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

آقافخر میرلوحی، محمد رضا سبزعلیان 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 وتاریخ 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

هم‌زیستی لگوم- رایزوبیوم شناخته شده‌ترین رابطه هم‌زیستی گیاه- میکروارگانیسم است. هم‌زیستی دیگری بین گیاه و 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

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

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1385.10.4.17.8]

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 می شود (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 *Acremonium coenophialum* شناسایی شد (۱۴). البته در سال ۱۹۹۶ گلن و همکاران (۱۲)، براساس تفاوت‌های خاص این گونه‌های هم‌زیست با سایر گونه‌های جنس *Acremonium*، 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 و۲۰).

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 Kentuckey31 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 Kentuckey31 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 دوسال 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 میزان 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.

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1385.10.4.17.8]

وان‌سان‌فورد (۲۱)، بیان کرد کـه تـاریخ خوشـه‌دهـی لزومـاً معیار دقیقی برای زودرسی در گندم نیست. او نتیجه‌گیـری کـرد که انتخاب برای تاریخ گرده‌افشانی زودتـر حتـی ممکـن اسـت باعث رسیدگی دیرتر گردد. به همین منظور، سرعت رشد دانه و دوره پرشدن کوتاه‌تر دانـه بـه عنـوان صـفات جـایگزین بـرای اصلاح زودرسی معرفی شده‌اند (۴، ۱۵ و ۲۱). با این حال ایـن صفات به راحتی قابل اندازه‌گیری نیستند و تاریخ گرده‌افشانی و تاریخ سنبله دهی می‌توانند راحت‌تر اندازه‌گیـری شـوند. مـی و وان‌سانفورد (۱۳) گزارش کردند که هم‌بستگی تاریخ سنبله دهی و تاریخ رسیدگی فیزیولوژیک در گندم می‌تواند بالا (r = ۰/۸۴) باشد، بنابراین می‌توان از صفت تـاریخ خوشـه‌دهـی نیـز بـرای افزایش زودرسی استفاده نمود. هر چند تـاکنون گزارشـی مبنـی بر اثر القایی اندوفایت بر زودرسی گیاه منتشر نشده است اما بـا توجه به نقش این قارچ هم‌زیـست در تغییـرات مرفولوژیـک و فیزیولوژیـک کـه تغییـر تعـادل هورمـونی از جملـه مهـم‌تـرین آنهاسـت (۱۰)، القـای زودرسـی در گیـاه نیـز بعیـد بـه نظـر نمی‌رسد. درک اهمیـت قـارچ هـم‌زیـست انـدوفایت در القـای زودرسی می‌تواند راه‌گشای استفاده‌های آینده از این هم‌زیـستی در گیاهان علوفه‌ای و احتمالاً زراعی باشد.

در تحقیق حاضر، مجموعه‌ای از صفات مرتبط بـا زودرسـی در بذر گیاه فسکیوی بلند و فسکیوی مرتعی مد نظر قرار گرفته است و به مقایسه این صفات از نظر تولیـد میـزان بـذر و تـأثیر قارچ هم‌زیست اندوفایت پرداخته خواهدشد.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی مورد استفاده در ایـن تحقیـق، شـامل سـه ژنوتیـپ گیاهی از توده ۷۵ (۷۵A، ۷۵B و ۷۵C)،یـک ژنوتیـپ از تـوده ۸۳ (۸۳) و دو ژنوتیپ از تـوده ۶۰ (۶۰A و ۶۰B) بودنـد. ایـن سه توده به ترتیب از رویشگاه طبیعی ایـن گیاهـان در کامیـاران کردسـتان، فریمـان خراسـان و بـروجن اسـتان چهارمحـال و بختیاری، جمع‌آوری گردیده‌اند و هم اکنون در بانک ژن ایستگاه تحقیقاتی شهید فزوه اصفهان نگه‌داری می‌شوند. دو تـوده ۷۵ و ۸۳ ازگونه گیـاهی *Festuca arundinacea* Schreb. و تـوده ۶۰ از گونه گیاهی *Festuca pratensis* Huds. می‌باشند.

