموتاز مقدار آنزیم بر حسب واحد بر گرم	پراکسیداز (unit g ⁻¹ FW)	کاتالاز U/g	مالون الدئید (μmol g ⁻¹ FW)
عامل زیستی	۱	۷/۶۸**	۶۰/۸۹ns	۳۱۵/۴۷ns	۱۳۱۹/۴۳ns
عامل تنش	۱	۲۴/۵۳**	۱۴۸۰/۳۲**	۶۲۰۰/۰۵**	۲۲۸۲/۰۷*
عامل زیستی×عامل تنش	۱	۳/۰۰*	۴۸۲/۵۲*	۸۹۱/۸۱ns	۶۵۵/۷۸ns
خطا آزمایش	۸	۰/۵۵	۵۵/۶۸	۱۶۸/۵۵	۲۳۷/۴۵
ضریب تغییرات		۸/۶۹	۹/۲۵	۱۷/۴۹	۱۶/۶۷

** و * به ترتیب نشان‌دهنده معنی‌داری در سطح احتمال یک درصد و پنج درصد.



شکل ۵. مقایسه میانگین آنزیم‌های آنتی اکسیدانی تحت تأثیر تیمار شوری و میکوریزا

تنش نمکی تولید گونه‌های اکسیژن فعال را در گیاهان القا می‌کند که منجر به تنش اکسیداتیو می‌شود. گونه‌های اکسیژن فعال با اکسید کردن اجزای سلولی موجب آسیب به لیپیدها، پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک و تخریب غشای سلولی می‌شوند [۳۷، ۳۸]. مالون دی‌آلدئید (MDA) محصول نهایی پراکسیداسیون لیپیدی است و غلظت آن بیانگر میزان آسیب وارد شده به گیاه است. در مطالعات هان و همکاران (۲۰۲۴)، محتوای MDA در گیاهان صنوبر تحت تنش شوری افزایش یافت و افزایش پراکسیداسیون لیپیدی تحت تنش شوری را تأیید کرد [۳۴]. سیستم آنتی اکسیدانی گیاه نقش مهمی در میانجی‌گری تحمل به

تنش محیطی دارد و گیاهان سیستم دفاعی را با تغییر فعالیت آنزیم‌ها برای حذف گونه‌های فعال اکسیژن به کار می‌گیرند. آنزیم سوپراکسید دیسموتاز (SOD) تبدیل رادیکال‌های سوپراکسید به H_2O و اکسیژن را کاتالاز می‌کند [۳۹]. جفت‌های پراکسیداز (POD) غلظت رادیکال‌های آزاد را کاهش داده و از پراکسیداسیون لیپیدی جلوگیری می‌کند [۴۰]. کاتالاز (CAT) در از بین بردن H_2O_2 پس از واکنش با رادیکال‌های سوپراکسید با واسطه سوپراکسید دیسموتاز، شرکت می‌کند [۴۱]، کاهش فعالیت آنزیم‌هایی مانند کاتالاز می‌تواند سبب تجمع پراکسید هیدروژن و در نتیجه کاهش فعالیت برخی آنزیم‌های چرخه کالوین نظیر ریبولوز مونوفسفات، کیناز و بی فسفاتاز شود [۴۲]. تلقیح قارچ‌های همزیست می‌تواند باعث افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی در گیاهان شود، چنانچه در تحقیق هان و همکاران (۲۰۲۴) نشان داده شد که تحت شرایط تنش نمک، قارچ‌های میکوریز همزیست باعث افزایش فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، پراکسیداز و سوپراکسید دیسموتاز در جهت مقابله با تنش اکسیداتیو شد [۳۴].

