Plant Prod., 2026, 49(1),103-117
https://plantproduction.scu.ac.ir/
ISSN (P): 2588-543X; **ISSN (E):** 2588-5979
Doi: 10.22055/ppd.2025.48348.2228
Received: 17 November 2024
Accepted: 18 May 2025

Plant Productions

Research Article

Effect of ectomycorrhizal symbiosis on antioxidant enzyme activity in hazelnut (*Corylus avellana* L.) and ginkgo (*Ginkgo biloba* L.) under drought stress conditions

Parvin Bagherifar [1], Seyed Mohammad Waez-Mousavi [1*], Mohammad Hossein Arzanesh [2], Masoud Tohidfar [3], Hojjatollah Rabbani Nasab [4]

1. Department of Silviculture and Forest Ecology, Faculty of Forest Sciences Gorgan University of Agriculture Sciences and Natural Resource, Gorgan, Iran
2. Soil Department, Agricultural and Natural Resources Research and Education Center of Golestan, Agricultural Research, Education and Extension Organization, Gorgan, Iran
3. Department of Cell and Molecular Biology, Faculty of Life Sciences & Biotechnology, Shahid Beheshti University, Tehran, Iran
4. Plant Protection Research Department, Agricultural and Natural Resources Research and Education Center of Golestan, Agricultural Research, Education and Extension Organization, Gorgan, Iran

Citation: Bagherifar, P., Waez-Mousavi, S.M., Arzanesh, M.H., Tohidfar, M., Rabbani Nasab, H. (2026). Effect of ectomycorrhizal symbiosis on antioxidant enzyme activity in hazelnut (*Corylus avellana* L.) and ginkgo (*Ginkgo biloba* L.) under drought stress conditions. *Plant Productions*, 49(1), 103 - 117.

Abstract

Introduction

Drought stress is considered as a global challenge that has many adverse effects on society, the economy, and the environment. Ectomycorrhizal fungi can enhance plants to cope with such stress through physiological and biochemical mechanisms. However, comprehensive information regarding the activity of antioxidant enzymes in ectomycorrhizal symbiosis, especially in truffle fungi, remains limited. The present study aimed to investigate the effect of the ectomycorrhizal fungus of black summer truffle (*Tuber aestivum* Vittad.) on the activity of two antioxidant enzymes (catalase and peroxidase) in the leaves of hazelnut (*Corylus avellana* L.) and ginkgo (*Ginkgo biloba* L.) under water deficit stress conditions.

Materials and Methods

This study was carried out between 2020 and to 2022 at Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources in a completely randomized design with two treatments (seedlings inoculated with fungus and non-inoculated controls. For seedling inoculation, the powdered inoculum was suspended in distilled water according to the manufacturer's instructions, with each 15 g package of *Tuber aestivum* fungal spores dissolved in 3.5 liters of distilled water. Then, 250 mL of this suspension was added to each pot. During three inoculation stages, one gram of inoculum with a concentration of 10^8 spores per gram was added to the soil around each seedling,

* **Corresponding Author:** Seyed Mohammad Waez-Mousavi
E-mail: Waezmousavi@gau.ac.ir

© 2026 The Author(s). Published by Shahid Chamran University of Ahvaz. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (http://creativecommons.org/licenses/by/4.0), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

and the colonization rate was evaluated using both the visual method and the grid line intersection method. Water deficit stress was imposed by withholding irrigation until the inoculated seedlings reached near the wilting point, while the control group was fully irrigated throughout the experiment**.** After applying stress, the effect of fungal inoculation on drought tolerance was investigated by measuring the activity of antioxidant enzymes in the leaves**.**

Results and Discussion

The results indicated that ginkgo and hazelnut seedlings were able to tolerate water deficit stress for 14 and 13 days, respectively. In visual evaluation, the colonization rate was estimated at 69% for hazelnut and 63% for ginkgo, while the grid line intersection method showed these values of 58% and 55%, respectively. The study also revealed that catalase (CAT) enzyme activity in seedlings inoculated with Tuber aestivum under water deficit stress was significantly higher ($P < 0.001$) compared to non-inoculated controls, with increases of 27% in *G. biloba* and 143% in *C. avellana*. Similarly, peroxidase enzyme activity also showed a significant increase ($P < 0.001$) in inoculated seedlings of both species; showing a 67% increase in *G.biloba* and 58% in *C.avellana*. This dramatic increase in the activity of antioxidant enzymes in the presence of *T. aestivum* suggests that this symbiotic fungus can stimulate and strengthen the host plant's defense mechanisms under water deficit conditions. These results confirm that *T. aestivum* plays an effective role in mitigating oxidative stress and improving plant tolerance to adverse environmental conditions, highlighting its potential as an effective biological agent for managing abiotic stresses.

Conclusion

To ensure the performance of this symbiosis on a larger scale and under natural conditions, further research at the molecular level is required, including investigation into the expression pattern of enzymes and genetic changes in different plant species. The present study provides a suitable theoretical framework for a better understanding of the physiological and biochemical mechanisms underlying plant-fungus interaction in response to water deficit stress.

Keywords: Black summer truffle, Catalase activity, Host plant, Stress tolerance

تولیدات گیاهی، ۱٤۰۵، ٤۹(۱)، ۱۰۳-۱۱۷
https://plantproduction.scu.ac.ir/
ISSN (P): 2588-543X; **ISSN (E):** 2588-5979
Doi: 10.22055/ppd.2025.48348.2228
تاریخ دریافت: ۱۴۰۳/۰۸/۲۷
تاریخ پذیرش: ۱۴۰۴/۰۲/۲۹

تولیدات گیاهی
مقاله پژوهشی

تأثیر همزیستی اکتومیکوریزی بر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان فندق (*Corylus avellana* L.) و ژینکو (*Ginkgo biloba* L.) در شرایط تنش خشکی

پروین باقری‌فر[۱]، سید محمد واعظ موسوی[۱*]، محمدحسین ارزانش[۲]، مسعود توحیدفر[۳] و حجت‌اله ربانی نسب[٤]

۱- گروه جنگل‌شناسی و اکولوژی جنگل، دانشکده علوم جنگل، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، شهر گرگان، ایران
۲- بخش خاک مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی گلستان، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، گرگان، ایران
۳- گروه زیست شناسی سلولی و مولکولی، دانشکده علوم و فناوری زیستی، دانشگاه شهید بهشتی، تهران، ایران
۴- اداره تحقیقات گیاهپزشکی مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی گلستان، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، گرگان، ایران