کشت بذرهای حاوی اندوفایت و تعیین سازگاری قـارچ بـا گیاهان میزبان

برای تعیین حضور قارچ‌های اندوفایت در بذر توده‌های گیـاهی جمع‌آوری شـده از روش پیـشنهادی توسـط سـاها و همکـاران (۱۹) استفاده گردید. بذرهای هر توده به تعداد ۲۰ تا ۵۰ بـذر و به صورت مجزا به مدت ۱۲ تـا ۱۶ سـاعت در محلـول قلیـایی رنگ رزبنگال قرار گرفتند. وقتی بذرها به میزان کافی له شـدگی داشتند، با آب جاری ، شست و شو گردیده و به مـدت ۳ تـا ۶ ساعت در محلول آبکی رزبنگال قرار گرفتنـد تـا رنـگ آمیـزی کامل گردد. بذرهای رنگ‌آمیزی شده سـپس روی لام اسـکواش گردیده و با عدسی ۴۰۰× در زیر میکروسکوپ مورد مـشاهده قرار گرفتند. پس از اطمینان از حضور انـدوفایت در تـوده‌هـای مورد نظر، بذرهای هر توده به صورت مجزا و در سه تکـرار در گلدان‌های متوسط ۲۰ × ۱۵ سانتی متـری حـاوی خـاک سـبک لومی- رسی کشت شدند. سه ماه پس از رشد گیاهـان و تولیـد پنجه کافی، از غلاف‌های گیاه رشد یافته هر توده نمونـه‌بـرداری صورت گرفت و به روش ساها و همکاران(۱۹) بررسی شـدند. برای رنگ آمیزی غلاف برگ تازه، اپیدرم داخلی برگ برداشـته شد و روی لام میکروسـکوپی قـرار گرفـت. یـک تـا دو قطـره محلـول اسـتاندارد(محلـول اسـتاندارد حـاوی ۰/۵ گـرم رنـگ رزبنگال در ۱۰۰ میلی لیتر الکـل ۵ درصـد اسـت) روی نمونـه گذاشته شد و ۳۰ تا ۶۰ ثانیه بعد که رنگ جـذب بافـت غـلاف گردید، نمونه‌ها با یـک لامـل پوشـانیده شـد. رنـگ اضـافی بـا دستمال کاغذی حذف گردید و نمونه‌ها با بزرگنمـایی ۴۰۰× در زیر میکروسکوپ مشاهده شدند. قارچ‌های اندوفایت به صورت موازی با آوندهای غلاف برگ مشاهده شدند. معمولاً قارچ‌های اندوفایت زمانی که با گیاهـان میزبـان سـازگارند، دارای تـراکم هیف بالایی در گیاه میزبان و بخصوص در غلاف برگ هستند و کمترین مقدار حرکت عرضی را دارند و بریده بریـده نیـز دیـده

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1385.10.4.17.8]

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 درگلخانه 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 ۱/۵ × ۲ 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 ۲۰ × ۱۵ 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 ۱/۵ × ۱/۵ 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

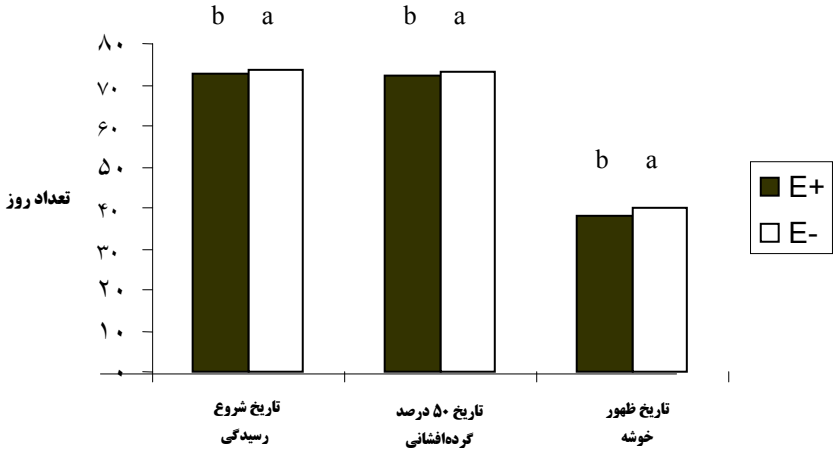
[Downloaded from jstmar.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1385.10.4.17.8]

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

منبع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات		
		تاریخ ظهور خوشه	تاریخ ۵۰ درصد گرده‌افشانی	تاریخ شروع رسیدگی فیزیولوژیک
ژنوتیپ	۵	۲۳۸/۱۷۷**	۱۵۰۸/۵۸**	۸۵۴/۳۲**
اندوفایت	۱	۲۱/۷۸**	۴/۶۹**	۶/۲۵**
ژنوتیپ × اندوفایت	۵	۹/۴۴**	۱۱/۱۶**	۱۳/۱۲**
خطا	۲۲	۰/۷۸	۰/۵۱	۰/۷۳۵

** : 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

داشت. در مقابل ژنوتیپ‌های ۶۰B و ۷۵C از این نظرهیچ اختلافی نشان ندادند (جدول ۲). با توجه به اینکه قارچ‌های اندوفایت تعادل هورمونی گیاه را تغییر می‌دهند(۱۰) به نظر می رسد 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 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

[Downloaded from jstmar.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1385.10.4.17.8]

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	۸۳bc
	E-	۴۶a	۸۵/۳ c	۸۵/۳a
۶۰B	E+	۴۷ a	۸۲/۳ d	۸۳bc
	E-	۴۷ a	۸۵/۳c	۸۳/۷bc
۷۵A	E+	۳۶d	۶۴/۳ e	۶۳f
	E-	۳۶d	۶۳e	۶۶e
۷۵B	E+	۳۶ d	۶۳e	۶۶e
	E-	۳۷/۳ d	۶۳e	۶۸d
۷۵C	E+	۳۰ e	۵۱f	۵۹g
	E-	۲۹/۷ e	۴۸g	۵۴h
۸۳	E+	۳۶ d	۸۹/۶b	۸۲c
	E-	۴۲/۳c	۹۱/۰a	۸۴ab