۳-۴. اندازه‌گیری عناصر غذایی اصلی

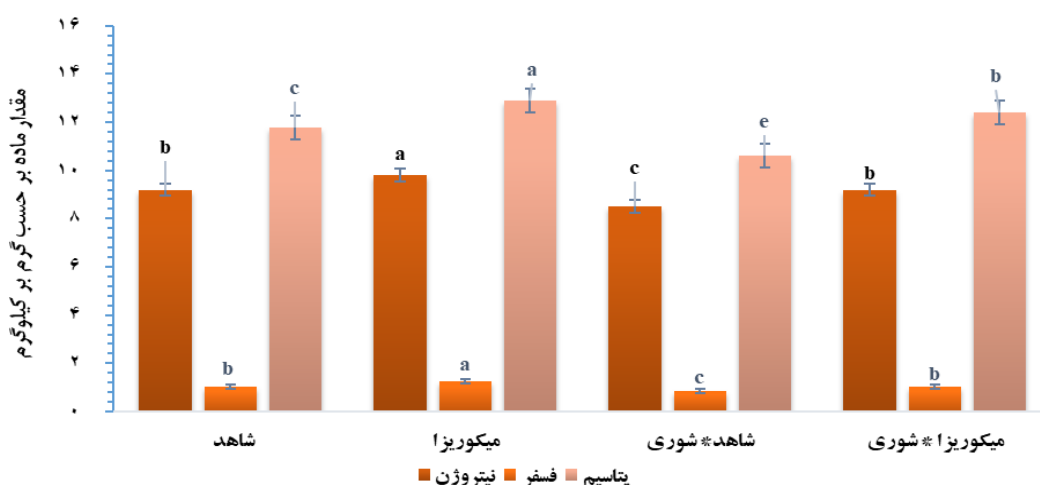
براساس نتایج جدول تجزیه واریانس (جدول ۳) و نمودار مقایسه میانگین (شکل ۶)، همزیستی اکتومیکوریزایی موجب افزایش جذب عناصر نیتروژن، پتاسیم و فسفر در مقایسه با تیمارهای فاقد همزیستی می‌شود. بالاترین میزان عناصر پرمصرف در گیاهان دارای همزیستی اکتومیکوریزایی مشاهده شد که اختلاف معنی‌داری با گیاهان شاهد داشت. کمترین میزان جذب عناصر در تیمار شاهد تحت تنش شوری مشاهده شد که نشان‌دهنده تأثیر تنش نمکی بر عدم جذب عناصر مورد نیاز برای رشد گیاهان است. مقایسه تیمارهای تحت تنش شوری نشان می‌دهد مقدار عناصر در برگ گیاهان دارای همزیستی، اختلاف معنی‌داری با تیمار شاهد تحت تنش شوری دارد، اگرچه تنها از نظر میزان پتاسیم با تیمار شاهد دارای اختلاف معنی‌دار است (شکل ۶).

به‌طور تقریبی تخمین زده شده است که بیش از ۹۰ درصد فسفر مورد نیاز گیاه، ۵۰ درصد نیتروژن و مقادیر مشابه ریزمغذی‌ها توسط قارچ‌های میکوریز برای گیاه میزبان تأمین می‌شود. تعداد زیادی از قارچ‌های میکوریز توانایی محافظت از گیاه در برابر غلظت‌های سمی این عناصر را نیز دارا هستند؛ برخی قارچ‌های میکوریز به‌عنوان بافر زنده عمل می‌کنند و در صورت دسترسی به غلظت‌های پایین، مواد مغذی مورد نیاز را فراهم کرده و در صورت رسیدن به سطوح بالاتر، آنها را سم‌زدایی می‌کنند [۴۳]. شواهدی وجود دارد که نشان می‌دهد رسوبات نیتروژن انسانی به‌طور بالقوه نیازهای تغذیه‌ای اکوسیستم جنگل را تغییر داده و سیستم را به سمت محدودیت فسفر سوق داده است [۴۴، ۴۵، ۴۶]. آلمیدا و همکاران (۲۰۱۹) گزارش کردند در منطقه‌ای با رسوب نیتروژن بالا، اضافه کردن کود فسفر، تأثیر بسیار مثبتی بر رشد درختان داشته است و این باور که نیتروژن ماده غذایی اصلی تنظیم‌کننده رشد گیاه در جنگل‌های شمالی است را زیر سوال برده است. در دسترس بودن فسفر در خاک، مستقیماً با رشد قارچ‌های ECM، تبادل مواد غذایی آنها و تعاملات آنها با گیاه میزبان، اثرگذار است [۴۴]. تحقیقات متعددی گزارش کرده‌اند که سطح فسفر در گیاهانی که با قارچ‌های اکتومیکوریز تعامل دارند، بسیار بیشتر از گیاهانی است که فاقد این ارتباط هستند [۹]. در شرایط کمبود شدید فسفر در خاک، کربن بیشتری به هیف‌های اکتومیکوریز اختصاص داده می‌شود و این به قیمت مصرف زی‌توده هوایی گیاه میزبان، تمام می‌شود [۴۷]. افزودن کود فسفر به محیط‌های دارای محدودیت مواد غذایی، با اثرات قابل توجهی بر زی‌توده و ترکیب جامعه قارچی ECM همراه بوده است به‌طوری‌که موجب کاهش زی‌توده زیرزمینی برای ریشه‌ها و قارچ‌های ECM شده و به نفع جوامعی با گونه‌های دارای زی‌توده کم و هیف‌های اکتشافی کوتاه است [۴۸، ۴۹، ۵۰]. در مقابل، گونه‌های با زی‌توده بالا که برای کاوش خاک در مسافت‌های بالا تخصص یافته‌اند، در محیط‌های با محدودیت فسفر رشد می‌کنند [۵۱]. بنابراین، تولید میسلیم قارچی در زمان کمبود فسفر افزایش پیدا می‌کند و هنگامی که فسفر به مقدار کافی در دسترس باشد، زی‌توده قارچی و میسلیم‌های اکتشافی سرکوب می‌شوند. برخی منابع گزارش کرده‌اند که کمبود فسفر باعث افزایش زی‌توده EMF در جهت بهبود یافتن و جذب فسفر خواهد شد [۵۲، ۵۳]. روسن استاک و همکاران (۲۰۱۶) افزایش زی‌توده ریشه و اندام‌هایی هوایی را در جنگل *Picea alba* دارای محدودیت فسفر در مقایسه با جنگل‌های دارای فسفر مناسب، گزارش کردند [۵۱].