چکیده

تنش خشکی یکی از چالش‌های جهانی است که تأثیرات نامطلوب زیادی بر جامعه، اقتصاد و محیط‌زیست دارد. قارچ‌های اکتومیکوریزی می‌توانند از طریق سازوکارهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی به گیاهان کمک کنند تا بهتر با این تنش مقابله کنند. با این حال، هنوز اطلاعات کاملی درباره فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در همزیستی اکتومیکوریزی، به ویژه در قارچ‌های ترافل، در دست نیست. پژوهش حاضر با هدف بررسی تأثیر قارچ اکتومیکوریز *Tuber aestivum* Vittad. بر فعالیت دو آنزیم آنتی‌اکسیدان (کاتالاز و پراکسیداز) در برگ‌های فندق و ژینکو تحت شرایط تنش کم‌آبیاری انجام شد. این مطالعه بین سال‌های ۱۳۹۹ تا ۱٤۰۱ در دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان و در قالب طرح کامل تصادفی با دو تیمار (تلقیح‌شده با قارچ و شاهد بدون‌تلقیح) اجرا شد. برای مایه‌زنی نهال‌ها، طبق دستورالعمل شرکت سازنده، ماده پودری تلقیح در آب مقطر معلق شد؛ به طوری که هر بسته ۱۵ گرمی از هاگ قارچ *Tuber aestivum* در ۳/۵ لیتر آب مقطر حل شد. سپس ۲۵۰ سی‌سی از این سوسپانسیون به هر گلدان اضافه گردید. طی سه مرحله مایه‌زنی ، یک گرم از ماده تلقیح با غلظت 10^8 به خاک اطراف هر نهال افزوده شد و میزان کلنیزاسیون با دو روش چشمی و تلاقی خطوط‌مشبک ارزیابی گردید. تنش کم آبیاری با قطع آبیاری تا زمانی اعمال شد که نهال‌های تلقیح‌شده به نزدیکی نقطه پژمردگی برسند و گروه شاهد در تمام طول آزمایش به‌طور کامل آبیاری می‌شد. بعد از اعمال تنش، تأثیر تلقیح قارچی بر تحمل به خشکی از طریق اندازه‌گیری فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی در برگ‌ها بررسی شد. نتایج نشان داد که نهال‌های ژینکو و فندق به‌ترتیب ۱٤ و ۱۳ روز قادر به تحمل شرایط تنش کم آبیاری بودند. در ارزیابی چشمی، میزان کلنیزاسیون برای فندق ٦۹ درصد و برای ژینکو ٦۳ درصد برآورد شد، درحالی‌که روش تلاقی خطوط‌مشبک این مقادیر را به ترتیب ۵۸ درصد (فندق) و ۵۵ درصد (ژینکو) نشان داد. یافته‌های این مطالعه همچنین نشان داد که فعالیت آنزیم کاتالاز در نهال‌های تلقیح‌شده با *T. aestivum* تحت تنش کم‌آبیاری، نسبت به گروه شاهد در هر دو گونه گیاهی، افزایش معنی‌داری داشت ($P < ۰/۰۰۱$). این افزایش برای

نویسنده مسئول: سید محمد واعظ موسوی
رایانامه: Waezmousavi@gau.ac.ir

ژینکو ۲۷ درصد و برای فندق ۱۴۳ درصد بود. افزون بر این، فعالیت آنزیم پراکسیداز هم در نهال‌های تلقیح‌شده هر دو گونه افزایش معنی‌داری نشان داد ($P < ۰/۰۰۱$)؛ به‌طوری‌که این افزایش در ژینکو ۶۷ درصد و در فندق ۵۸ درصد گزارش شد. این افزایش چشمگیر در فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در حضور *T. aestivum* نشان می‌دهد که این قارچ همزیست می‌تواند سازوکارهای دفاعی گیاه میزبان را در شرایط کم‌آبی تحریک و تقویت نماید. این نتایج تأیید می‌کنند که قارچ مذکور نقش مؤثری در کاهش تنش اکسیداتیو و افزایش تحمل گیاهان به شرایط نامساعد دارد و بنابراین می‌تواند به‌عنوان یک عامل زیستی کارآمد در مدیریت تنش‌های محیطی مورد استفاده قرار گیرد. البته برای اطمینان از عملکرد این همزیستی در مقیاس‌های بزرگ‌تر و شرایط طبیعی، هنوز به پژوهش‌های تکمیلی در سطح مولکولی نیاز است؛ از جمله بررسی الگوی بیان آنزیم‌ها و تغییرات ژنی در گونه‌های مختلف گیاهی. مطالعه حاضر، چهارچوب نظری مناسبی را برای درک بهتر سازو-کارهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی برهم‌کنش گیاه و قارچ در واکنش به تنش کم‌آبیاری فراهم می‌کند.

کلید واژه‌ها: تحمل به تنش، ترافل سیاه تابستانی، فعالیت کاتالاز، گیاه میزبان

مقدمه

گیاهان در زیست‌بوم‌های طبیعی همواره در معرض طیف گسترده‌ای از عوامل تنش‌زای زیستی و غیرزیستی قرار دارند. این عوامل به‌ویژه تحت تأثیر نوسانات آب‌وهوایی، شدت و فراوانی بیشتری یافته‌اند (Sanchez-Bermudez *et al*., 2022; Cui *et al*., 2022). در این میان، خشکی به‌عنوان یکی از مهم‌ترین تنش‌های غیر-زیستی شناخته می‌شود که از طریق القای تولید بیش از اندازه گونه‌های اکسیژن واکنش‌گر، زمینه‌ساز بروز تنش اکسیداتیو در گیاهان می‌گردد. پیامد این فرآیند، آسیب به ساختارهای سلولی و در نهایت مرگ تدریجی سلول‌ها-ست. برای مقابله با پیامدهای ناشی از کمبود آب، گیاهان سازوکارهای دفاعی گوناگونی را فعال می‌سازند که از آن جمله می‌توان به تنظیم محتوای آب در بافت‌ها و فعال‌سازی سیستم‌های آنتی‌اکسیدانی آنزیمی و غیر-آنزیمی اشاره نمود (Sánchez-Bermúdez *et al*., 2022; Taiz *et al*., 2015). از سوی دیگر، تجمع گونه‌های اکسیژن واکنش‌گر در شرایط کم‌آبی، فرآیند-های طبیعی رشد را با اختلال مواجه می‌سازد (Alavi Matin *et al*., 2016; Yang *et al*., 2020). افزایش تولید این ترکیبات هرچند واکنشی ذاتی و فیزیولوژیک به تنش به‌شمار می‌رود، اما در صورت تداوم می‌تواند به تخریب ساختارهای سلولی و بروز ناهنجاری‌های متابولیک بینجامد (Tiwari *et al*., 2017; Hasanuzzaman *et al*., 2021; Li *et al*., 2022). تنش‌خشکی اگرچه در طبیعت قابل حذف کامل نیست، اما با افزایش سطح تحمل گیاهان می‌توان پیامدهای منفی آن را به‌طور چشمگیری کاهش داد. یکی از روش‌های عملی در این زمینه، استفاده از قارچ‌های میکوریز است. این قارچ‌ها با بهبود جذب آب و مواد غذایی، افزایش کارایی فتوسنتز و فعال‌سازی سیستم‌های آنتی‌اکسیدانی، به حفظ فشار اسمزی گیاه در شرایط کم‌آبی کمک می‌کنند (Ning *et al*., 2020; Abdel-Salam *et al*., 2018; He *et al*., 2017). به‌عنوان نمونه، مطالعه‌ای نشان داد که تلقیح نهال‌های سویا (*Glycine max*) با قارچ *Rhizophagus irregularis*، میزان فعالیت گونه‌های اکسیژن واکنش‌گر را کاهش می‌دهد (Begum *et al*., 2023). در میان همزیستی‌های میکوریزی، دو نوع آربوسکولار و اکتومیکوریز بیشترین فراوانی را در بوم-سازگان‌ها دارند و به‌ترتیب حدود ۸۰ و ۲ درصد از گونه-های مطالعه‌شده را تشکیل می‌دهند (Wang and Qiu, 2006; Smith and Read, 2010). اکتومیکوریز به-عنوان یکی از همزیستی‌های مهم در بوم‌سازگان‌های طبیعی، با ایجاد ساختارهای همزیست بر روی ریشه گیاهان، نقش اساسی در بهبود رشد و توسعهٔ آن‌ها ایفا می-کند. این رابطهٔ همزیستی نه تنها جذب عناصر غذایی را

تسهیل می‌کند، بلکه تحمل گیاهان را در برابر تنش‌های غیرزیستی نیز به‌طور قابل‌توجهی افزایش می‌دهد (Gao *et al.*, 2020).