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

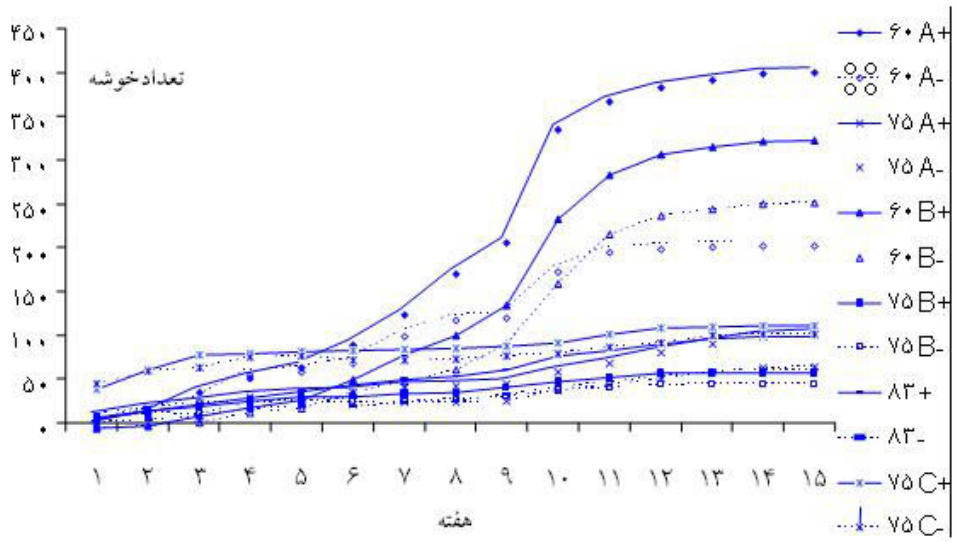
رسیدند ولی در ژنوتیپ ۷۵C، گیاهان بدون اندوفایت ۳ روز زودتر به تاریخ ۵۰ درصد گرده‌افشانی رسیدند (جدول ۲). بنابراین به نظر می‌رسد تاریخ ظهور خوشه زودتر لزوماً منجر به تاریخ ۵۰ درصد گرده‌افشانی زودتر نمی‌شود. از طرف دیگر معمولاً اختلاف در تاریخ ۵۰ درصد گرده‌افشانی کمتر از اختلاف در ظهور خوشه در میان گیاهان 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 می شود و یا رایس و همکاران (۱۸) گزارش کرده 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 معنی دار 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

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1385.10.4.17.8]



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

زودتر از سایر ژنوتیپ‌ها به تاریخ شروع رسیدگی فیزیولوژیک رسیدند. با وجود این‌که هیچ گزارشی از اثر قارچ‌های اندوفایت بر رسیدگی فیزیولوژیک بذر در منابع وجود ندارد ولی ممکن است تغییرات هورمونی و تاثیر آن بر انتقال مواد غذایی دانه در رسیدگی زود تر 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 ۷۵C بیشترین تعداد خوشه و ژنوتیپ ۶۰B کمترین تعداد خوشه را داشتند و از آن پس تا تاریخ پانزدهمین شمارش، ژنوتیپ ۶۰A واجد بیشترین تعداد خوشه درپلات (۳۰۶/۸) و ژنوتیپ ۷۵B دارای کمترین تعداد خوشه در پلات (۵۶/۸) بودند. میانگین مربعات اثرات متقابل ژنوتیپ × اندوفایت نیز در همه تاریخ‌های شمارش به جز 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 می رسد قارچ اندوفایت در گیاهانی که خود پتانسیل بالایی از نظر صفت تعداد خوشه گلده دارند، تأثیر بیشتری دارد. برای مثال ژنوتیپ‌های $^{-}$۶۰A و $^{-}$۶۰B درحالت 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 می رود 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

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1385.10.4.17.8]

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

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

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.

همان‌طوری‌که از جدول ۴، ملاحظه می‌شود اثر قارچ 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 این‌که 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

[Downloaded from jstmar.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1385.10.4.17.8]

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+	۵/۱۲a	۰	۵/۱۲ a	۱۰۰ a
	E-	۳/۸۳ b	۰	۳/۸۳ b	۱۰۰ a
کل	E+	۳۳/ ۹۸a	۱۰/۵۷a	۲۲/ ۹۵a	–
	E-	۲۲/۵۹b	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.

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 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 این‌که 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 معنی‌دار بود. این اثر متقابل معنی‌دار 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

[Downloaded from jstmar.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1385.10.4.17.8]

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.

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 درگیاهان 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. دراین تحقیق ژنوتیپ‌های ۶۰A و ۸۳ بیشترین اختلاف بین گیاهان حاوی اندوفایت و بدون اندوفایت را داشتند و ژنوتیپ‌های ۶۰B و ۷۵B کمترین 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.

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1385.10.4.17.8]

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^+	۰/۳۴^{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}	/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

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 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

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

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1385.10.4.17.8]

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.

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1385.10.4.17.8]