جدول ۳. تجزیه واریانس عناصر اصلی تحت تأثیر تیمار شوری و میکوریزا

منبع تغییرات	درجه آزادی	نیترژن (گرم بر کیلوگرم)	فسفر (گرم بر کیلوگرم)	پتاسیم (گرم بر کیلوگرم)
عامل بیولوژیک	۱	۴/۸۰**	۰/۱۷**	۱۲/۸۰**
عامل تنش	۱	۲/۳۵**	۰/۱۱**	۵/۹۴**
عامل زیستی × عامل تنش	۱	۰/۱۷*	۰/۰۱۱ns	۰/۴۶*
خطا	۲۶	۰/۰۴	۰/۰۱	۰/۰۹
کل	۲۹	-	-	-
ضریب تغییرات		۲/۳۹	۱۰/۶۹	۲/۶۸

** و * به ترتیب نشان‌دهنده معنی‌داری در سطح احتمال یک درصد و پنج درصد.



شکل ۶. نمودار مقایسه میانگین عناصر غذایی اصلی تحت تأثیر تیمار شوری و میکوریزا

۳-۵. اندازه‌گیری خصوصیات فیزیولوژیکی

اثرات نامطلوب تنش شوری منجر به تغییرات ریخت‌شناختی و ساختار میکروسکوپی در گیاهان صنوبر می‌شود. گیاهان *P. alba* در معرض نمک، به‌طور قابل توجهی سطح و رسانایی روزنه را کاهش داده اما تراکم روزنه و هدایت هیدرولیکی را افزایش دادند [۵۳، ۵۴، ۵۵]. کاهش سطح برگ در صنوبرهای تحت تنش نمک می‌تواند یکی از دلایل کاهش سطح روزنه و افزایش تراکم روزنه باشد [۵۶]. درصد از دست دادن هدایت هیدرولیکی در شرایط فاقد تنش شوری به میزان ۳۱/۸۳ درصد و در غلظت ۱۵۰ میلی مولار نمک، به ۸۳/۸۳ درصد افزایش یافت که باعث کاهش شدید هدایت هیدرولیکی و اطمینان از بازدهی بالای آن می‌شود. بنابراین درختان صنوبر تعرق خود را با کاهش روزنه‌ها و هدایت روزنه‌ای و افزایش مقادیر هدایت هیدرولیکی برای مقابله با کمبود آب ناشی از تنش نمکی، کاهش می‌دهند [۵۵].

براساس اطلاعات نمودار مقایسه میانگین (شکل ۱۰) میزان فتوسنتز در گیاهچه‌های سپیدار دارای همزیستی میکوریزایی مشاهده شده که دارای اختلاف معنی‌داری با شاهد و تیمارهای تحت تنش شوری هستند. پایین‌ترین نرخ فتوسنتز در میان تیمارهای فاقد همزیستی و تحت تنش شوری مشاهده شد. کاهش میزان فتوسنتز در گیاهچه‌های میکوریزی نسبت به گیاهچه‌های فاقد همزیستی در شرایط مشابه به میزان کمتری رخ داده و میزان آن نسبت به شاهد معنی‌دار نیست. میزان هدایت روزنه‌ای در تیمارهای تحت تنش شوری نسبت به تیمارهای فاقد تنش کاهش پیدا کرد و کمترین میزان آن در تیمار شاهد تحت تنش شوری مشاهده شد که اختلاف معنی‌داری با سایر تیمارها داشت (شکل ۹). بالاترین میزان کربن دی‌اکسید بین سلولی در