پژوهش‌های متعدد نشان داده‌اند که قارچ‌های اکتومیکوریز از طریق تقویت سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی گیاهان، آن‌ها را در برابر کم‌آبی متحمل‌تر می‌کنند (Li *et al.*, 2022; Alvarez *et al.*, 2009). ترافل‌ها گروهی از قارچ‌های اکتومیکوریزی هستند که اندام‌های باردهی زیرزمینی تولید می‌کنند (Zambonelli *et al.*, 2017; Piñuela *et al.*, 2021). یکی از گونه‌های شاخص این گروه، ترافل سیاه تابستانی با نام علمی *Tuber aestivum* Vittad. است که پراکندگی وسیعی در اروپا دارد؛ از سوئد تا اسپانیا و مراکش و از بریتانیا تا روسیه. این گونه بیشترین فراوانی را در اروپای مرکزی دارد و به جز فنلاند، در ۲۶ کشور دیگر اتحادیه اروپا مشاهده شده است (Gógán *et al.*, 2012; Benucci *et al.*, 2012; Garcia-Montero *et al.*, 2014).

تحمل به تنش کم‌آبی در گیاهان همزیست با قارچ‌های میکوریز به‌دلیل افزایش فعالیت آنتی‌اکسیدانی است. تلقیح گیاه *Ephedra foliata* با قارچ *Funneliformis mosseae* و سایر قارچ‌های همزیست، سطح آنزیم‌های پراکسیداز آسکوربات، کاتالاز و گلوتاتیون ردوکتاز را در شرایط کم‌آبی افزایش می‌دهد (Al-Arjani *et al.*, 2020). همچنین حضور *Tuber melanosporum* و *Tuber indicum* فعالیت آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز و پراکسیداز را در نهال‌های *Pinus armandii* افزایش می‌دهد (Zhang *et al.*, 2020). تلقیح نیشکر (*Saccharum officinarum*) با *Trichoderma asperellum* نیز تولید سوپراکسید دیسموتاز و پراکسیداز را در شرایط کم‌آبی افزایش می‌دهد (Scudeletti *et al.*, 2021). فندق (*Corylus avellana* L.)، درختچه‌ای یا درختی کوچک از خانواده *Betulaceae* است که به‌دلیل اهمیت زیست‌بومی و اقتصادی، ارزش ویژه‌ای دارد (Wang, 2018). این درخت با انواع مختلفی از قارچ‌ها، به‌ویژه گونه‌های *Tuber*، روابط اکتومیکوریزی تشکیل می‌دهد (Clark, 1997). درخت ژینکو (*Ginkgo biloba* L.)، درختی بزرگ و خزان‌کننده از خانوادهٔ *Ginkgoaceae* است که به‌عنوان فسیل زنده با قدمتی ۲۷۰ میلیون ساله شناخته می‌شود (Yu *et al.*, 2013; Cheng and Fu, 1978). این درخت به‌دلیل خواص دارویی و زینتی، از محبوب‌ترین گیاهان جهان است (Singh *et al.*, 2008). ژینکو در ارتفاعات مختلف رشد می‌کند و در برخی مناطق چین با قارچ‌های میکوریز آربوسکولار مانند *Glomus* و *Gigaspora* همزیستی دارد، اما روابط اکتومیکوریزی در این گونه مشاهده نشده است (Lin *et al.*, 2022; Xie, 2014; Fontana, 1985). این مطالعه به تأثیر قارچ *T. aestivum* بر تحمل تنش کم‌آبیاری در فندق و ژینکو با تمرکز بر همزیستی اکتومیکوریزی و واکنش‌های آنزیمی- آنتی‌اکسیدانی می‌پردازد. فندق به‌عنوان میزبان ترافل‌های سیاه، رابطه‌ای سودمند با قارچ‌های اکتومیکوریز برقرار می‌کند، اما پژوهش‌ها در این زمینه برای شرایط تنش کم‌آبیاری محدود است. ژینکو نیز به‌دلیل ارزش اقتصادی و دارویی از اهمیت بالایی برخوردار است، با این حال همزیستی آن با قارچ‌های اکتومیکوریز کمتر مورد توجه قرار گرفته است. این پژوهش با فرض ایجاد همزیستی مؤثر توسط *T. aestivum*، به افزایش تحمل گیاهان به تنش کم‌آبیاری می‌پردازد.

مواد و روش‌ها

در این مطالعه، اثر همزمان دو تیمار شامل تلقیح قارچ میکوریزی *T. aestivum* و تنش خشکی بر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان نهال‌های فندق و ژینکو مورد ارزیابی قرار گرفت. نهال‌های هر گونه به دو گروه تقسیم شدند: گروه شاهد (بدون تلقیح قارچ و بدون تنش کم آبیاری) شامل ۱۰ نهال فندق و ۱۰ نهال ژینکو، و گروه تیمار (تلقیح‌شده با قارچ و تحت تنش کم‌آبیاری) شامل ۱۲ نهال فندق و ۱۰ نهال ژینکو. برای مقایسه گروه‌ها، از

آزمون تی مستقل استفاده گردید. پیش از اجرای آزمون اصلی، نرمال بودن توزیع داده‌ها با استفاده از آزمون کولموگروف-اسمیرنوف بررسی شد. تجزیه و تحلیل آماری با استفاده از آزمون تی مستقل در سطوح معنی-داری پنج درصد و یک درصد و با نرم‌افزار SPSS ۲۶ انجام پذیرفت.

ابتدا مراحل آماده‌سازی نهال‌های فندق و ژینکو و تلقیح آن‌ها با قارچ *T. aestivum* انجام شد. نهال‌ها در نهالستان جنگل آموزشی-پژوهشی شصت کلاته، وابسته به دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، به مدت ۲۸ ماه (از اول فروردین ۱۳۹۹ تا اول مرداد ۱۴۰۱) نگهداری و در این مدت به میزان ۲۵۰ سی‌سی برای هر گلدان تلقیح گردیدند. پس از آن، اعمال تنش کم‌آبیاری بر روی نهال‌های تلقیح‌شده در گلخانهٔ تحقیقاتی دانشکده علوم جنگل، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان انجام شد. نگهداری نهال‌ها در گلخانه به مدت سه ماه، (از اول مرداد ۱۴۰۱ تا پایان مهر ۱۴۰۱) ادامه یافت. در پایان مهرماه ۱۴۰۱، نمونه‌های برگ از هر دو گروه نهال (شاهد و تیمار) جمع‌آوری گردید. سپس فعالیت آنزیم-های آنتی‌اکسیدان کاتالاز و پراکسیداز با استفاده از اسپکتروفتومتر در طول موج‌های مربوطه، در آزمایشگاه بیوتکنولوژی جنگل، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان اندازه‌گیری شد. گلدان‌های ۱۰ کیلوگرمی با خاک جنگلی با کیفیت بالا که با خاک برگ به نسبت ۹:۱ مخلوط شده بود، پر شدند. نهال‌های یک‌ساله با ویژگی‌های رشدی مشابه انتخاب گردیدند، زیرا چنین نهال‌هایی نقش مهمی در شکل‌گیری بوم‌سازگان‌ها در مراحل اولیه رشد خود ایفا می‌کنند. در مجموع ۴۲ نهال از گونه‌های فندق و ژینکو از نهالستان جنگلی شصت کلاته تهیه شد.

نهال‌ها در فضای باز نهالستان نگهداری شده و به-صورت دستی با آب معمولی آبیاری شدند. در فصل‌های گرم، آبیاری سه بار در هفته صورت گرفت، در حالی که در ماه‌های سرد، این مقدار به یک بار در هفته کاهش یافت. برخی از ویژگی‌های فیزیکی- شیمیایی خاک منطقه مطالعه در عمق ۳۰-۰ سانتی‌متر در جدول یک ارائه شده است.

در این مطالعه، به‌منظور جلوگیری از آسیب به پایه‌های میزبان و با توجه به قیمت بالای قارچ ترافل و نیز ممنوعیت برداشت آن از عرصه‌های طبیعی، از مایهٔ تلقیح قارچ ترافل سیاه تابستانی *T. aestivum* استفاده شد. مایهٔ تلقیح از شرکت دانش‌بنیان پویا فن‌آوران زیستی توسکا تهیه گردید که حاوی 10^8 هاگ زنده در هر گرم بود.

بر اساس دستورالعمل تولیدکننده، برای انجام تلقیح، هر بسته ۱۵ گرمی از هاگ قارچ *T. aestivum* در ۳/۵ لیتر آب مقطر به حالت تعلیق در آمد. سپس از این سوسپانسیون به مقدار ۲۵۰ سی‌سی برای هر گلدان در عمق سه تا هشت سانتی‌متری خاک اضافه گردید. پس از تلقیح، حفره‌های ایجادشده در چهار جهت گلدان بسته شدند. نهال‌ها در سه نوبت زمانی مختلف تلقیح شدند تا احتمال موفقیت افزایش یابد. نوبت‌های تلقیح شامل اول فروردین ماه ۱۳۹۹، اوایل مرداد ماه ۱۴۰۰ و اوایل خرداد ماه ۱۴۰۱ بود که همگی در روزهای ابری انجام گرفتند.

جدول ۱- ویژگی‌های فیزیکوشیمیایی خاک

Table1. Physicochemical properties of soil

Parameters	pH	EC ($ds\ m^{-1}$)	Sand (%)	Silt (%)	Clay (%)	Texture	Organic carbon (%)	Total N (%)	P ($mg\ kg^{-1}$)	K ($mg\ kg^{-1}$)
Value	7.68	0.76	12	46	42	Silty Clay	1.4	0.10	6.58	260

نهال‌های سه‌ساله فندق و ژینکو در تاریخ اول مرداد ماه ۱۴۰۱ از نهالستان به گلخانه دانشکده علوم جنگل، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان منتقل شدند. پس از یک دوره ۵۰ روزه سازگاری، تنش کم آبیاری با قطع آبیاری تا رسیدن نهال‌ها به نزدیکی نقطه پژمردگی اعمال گردید، درحالی‌که گروه شاهد به‌طور منظم آبیاری می‌شد. سپس فعالیت آنزیم‌های آنتی-اکسیدان در نمونه‌های برگ هر دو گروه اندازه‌گیری و ارزیابی شد.

میزان همزیستی با استفاده از دو روش استاندارد ارزیابی گردید: روش چشمی (Benucci *et al*., 2012; Oliferchuk and Fedorovych, 2019) و روش تلاقی خطوط‌مشبک (Giovannetti and Mosse, 1980). رنگ‌آمیزی ریشه‌ها مطابق با روش Phillips and Hayman (1970) انجام گرفت. این روش در مطالعه قبلی با عنوان "اثر قارچ ترافل سیاه تابستانی بر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان *Quercus castaneifolia* C.A. May و *Paulownia fortunei* (Seem.) Hemsl. تحت تنش کم‌آبیاری" به تفصیل شرح داده شده است (Bagherifar *et al*., 2025). برای تعیین درصد کلنیزاسیون، از روش تلاقی خطوط‌مشبک[1] استفاده شد و میزان آن با استفاده از معادلهٔ (۱) محاسبه گردید (Giovannetti and Mosse, 1980).

معادله (۱)

$$\text{درصد کلنیزاسیون} = \frac{\text{تعداد نقاط دارای کلنیزاسیون میکوریزی}}{\text{تعداد کل نقاط}} \times 100$$

فعالیت آنزیم کاتالاز مطابق با روش Aebi (1984) انجام شد.

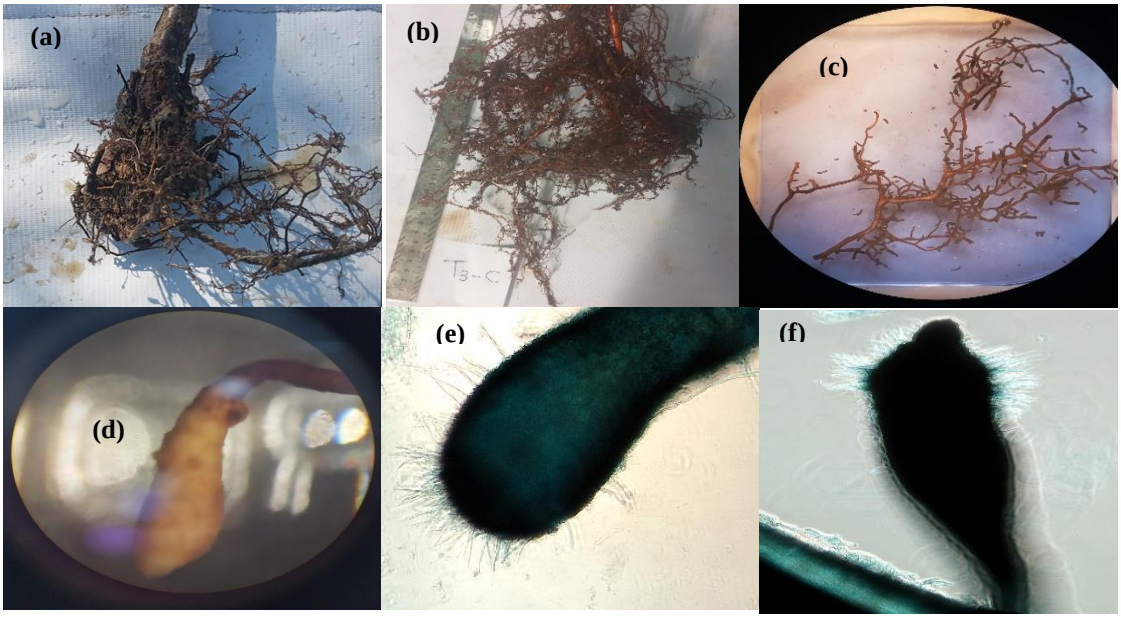
فعالیت آنزیم پراکسیداز بر اساس روش Chance and Maehly (1955) تعیین گردید.