تیمارهای همزیست شده تحت تنش شوری مشاهده شد، اگرچه اختلاف معنی دار با سایر تیمارها وجود نداشت. همچنین کمترین مقدار CI نیز در گیاهچه‌های شاهد مشاهده شد (شکل ۷). نرخ تعرق در نهال‌های سپیدار دارای همزیستی اکتومیکوریزایی نسبت به سایر تیمارها بیشتر بوده، اگرچه تنها با تیمار شاهد تحت تنش شوری اختلاف معنی دار داشت (شکل ۸). کمترین میزان تعرق در نهال‌های شاهد تحت تنش نمک مشاهده شد که اختلاف معنی داری با سایر تیمارها داشت. بنابراین در تیمارهای دارای همزیستی اکتومیکوریزایی، کاهش کمتری در میزان تعرق گیاه نسبت به تیمارهای فاقد همزیستی در شرایط تنش اتفاق می‌افتد که نقش قارچ همزیست در ثبات شرایط گیاه میزبان خود را نشان می‌دهد.

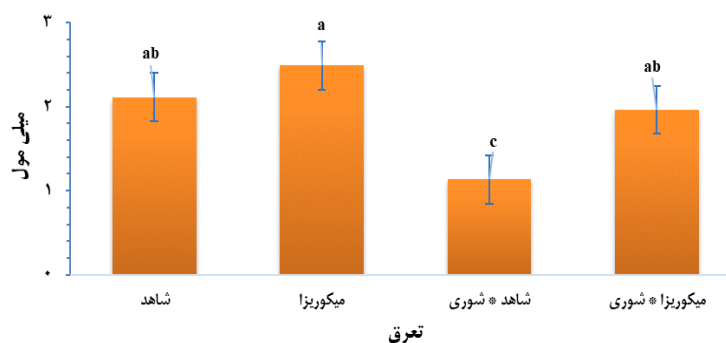
جدول ۴. نتایج تجزیه واریانس مؤلفه‌های فیزیولوژیکی تحت تأثیر تیمار شوری و میکوریزا

منبع تغییرات	درجه آزادی	فتوستتر	هدایت روزنه‌ای	کربن دی اکسید بین سلولی	تعرق
عامل زیستی	۱	۰/۰۱ns	۰/۰۰ns	۱۸۸/۲۷ns	۰/۱۵ns
عامل تنش	۱	۴۹/۷۱**	۰/۰۵**	۲۸۳/۱۹ns	۱/۷۰**
عامل زیستی×عامل تنش	۱	۲۲/۵۴*	۰/۰۲*	۱۳/۲۸ns	۱/۰۸*
خطا آزمایش	۸	۲/۳۹	۰/۰۰	۱۳۴/۴۳	۰/۰۹
ضریب تغییرات		۱۵/۲۳	۱۷/۳۳	۴/۸۳	۱۶/۳۹

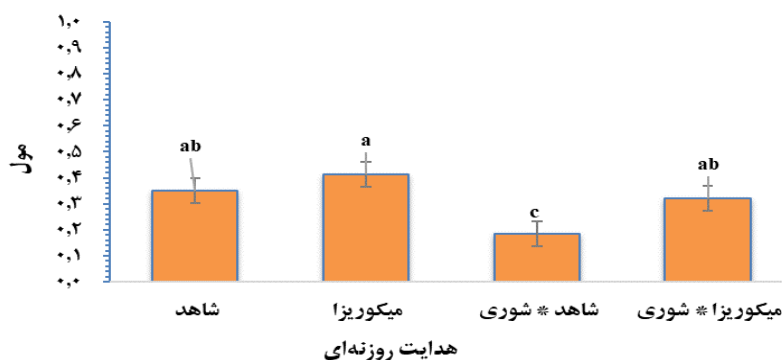
** و * به ترتیب نشان‌دهنده معنی داری در سطح احتمال یک درصد و پنج درصد.