نتایج و بحث

میزان کلنیزاسیون نهال‌ها

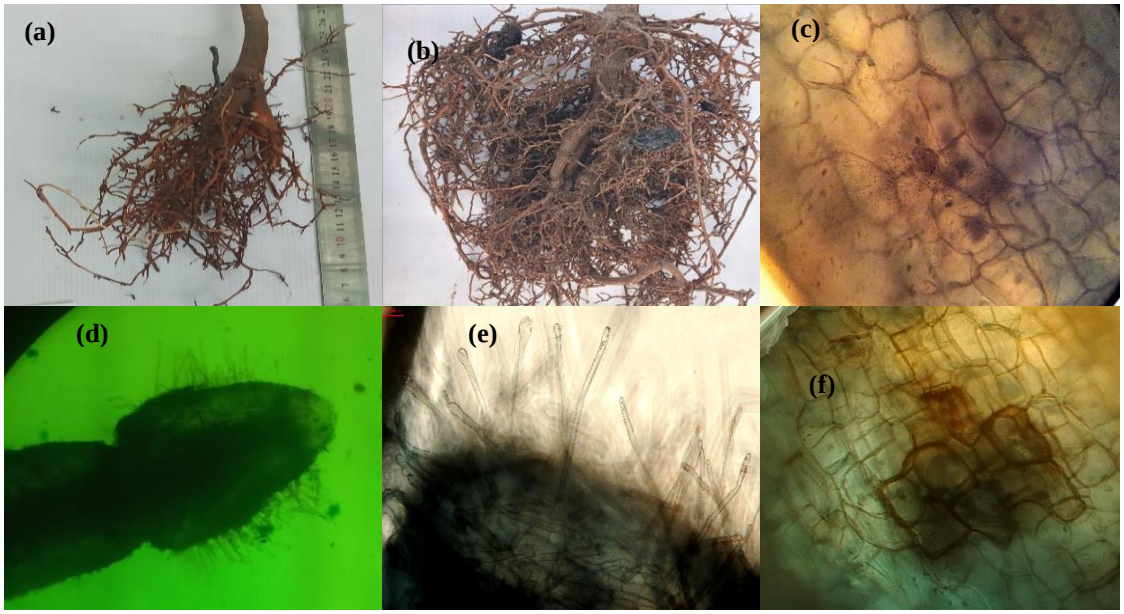
نتایج این مطالعه نشان داد که فندق به‌عنوان میزبان مؤثر برای *T. aestivum* عمل می‌کند. ارزیابی چشمی، درصد کلنیزاسیون را ۶۹ درصد برای فندق و ۶۳ درصد برای ژینکو تخمین زد، در حالی که روش تقاطع خطوط-مشبک، این درصدها را به‌ترتیب ۵۸ درصد برای فندق و ۵۵ درصد برای ژینکو نشان داد. تلقیح با *T. aestivum* تأثیر مثبت بر کلنیزاسیون ریشه‌های فندق داشت و درصد کلنیزاسیون در فندق بیشتر از ژینکو بود. این یافته‌ها نشان-دهنده تأثیر مثبت تلقیح قارچ میکوریزی *T. aestivum* است. میزان کلنیزاسیون یکی از معیارهای مهم برای ارزیابی موفقیت تشکیل میکوریز است (Marozzi *et al*., 2017). روابط میکوریزی به گیاهان میزبان این امکان را می‌دهد که مواد غذایی بیشتری جذب کرده و مقاومت و تحمل بهتری در برابر تنش‌های زیستی و غیرزیستی نشان دهند (Rasmann *et al*., 2017). این یافته‌ها با مطالعه-های قبلی که گیاهانی مانند *Carpinus betulus*، *Quercus pubescens*، *Tilia cordata* و *Pinus nigra* را به‌عنوان میزبان‌های مؤثر برای *T. aestivum* معرفی کرده‌اند، همخوانی دارد (Todesco *et al*., 2019; Habtemariam *et al*., 2024). برای درک بهتر نتایج، تصاویر میکروسکوپی از ریشه‌های نهال‌های تلقیح‌شده و شاهد برای فندق و ژینکو به‌ترتیب در شکل-های یک و دو ارائه شده است.

1- Grid lineintersect method



شکل ۱- (a) ریشه‌های *Corylus avellana* بدون *Tuber aestivum*، (b) ریشه‌های *C. avellana* با *T. aestivum*، (c) و (d) ریشه‌های اکتومیکوریزایی *C. avellana* بدون رنگ‌آمیزی زیر میکروسکوپ، (e) و (f) ریشه‌های رنگ‌آمیزی شده اکتومیکوریزایی *C. avellana* با *T. aestivum* زیر میکروسکوپ که تغییرات ریخت‌شناسی و فواید بالقوه کلونیزاسیون میکوریزایی را نشان می‌دهد.

Figure 1. (a) Roots of *Corylus avellana* without *Tuber aestivum*. (b) Roots of *C. avellana* with *T. aestivum*. (c, d) Uncolored roots of ectomycorrhizae *C. avellana* under the microscope. (e, f) Colored roots of ectomycorrhizae of *C. avellana* with *T. aestivum* under the microscope, illustrating the morphological changes and potential benefits of mycorrhizal colonization.



شکل ۲- (a) ریشه‌های *Ginkgo biloba* بدون *Tuber aestivum*، (b) ریشه‌های *G. biloba* با *T. aestivum*، (c، d، e و f) تصاویر میکروسکوپی از ریشه‌های اکتومیکوریزایی رنگ‌شده *G. biloba* با *T. aestivum* که تغییرات ریخت‌شناسی و فواید بالقوه کلونیزاسیون میکوریزایی را نشان می‌دهد.

Figure 2. (a) Roots of *Ginkgo biloba* without *T. aestivum*. (b) Roots of *G. biloba* with *T. aestivum*. (c, d, e, f) Microscopic images of the colored ectomycorrhizal roots of *G. biloba* associated with *T. aestivum*, illustrating the morphological changes and potential benefits of mycorrhizal colonization.

واکنش نهال‌های ژینکو و فندق به تنش کم آبیاری: مدت زمان تحمل و عوامل مؤثر

نتایج این مطالعه نشان داد که نهال‌های ژینکو قادر به تحمل شرایط تنش کم‌آبیاری به‌مدت ۱۴ روز بودند، در حالی که نهال‌های فندق تحملی معادل ۱۳ روز داشتند. این تفاوت در تحمل احتمالاً به‌دلیل سیستم ریشه‌ای عمیق‌تر نهال‌های ژینکو است که جذب آب از لایه‌های زیرین خاک را تسهیل می‌کند و به آن‌ها امکان می‌دهد در شرایط کم‌آبی کارآمدتر عمل کنند. یافته‌ها حاکی از آن است که نهال‌های ژینکو تحمل بیشتری به کمبود آب داشته و تحمل بالاتری در برابر تنش کم آبیاری از خود نشان می‌دهند. همچنین، درصد زنده‌مانی برای هر دو گروه نهال در پایان آزمایش به‌طور کامل (۱۰۰ درصد) حفظ شد، که نشان‌دهنده سازگاری و تحمل قابل‌توجه این گونه‌ها در برابر تنش کم‌آبیاری است. این نتایج می‌تواند در طراحی و اجرای برنامه‌های جنگل‌کاری، به‌ویژه در مناطق با محدودیت منابع آبی و همچنین مدیریت تنش کم‌آبیاری در بوم‌سازگان‌های جنگلی نقش مؤثری ایفا نماید.

فعالیت آنزیم کاتالاز

نتایج این مطالعه نشان داد که فعالیت آنزیم کاتالاز در طول زمان متغیر بود و در گونه‌های فندق و ژینکو افزایش آن مشاهده شد که حاکی از واکنش سریع آنزیم به پراکسید هیدروژن است. آزمون تی مستقل نشان داد که فعالیت آنزیم کاتالاز در گروه تلقیح‌شده با قارچ *T. aestivum* نسبت به گروه شاهد در گونه‌های ژینکو و فندق به‌طور معنی‌داری افزایش یافت (سطح معنی‌داری یک درصد). این یافته‌ها حاکی از آن است که تلقیح قارچی تحمل نهال‌ها را در برابر تنش‌های محیطی، به‌ویژه تنش کم‌آبیاری، از طریق افزایش فعالیت‌های آنتی‌اکسیدانی بهبود می‌بخشد. استفاده از *T. aestivum* به‌عنوان یک راهکار مدیریتی می‌تواند کارایی گیاهان را در محیط‌های تنش‌زا افزایش دهد که برای پروژه‌های جنگل‌کاری و احیای بوم‌سازگان‌های خشک و نیمه‌خشک از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است. این موضوع نشان می‌دهد که تلقیح قارچی تحمل نهال‌ها را در برابر تنش‌آبی، عمدتاً به‌دلیل همزیستی با قارچ‌های میکوریزی و فعالیت‌های آنتی‌اکسیدانی افزایش‌یافته، بهبود می‌بخشد (Wu *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2010). این نتایج با یافته‌های سایر مطالعه‌ها همخوانی داشت (Bagherifar *et al.*, 2025; Benhiba *et al.*, 2015; Guo *et al.*, 2024).