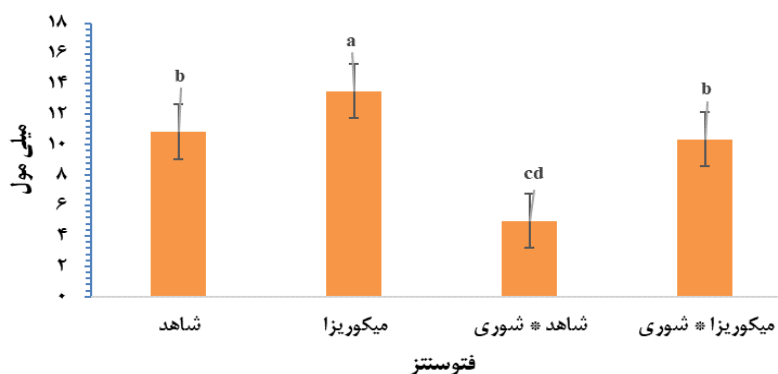
شکل ۷. مقایسه میانگین CO₂ بین سلولی تحت تأثیر تیمار شوری و میکوریزا



شکل ۸. مقایسه میانگین میزان تعرق تحت تأثیر تیمار شوری و میکوریزا



شکل ۹. مقایسه میانگین هدایت روزنه‌ای تحت تأثیر تیمار شوری و میکوریزا



شکل ۱۰. مقایسه میانگین فتوسنتز تحت تأثیر تیمار شوری و میکوریزا

۴. نتیجه‌گیری

در مجموع نتایج این آزمایش‌ها نشان می‌دهد که قارچ *L. bicolor* گزینه مناسبی برای تشکیل همزیستی اکتومیکوریزایی سازگار با خصوصیات بوم‌شناختی درختان سپیدار (تندرشد بودن، قابلیت کشت انبوه و خالص، نیاز آبی بالا و نیمه‌حساس نسبت به تنش - های آبی و شوری) و در دسترس قرار دادن عناصر غذایی به‌ویژه نیتروژن برای رشد این گیاهان است. جنس صنوبر شکل‌های مختلفی از آسیب ناشی از تنش شوری شامل کاهش و بازدارندگی رشد، آسیب به اندام برگ، اختلالات فیزیولوژیکی مرتبط با عملکردهای سوخت و ساز گیاه و تغییر در جذب و تجمع عناصر غذایی در اندام‌های گیاهی را بروز می‌دهد. نظر به محدودیت سطح جنگل‌های طبیعی کشور، توان تولیدی کم رویشگاه‌های جنگلی و نیاز روزافزون به مواد اولیه چوب، کشت و توسعه درختان تندرشد می‌تواند بخش قابل ملاحظه‌ای از نیازهای صنایع چوب را تأمین کند. با توجه به اینکه قارچ اکتومیکوریز *L. bicolor* قادر به افزایش زی‌توده اندام‌های هوایی گیاهان تحت آزمایش در شرایط تنش شوری بود و از طرفی گونه‌های صنوبر نقش ویژه‌ای در تولید چوب مورد نیاز کشور دارند، تولید نهال‌های سازگار و همزیست با این قارچ اکتومیکوریز، راهکار امیدبخشی برای: ۱- به‌حداقل رساندن شوک ابتدایی و در نتیجه خشکیدگی نهال‌های به‌کار گرفته شده در بخش احیای جنگل‌ها، ۲- افزایش تحمل گونه سپیدار نسبت به شوری، ۳- بهبود وضعیت فیزیولوژیکی میزبان در طی جنگلکاری‌ها و احیای مناطق آسیب‌دیده، خاک‌های شور و لب شور و ۴- افزایش بازدهی تولید چوب خواهد بود. پیشنهاد می‌شود همزیستی اکتومیکوریزایی بر روی گونه‌های حساس‌تر به شوری مانند گونه‌های *P. deltoidea* و *P. euramericana* که بخش وسیعی از صنوبرکاری‌های ایران را دارند، مورد بررسی قرار گیرد.