با این حال، برخی مطالعه‌ها نتایج متفاوتی را گزارش کرده‌اند. به‌عنوان مثال، Khajeeyan (2024) *et al.* کاهش فعالیت کاتالاز را در گیاه *Aloe barbadensis* تحت تنش کم‌آبیاری هنگام تلقیح با *Funneliformis mosseae* و برخی گونه‌های باکتریایی گزارش کردند. این کاهش در فعالیت نشان می‌دهد که کودهای زیستی آسیب ناشی از تنش را کاهش و تحمل گیاه را افزایش می‌دهند، که باعث کاهش فعالیت آنزیم نسبت به گیاهان غیرتلقیح‌شده می‌شود. این یافته‌ها نشان می‌دهند که واکنش گیاهان به تنش‌های محیطی و تلقیح با قارچ‌های میکوریزی می‌تواند پیچیده باشد و به عوامل مختلفی بستگی دارد. نتایج آزمون تی مستقل برای مقایسه میزان فعالیت آنزیم کاتالاز در نهال‌های تلقیح‌شده و تحت تنش کم‌آبیاری و شاهد در گونه‌های ژینکو و فندق در جدول دو و شکل سه ارائه شده است.

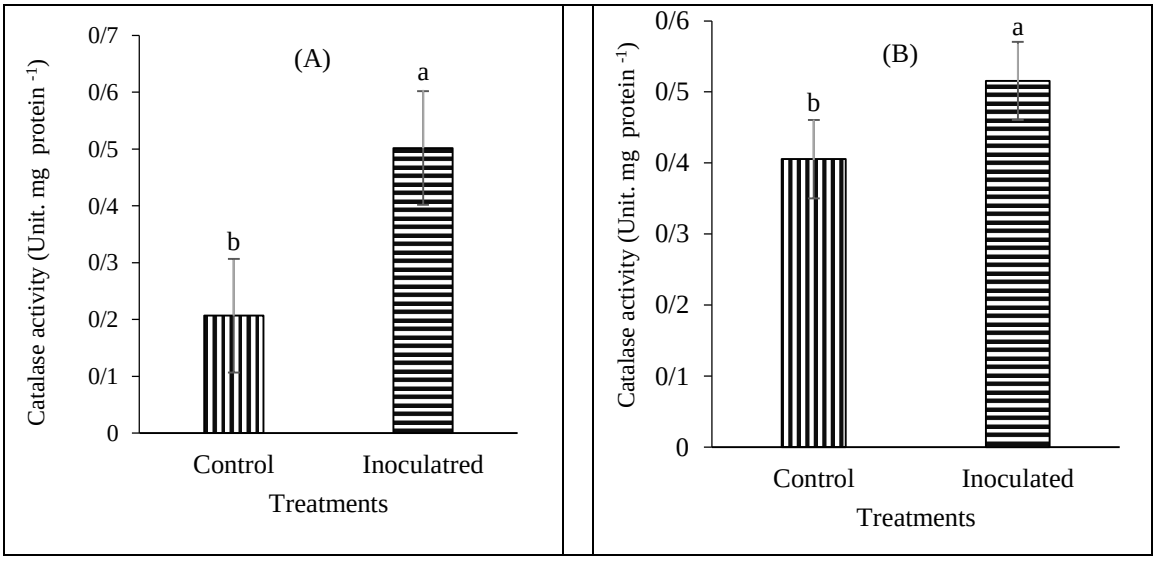
جدول ۲- نتایج آزمون تی مستقل برای مقایسه فعالیت کاتالاز در نهال‌های تلقیح‌شده (تحت تنش کم آبیاری) و شاهد در گونه‌های *Ginkgo* و *Corylus*

Table 2. Independent t-test results for comparing the catalase activity in inoculated seedlings (under water deficit stress) and control *Ginkgo* and *Corylus*

Species	t-statistic	(df)	Sig. (2- tailed)
Ginkgo	- 5.964	18	< **0.001
Corylus	-15.784	20	<**0.001

**: معنی‌داری در سطح احتمال یک درصد

**: Significant at the probability level of 1 %



شکل ۳- مقایسه میانگین فعالیت کاتالاز در نهال‌های تلقیح‌شده (تحت تنش کم آبیاری) و شاهد برای گونه‌های *Corylus avellana* (A) و *Ginkgo biloba* (B)

Figure 3. Mean comparison for catalase activity in inoculated seedlings (under water deficit stress) and control. *Corylus avellana* (A) and *Ginkgo biloba* (B)

فعالیت آنزیم پراکسیداز

نتایج این آزمایش نشان داد که فعالیت آنزیم پراکسیداز در طول زمان متغیر بوده و با افزایش زمان، فعالیت آن افزایش می‌یابد. تحت شرایط تنش کم‌آبیاری، تولید رادیکال‌های آزاد افزایش می‌یابد و آنزیم پراکسیداز با تجزیه پراکسید هیدروژن و سایر ترکیبات اکسیدکننده، آسیب ناشی از این رادیکال‌ها را کاهش می‌دهد. نتایج نشان‌دهنده تفاوت معنی‌دار در فعالیت آنزیم پراکسیداز در سطح یک درصد بین گروه شاهد و گروه تلقیح‌شده با قارچ در گونه‌های ژینکو و فندق است. گروه تلقیح‌شده فعالیت بالاتری نسبت به گروه شاهد داشته که نشان‌دهندهٔ تأثیر مثبت تلقیح قارچی بر فعالیت آنزیم پراکسیداز در نهال‌های تحت تنش کم‌آبیاری است. این یافته‌ها با مطالعه‌های قبلی همخوانی دارد (Chen *et al.*, 2023; Zhang *et al.*, 2024; Yin *et al.*, 2021; Langeroodi *et al.*, 2020). مطالعه‌های مختلف اثر-های متفاوتی از قارچ‌های میکوریزی بر فعالیت آنزیم پر-اکسیداز گیاهان گزارش کرده‌اند (Caravaca *et al.*, 2005). به‌عنوان مثال، مطالعهٔ Wang *et al.* (2024) نشان دادند که فعالیت آنزیم پراکسیداز در گیاهان ذرت جهش‌یافته تحت تنش کم‌آبیاری و همزیست با قارچ‌های میکوریز کاهش می‌یابد. این کاهش در فعالیت آنزیم

ممکن است توانایی گیاهان را برای مقابله با تنش اکسیداتیو تضعیف و تحمل آن‌ها را در برابر شرایط نامساعد کاهش دهد. از آنجا که آنزیم‌های پراکسیداز متالوآنزیم هستند، عملکرد آن‌ها به دسترسی به ریزمغذی-هایی مانند آهن ، مس و منگنز وابسته است. همچنین نوع قارچ، گونه گیاهی، سطح و مدت زمان تنش نیز بر فعالیت این آنزیم‌ها تأثیرگذار است (Evelin *et al*., 2019). با توجه به نقش کاتالاز و پراکسیداز در خنثی‌سازی رادیکال‌های سوپراکسید و پراکسید هیدروژن و جلوگیری از تنش اکسیداتیو ناشی از کمبود آب، افزایش همزمان فعالیت این دو آنزیم در گونه‌های فندق و ژینکو می‌تواند به کاهش اثرهای نامطلوب تنش اکسیداتیو ناشی از گونه‌های اکسیژن واکنش‌گر کمک نماید. این افزایش فعالیت به نوبه خود تحمل این دو گونه را در برابر تنش کم‌آبیاری افزایش می‌دهد. نتایج آزمون تی مستقل برای مقایسه فعالیت آنزیم پراکسیداز در نهال‌های تلقیح‌شده و تحت تنش کم‌آبیاری و شاهد در گونه‌های ژینکو و فندق در جدول سه و شکل چهار ارائه شده است