۵. منابع

- [1] Kopittke, P.M., Menzies, N.W., Wang, P., McKenna, B.A. & Lombi, E. (2019). Soil and the intensification of agriculture for global food security. *Environment International*, 132, 105078.
- [2] Singh, A. (2021). Soil salinization management for sustainable development: A review. *Journal of Environmental Management*, 277, 111383
- [3] Wu, N., Li, Z. Wu, F. & Tang, M. (2016). Comparative photochemistry activity and antioxidant responses in male and female *Populus cathayana* cuttings inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi under salt. *Scientific Reports*, 6, 37663
- [4] Litalien, A. & Zeeb, B. (2020). Curing the earth: A review of anthropogenic soil salinization and plant-based strategies for sustainable mitigation. *Science of the Total Environment*, 698, 134235
- [5] Jesus, J.M., Danko, A.S., Fiúza, A. & Borges, M.T. (2015). Phytoremediation of salt-affected soils: A review of processes, applicability, and the impact of climate change. *Environmental Science and Pollution Research*, 22, 6511-6525.
- [6] Muhsin, T.M. & Zwiazek, J.J. (2002). Colonization with *Hebeloma crustuliniforme* increases water conductance and limits shoot sodium uptake in white spruce (*Picea glauca*) seedlings. *Plant Soil*, 238, 217-225.
- [7] Courty, P.E., Buée, M., Diedhiou, A.G., Frey-Klett, P., Le Tacon, F., Rineau, F., Turpault, M.P., Uroz, S. & Garbaye, J. (2010). The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: New perspectives and emerging concepts. *Soil Biology & Biochemistry*, 42, 679-698.
- [8] Bucking, H., Liepold, E. & Ambilwade, P. (2012). The Role of the Mycorrhizal Symbiosis in Nutrient Uptake of Plants and the Regulatory Mechanisms Underlying These Transport Processes. *Plant Science*, Chapter 4.
- [9] Smith S. & Read D. (2008). Colonization of roots and anatomy of arbuscular mycorrhiza, in *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, London., pp. 42-90.
- [10] Salehi, A., Calagari, M. & Abbasi, H.R. (2023). Morphophysiological and biochemical responses of *Populus nigra* L. under salinity stress. *Iranian Journal of Forest and Poplar*, 32 (3), 214-231 (In Persian)
- [11] Daneshvar, H., Kiani, B. & Modir Rahmati, A. (2006). Effect of different concentrations of sodium and calcium chloride salts on growth and percentage of leaf and root elements. *Research of Iran's Forest and Spruce*, 14(1), 20-8. (In Persian)
- [12] Calagari, M., Salehi Shanjani, P. & Banj Shafiei, Sh. (2017). Growth comparison of two poplar species (*Populus alba* and *Populus euphratica*) and their hybrid in the saline and non-saline soils. *Journal of Plant Researches*, 30(1), 143-154 (In Persian)
- [13] Otgonsuren, B., Rewald, B., Godbold, D.L. & Göransson, H. (2016). Ectomycorrhizal inoculation of *Populus nigra* modifies the response of absorptive root respiration and root surface enzyme activity to salinity stress. *Flora*, 224, 123-129.
- [14] Sa, G., Yao, J., Deng, C., Liu, J., Zhang, Y., Zhu, Z., Zhang, Y., Ma, X., Zhao, R., Lin, S. & et al. (2019). Amelioration of nitrate uptake under salt stress by ectomycorrhiza with and without a Hartig net. *New Phytologist*, 222, 1951-1964.
- [15] Guerrero-Galan, C., Calvo-Polanco, M. & Zimmermann, S.D. (2019). Ectomycorrhizal symbiosis helps plants to challenge salt stress conditions. *Mycorrhiza*, 29, 291-301.
- [16] Zamani, S. M., Mohammadi Goltapeh, E., Safaie, N. & Pedrdam, M. (2018). Diversity of ectomycorrhizal fungi recovered from the roots of oak trees in Hyrcanian forests of Iran. *Iranian Journal of Forest and Poplar Research*, 26(3), 291-305. (In Persian)
- [17] Gardes, M & Bruns, T.D. (1993). ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes-application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Molecular Ecology*, 2, 113-118.
- [18] Muller, A., Volmer, K.m., Mishra-Knyrim, M. & Polle, A. (2013). Growing poplars for research with and without mycorrhizas. *Frontiers in Plant Science*, 4(1).