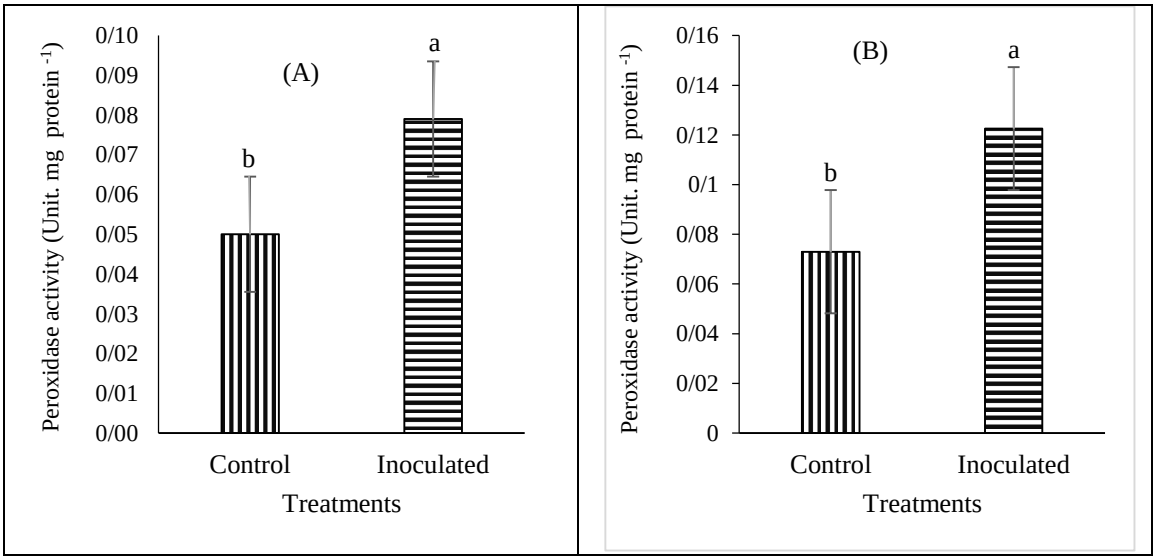
جدول ۲- نتایج آزمون تی مستقل برای مقایسه فعالیت پراکسیداز در نهال‌های تلقیح‌شده (تحت تنش کم آبیاری) و شاهد در گونه‌های *Ginkgo* و *Corylus*

Table 3. Independent t-test results for the peroxidase activity in inoculated seedlings (under water deficit stress) and control *Ginkgo* and *Corylus*

Species	t-statistic	(df)	Sig. (2- tailed)
Ginkgo	- 4.461	18	< **0.001
Corylus	-7.012	20	<**0.001

**: معنی‌داری در سطح احتمال یک درصد

** :Significant at the probability level of 1 %



شکل ۳- مقایسه میانگین فعالیت پراکسیداز در نهال‌های تلقیح‌شده (تحت تنش کم آبیاری) و شاهد برای گونه‌های *Corylus avellana* (A) و *Ginkgo biloba* (B)

Figure 4. Mean comparision for peroxidase activity in inoculated seedlings (under water deficit stress) and control. *Corylus avellana* (A) and *Ginkgo biloba* (B)

نتیجه‌گیری

نتایج این تحقیق به وضوح نشان داد که همزیستی با قارچ *T. aestivum* باعث افزایش معنی‌دار فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و پراکسیداز در گیاهان میزبان شد. این افزایش فعالیت آنزیمی، حاکی از ارتقای سامانه دفاع آنتی‌اکسیدانی گیاه و بهبود سازوکار تحمل آن در برابر تنش اکسیداتیو ناشی از کمبود آب است. اگرچه در این مطالعه تمرکز اصلی بر ارزیابی فعالیت این دو آنزیم بوده است، یافته‌ها نقش محوری قارچ‌های میکوریزی را در افزایش تحمل گیاهان به تنش‌های محیطی، به‌ویژه تنش کم آبیاری، تأیید می‌کند. برای درک عمیق‌تر این تعاملات پیچیده، پیشنهاد می‌شود پژوهش‌های آتی به بررسی سازوکارهای مولکولی حاکم بر این همزیستی و تأثیر آن بر سایر فرآیندهای فیزیولوژیکی گیاه بپردازند. به‌طور کلی، همزیستی بین ریشه گیاهان و قارچ‌های میکوریزی به‌عنوان یک راهبرد زیستی پایدار، پتانسیل بالایی برای بهبود تحمل گیاهان نسبت به تنش‌های محیطی و بهره‌برداری بهینه از منابع آب و خاک دارد. با توجه به چالش‌های ناشی از تغییرات آب‌وهوایی، استفاده از *T. aestivum* برای پرورش نهال‌های متحمل به تنش کم آبیاری می‌تواند به‌عنوان یک راهکار مؤثر در مدیریت پایدار منابع طبیعی و حفاظت از بوم‌سازگان‌های طبیعی مطرح شود.

سپاس‌گزاری

نویسندگان مقاله از زحمات ارزشمند جناب آقای دکتر مهدی علیزاده و دکتر فرزاد علی رمجی، اعضای محترم هیأت علمی دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان در فراهم‌آوری امکانات آزمایشگاهی، صمیمانه سپاسگزارند.

References

Abdel-Salam, E., Alatar, A., & El-Sheikh, M. A. (2018). Inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi alleviates harmful effects of drought stress on damask rose. *Saudi Journal of Biological Sciences*, *25*(8), 1772-1780. https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2017.10.015

Aebi, H. (1984). [13] Catalase in vitro. In *Methods in enzymology* (Vol. 105, pp. 121-126). Academic press. https://doi.org/10.1016/S0076-6879(84)05016-3

Al-Arjani, A. B. F., Hashem, A., & Abd_Allah, E. F. (2020). Arbuscular mycorrhizal fungi modulate dynamics tolerance expression to mitigate drought stress in *Ephedra foliata* Boiss. *Saudi Journal of Biological Sciences*, *27*(1), 380-394. https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2019.10.008

Alavi Matin, S.M., Rahnama, A. & Meskarbashee, M. (2016). Effect of potassium supply on the activity of some antioxidant enzymes of two durum wheat cultivars under salt stress. *Plant Productions*, 38(4), 1-12. https://doi.org/10.22055/ppd.2016.11828 [In Persian].

Alvarez, M., Huygens, D., Fernandez, C., Yessy, G., Olivares, E., Saavedra, I., Alberdi, M., Valenzuela, E. (2009). Effect of ectomycorrhizal colonization and drought on reactive oxygen species metabolism of Nothofagus dombeyi roots. *Tree Physiology*. 29, 1047–1057. https://doi.org/10.1093/treephys/tpp038

Bagherifar, P., Waez Mousavi, S. M., Arzansh, M. H., Tohidfar, M., & Rabani Nasab, H. (۲۰۲۵). The effect of summer black truffle (*Tuber aestivum*) on antioxidant enzyme activity in oak (*Quercus castaneifolia*) and paulownia (*Paulownia fortunei*) under drought stress. *Plant Production Research*. 32(3), 207-226. https://doi.org/10.22069/jopp.2024.22779.3187 [In Persian].