- [19] Sepasi, N., Taheri, A., Zamani, S.M., Jahani, M. & Farashiani, M.E. (2023). Effect of ectomycorrhizal fungus *Laccaria bicolor* on some physiological and morphological characteristics of *Populus alba* under drought stress and *Cytospora* canker conditions. *Journal of Plant Production Research*, 31(1), 47-68.
- [20] Kariman, KH., Barker, S., Finnegan, P.M. & Tibbett, M. (2012). Dual mycorrhizal associations of jarrah (*Eucalyptus marginata*) in a nurse-pot system. *Australian Journal of Botany*, 60, 661-668.
- [21] Hawley, G.L. (2006). Ectomycorrhizal characterisation, species diversity and community dynamics in *Pinus patula* plantations. PhD thesis, Rhodes University.
- [22] Kafi, M., Daneshvar Hakimi Meybodi, N., Nikbakht, A. Rejali, F. & Daneshkhah, M. (2013). Effect of humic acid and mycorrhiza fungi on some characteristics of "Speedy green" perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). greenhouse cultivation. *Sci and Techno Greenhouse Cult*, 4(13), 49-58. (In Persian)
- [23] Garen, J.C., Branch, H.A., Borrego, I., Blonder, B., Stinziano, J.R. & Michaletz, S.T. (2022). Gas exchange analysers exhibit large measurement error driven by internal thermal gradients. *New Phytologist*, 236(2), 369-384
- [24] Siminis, C.I., Kanellis, A.K. & Roubelakis-Angelakis, K.A. (1994). Catalase Is Differentially Expressed in Dividing and Nondividing Protoplasts. *Plant Physiol*, 105(4), 1375-1383.
- [25] Giannopolitis, C.N. & Ries, S.K. (1977). Superoxide Dismutases. *Plant Physiology*, 59, 309-314.
- [26] Ghanati, F., Morita, A. & Yokota, H. (2002). Induction of suberin and increase of lignin content by excess boron in tobacco cells. *Soil Science and Plant Nutrition*, 48, 357-364.
- [27] Kramer, G.F., Norman, H.A., Krizek, D.T. & Mirecki, R.M. (1991). Influence of UV-B radiation on polyamines, lipid peroxidation and membrane lipids in cucumber. *Phytochemistry*, 30, 2101-2108
- [28] Martin, F. & Selosse, M.A. (2008). The *Laccaria* genome: a symbiont blueprint decoded. *New Phytol*, 180, 296-310.
- [29] Marmeisse, R., Nehls, U., Öpik, M., Selosse, M.A. & Pringle, A. (2013). Bridging mycorrhizal genomics, meta genomics and forest ecology. *NewPhytol*, 198, 343-346.
- [30] Danielsen, L. & Polle, A. (2014). Poplar nutrition under drought as affected by ectomycorrhizal Colonization. *Environmental and Experimental Botany*, 10 p.
- [31] Kulczyk-Skrzeszewska, M. & Kieliszewska-Rokicka, B. (2022). Influence of drought and salt stress on the growth of young *Populus nigra* 'Italica' plants and associated mycorrhizal fungi and non-mycorrhizal fungal endophytes. *New Forests*, 53, 679-694
- [32] Mrnka, L., Kuchar, M., Cieslarova, Z., Matejka, P., Szakova, J., Tlustos, P. & Vosatka, M. (2012). Effects of Endo- and Ectomycorrhizal Fungi on Physiological Parameters and Heavy Metals Accumulation of Two Species from the Family Salicaceae. *Water, Air, & Soil Pollut*, 223, 399-410
- [33] Bian, S. & Jiang, Y. (2009). Reactive oxygen species, antioxidant enzyme activities and gene expression patterns in leaves and roots of Kentucky bluegrass in response to drought stress and recovery. *Scientia Horticulturae*, 120, 264-270.
- [34] Han, Sh., Cheng, Y., Wu, G, He, X. & Zhao, G. (2024). Enhancing Salt Tolerance in Poplar Seedlings through Arbuscular Mycorrhizal Fungi Symbiosis. *Plants*, 13, 233.
- [35] Lu, Y., Wang, G., Meng, Q., Zhang, W. & Duan, B. (2014). Growth and physiological responses to arbuscular mycorrhizal fungi and salt stress in dioecious plant *Populus tomentosa*. *Canadian Journal of Forest Research*, 44, 1020-1031.
- [36] Wu, N., Li, Z., Wu, F. & Tang, M. (2016). Comparative photochemistry activity and antioxidant responses in male and female *Populus cathayana* cuttings inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi under salt. *Scientific Reports*, 6, 37663.
- [37] Tang, X., Mu, X., Shao, H., Wang, H. & Brestic, M. (2015). Global plant-responding mechanisms to salt stress: Physiological and molecular levels and implications in biotechnology. *Critical Reviews in Biotechnology*, 35, 425-437.
- [38] Yan, K., Shao, H., Shao, C., Chen, P., Zhao, S., Brestic, M. & Chen, X. (2013). Physiological adaptive mechanisms of plants grown in saline soil and implications for sustainable saline agriculture in coastal zone. *Acta Physiologiae Plantarum*, 35, 2867-2878

- [39] El-Amery, E.M., Kasem, A.M.M.A. & El-Khatib, A.A. (2020). Allelopathic potential of Egyptian halophytes *Arthrocnemum macrostachyum* and *Halocnemum strobilaceum* from two coastal areas. *Allelopathy Journal*, 50, 225-242
- [40] Ghanem, A.-M.F.M., Mohamed, E., Kasem, A.M.M.A. & El-Ghamery, A.A. (2021). Differential Salt Tolerance Strategies in Three Halophytes from the Same Ecological Habitat: Augmentation of Antioxidant Enzymes and Compounds. *Plants*, 10, 1100
- [41] Ahanger, M.A., Agarwal, R.M., Tomar, N.S. & Shrivastava, M. (2015). Potassium induces positive changes in nitrogen metabolism and antioxidant system of oat (*Avena sativa* L cultivar Kent). *J. Plant Interact*, 10, 211-223
- [42] Amini, Z., Haddad, R. & Moradi, F. (2008). Effect of water deficit on the activity of antioxidant enzymes in plant reproductive development Barley. *Science and Technology of Agriculture and Natural Resources*, 12, 46-58. (In Persian)
- [43] Garcia, K., Delteil, A., Conejero, G., Becquer, A., Plassard, C., Sentenac, H. & Zimmermann, S. (2014). Potassium nutrition of ectomycorrhizal *Pinus pinaster*: overexpression of the *Hebeloma cylindrosporum* HcTrk1 transporter affects the translocation of both K⁺ and phosphorus in the host plant. *New Phytologist*, 201, 951-960
- [44] Almeida, J.P., Rosenstock, N. P., Forsmark, B., Bergh, J. & Wallander, H. (2019). Ectomycorrhizal community composition and function in a spruce forest transitioning between nitrogen and phosphorus limitation, *Fungal Ecology*, 40, 20-31
- [45] Jonard, M., Fürst, A., Verstraeten, A., Thimonier, A., Timmermann, V., Potočič, N., Waldner, P., Benham, S., Hansen, K., Merilä, P., Ponette, Q., de la Cruz, A. C., Roskams, P., Nicolas, M., Croisé, L., Ingerslev, M., Matteucci, G., Decinti, B., Bascietto, M. & Rautio, P. (2015). Tree mineral nutrition is deteriorating in Europe. *Global Change Biology*, 21, 418-430
- [46] Talkner, U., Meiwes, K.J., Potočič, N., Seletkovič, I., Cools, N., De Vos, B. & Rautio, P. (2015). Phosphorus nutrition of beech (*Fagus sylvatica* L.) is decreasing in Europe. *Annals of Forest Science*, 72, 919-928
- [47] Bahr A., Ellström M., Bergh J. & Wallander H. (2015). Nitrogen leaching and ectomycorrhizal nitrogen retention capacity in a Norway spruce forest fertilized with nitrogen and P. *Plant Soil*, 390, 323-335.
- [48] Bae K., Fahey T.J., Yanai R.D. & Fisk M. (2015). Soil nitrogen availability affects belowground carbon allocation and soil respiration in northern hardwood forests of New Hampshire. *Ecosystems*, 18, 1179-1191.
- [49] Treseder K.K. (2004). A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, P, and atmospheric CO₂ in field studies. *New Phytologist*, 164, 347-355.
- [50] Wallander H. & Nylund J. (1992). Effects of excess nitrogen and P starvation on the extramatrical mycelium of ectomycorrhizas of *Pinus sylvestris* L. *New Phytol*, 120, 495-503.
- [51] Rosenstock, N.P., Berner, C., Smits, M.M., Krám, P. & Wallander, H. (2016). The role of phosphorus, magnesium and potassium availability in soil fungal exploration of mineral nutrient sources in Norway spruce forests. *New Phytologist*, 211, 542-553
- [52] Ekblad, A., Wallander, H., Carlsson, R. & Huss-danell, K. (1995). Fungal biomass in roots and extramatrical mycelium in relation to macronutrients and plant biomass of ectomycorrhizal *Pinus sylvestris* and *Alnus incana*. *New Phytologist*, 131, 443-451
- [53] Abbruzzese, G., Beritognolo, L., Muleo, R., Piazzai, M., Sabatti, M., Mugnozza, G.S. & Kuzminsky, E. (2009). Leaf morphological plasticity and stomatal conductance in three *Populus alba* L. genotypes subjected to salt stress. *Environmental and Experimental Botany*, 66, 381-388
- [54] Rajput, V.D., Chen, Y. & Ayup, M. (2015). Effects of high salinity on physiological and anatomical indices in the early stages of *Populus euphratica* growth. *Russian Journal of Plant Physiology*, 62, 229-236.
- [55] Rajput, V.D., Chen, Y.N., Ayup, M., Minkina, T., Sushkova, S. & Mandzhieva, S. (2017). Physiological and hydrological changes in *Populus euphratica* seedlings under salinity stress. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 229-235.
- [56] Zhao, C.Y., Si, J.H., Feng, Q., Deo, R.C., Yu, T.F. & Li, P.D. (2017). Physiological response to salinity stress and tolerance mechanics of *Populus euphratica*. *Environmental Monitoring and Assessment*, 189, 533.