Begum, N., Xiao, Y., Wang, L., Li, D., Irshad, A., & Zhao, T. (2023). Arbuscular mycorrhizal fungus Rhizophagus irregularis alleviates drought stress in *soybean* with overexpressing the GmSPL9d gene by promoting photosynthetic apparatus and regulating the antioxidant system. *Microbiological Research*, *273*, 127398. https://doi.org/10.1016/j.micres.2023.127398

Benhiba, L., Fouad, M. O., Essahibi, A., Ghoulam, C., & Qaddoury, A. (2015). Arbuscular mycorrhizal symbiosis enhanced growth and antioxidant metabolism in date palm subjected to long-term drought. *Trees*, *29*, 1725-1733. https://doi.org/10.1007/s00468-015-1253-9

Benucci, G. M. N., Bonito, G., Falini, L. B., & Bencivenga, M. (2012). Mycorrhization of Pecan trees (*Carya illinoinensis*) with commercial truffle species: *Tuber aestivum* Vittad. and *Tuber borchii* Vittad. *Mycorrhiza*, *22*, 383-392. https://doi.org/10.1007/s00572-011-0413-z

Caravaca, F., Alguacil, M. M., Hernández, J. A., & Roldán, A. (2005). Involvement of antioxidant enzyme and nitrate reductase activities during water stress and recovery of mycorrhizal *Myrtus communis* and Phillyrea angustifolia plants. *Plant Science*, *169*(1), 191-197. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2005.03.013

Chance, B., & Maehly, A. C. (1955). Assay of catalases and peroxidases. Methods in Enzymology, 2, 764-775. http://dx.doi.org/10.1016/S0076-6879(55)02300-8

Chen, H., Wu, J., Liu, J., Tan, P., Zhu, K., & Peng, F. (2023). Effects of Truffle inoculation on root physiology and mycorrhizosphere microbial communities of *Carya illinoinensis* seedlings. *Forests*, *14*(10), 2078. https://doi.org/10.3390/f14102078

Cheng, W. C., & Fu, L. K. (1978). Ginkgoaceae. In W. C. Cheng, & L. K. Fu (Eds.), Flora Reipublicae Popularis Siningcae VII (pp. 18–23). Science Press.

Clark, R. B. (1997). Arbuscular mycorrhizal adaptation, spore germination, root colonization, and host plant growth and mineral acquisition at low pH. *Plant and Soil*, *192*(1), 15-22. https://doi.org/10.1023/a:1004218915413

Cui, H., Jiang, S., Ren, L., Xiao, W., Yuan, F., Wang, M., & Wei, L. (2022). Dynamics and potential synchronization of regional precipitation concentration and drought-flood abrupt alternation under the influence of reservoir climate. *Journal of Hydrology: Regional Studies*, 42, 101147. https://doi.org/10.1016/j.ejrh.2022.101147

Evelin, H., Devi, T. S., Gupta, S., & Kapoor, R. (2019). Mitigation of salinity stress in plants by arbuscular mycorrhizal symbiosis: current understanding and new challenges. *Frontiers in Plant Science*, *10*, 470. https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00470

Fontana, A. (1985). Vesicular-arbuscular mycorrhizas of *Ginkgo biloba* L. in natural and controlled conditions. *New Phytologist*, *99*(3), 441-447. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1985.tb03671.x?urlappend=%3Futm_source%3Dresearchgate.net%26utm_medium%3Darticle

Gao, T. T., Li, G. L., Zhou, J. J., Ji, R. Q., & Meng, L. P. (2020). Fungi community structure associated with Korean pine forests and the varying tendency with four forest land age. https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2020/0599

Garcia-Montero, L. G., Moreno, D., Monleon, V. J., & Arredondo-Ruiz, F. (2014). Natural production of *Tuber aestivum* in central Spain: *Pinus* spp. versus *Quercus* spp. brûles. *Forest Systems*, *23*(2), 394-399. https://doi.org/10.5424/fs/2014232-05112

Giovannetti, M., & Mosse, B. (1980). An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New phytologist*, 489-500. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1980.tb04556.x

Gógán, A. C., Nagy, Z., Dégi, Z., Bagi, I., & Dimény, J. (2012). Ecological characteristic of Hungarian summer truffle (*Tuber aestivum* Vittad.) producing area. *Acta Mycologica*, *47*(2). https://doi.org/10.5586/am.2012.015

Guo, S., Xia, L., Xia, D., Li, M., Xu, W., & Liu, L. (2024). Enhancing plant resilience: *Arbuscular mycorrhizal* fungi's role in alleviating drought stress in vegetation concrete. *Frontiers in plant science*, *15*, 1401050. https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1401050

Habtemariam, A. A., Cseh, P., Péter, B., Heller, Á., Pitlik, P., Brandt, S., László, P., & Bratek, Z. (2024). Analysis of mycorrhization trends and undesired fungi species in three-and six-year-old *Tuber aestivum* plantations in Hungary. *Journal of fungi*, *10*(10), 696. https://doi.org/10.3390/jof10100696

Hasanuzzaman, M., Raihan, M. R. H., Masud, A. A. C., Rahman, K., Nowroz, F., Rahman, M., Nahar, K., & Fujita, M. (2021). Regulation of reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under salinity. *International Journal of Molecular Sciences*, *22*(17), 9326. https://doi.org/10.3390/ijms22179326

He, F., Sheng, M., & Tang, M. (2017). Effects of rhizophagus irregularis on photosynthesis and antioxidative enzymatic system in *Robinia pseudoacacia* L. under drought stress. *Frontiers in Plant Science*, *8*, 183. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00183

Khajeeyan, R., Salehi, A., Movahhedi Dehnavi, M., Hamidian, M., & Hazrati, S. (2024). Evaluation of the benefits of plant growth-promoting rhizobacteria and mycorrhizal fungi on biochemical and morphophysiological traits of *Aloe barbadensis* Mill under water deficit stress. *Scientific Reports*, *14*(1), 14480. https://doi.org/10.1038/s41598-024-64878-9

Langeroodi, A. R. S., Osipitan, O. A., Radicetti, E., & Mancinelli, R. (2020). To what extent arbuscular mycorrhiza can protect chicory (*Cichorium intybus* L.) against drought stress. *Scientia Horticulturae*, *263*, 109109. https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.109109

Li, Z., Zhang, Y., Liu, C., Gao, Y., Han, L., & Chu, H. (2022). Arbuscular mycorrhizal fungi contribute to reactive oxygen species homeostasis of *Bombax ceiba* L. under drought stress. *Frontiers in Microbiology*, *13*, 991781. https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.991781

Lin, H. Y., Li, W. H., Lin, C. F., Wu, H. R., & Zhao, Y. P. (2022). International biological flora: *Ginkgo biloba*. Journal of Ecology, 110(4), 951-982. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13856

Marozzi, G., Sánchez, S., Benucci, G. M. N., Bonito, G., Falini, L. B., Albertini, E., & Donnini, D. (2017). Mycorrhization of pecan (*Carya illinoinensis*) with black truffles: *Tuber melanosporum* and *Tuber brumale*. *Mycorrhiza*, *27*, 303-309. https://doi.org/10.1007/s00572-016-0743-y

Ning, Q., Chen, L., Jia, Z., Zhang, C., Ma, D., Li, F., Zhang, J., Li, D., Han, X., Cai, Z. & Huang, S. (2020). Multiple long-term observations reveal a strategy for soil pH-dependent fertilization and fungal communities in support of agricultural production. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *293*, 106837. https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.106837

Oliferchuk, V. P., & Fedorovych, D. V. (2019). Application of mycorrhizal fungus *Tuber melanosporum* to stimulate the growth and development of *soybean* and *spring barley*. *Faktori eksperimental'noi evolucii organizmiv*, *24*, 133-138. https://doi.org/١٠,٧١٢٤/FEEO.v٢٤,١٠٩٢

Phillips, J. M., & Hayman, D. S. (1970). Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British mycological Society*, *55*(1), 158-IN18. https://doi.org/10.1016/S0007-1536(70)80110-3

Piñuela, Y., Alday, J. G., Oliach, D., Castaño, C., Bolaño, F., Colinas, C., & Bonet, J. A. (2021). White mulch and irrigation increase black truffle soil mycelium when competing with *summer truffle* in young truffle orchards. *Mycorrhiza*, *31*(3), 371-382. https://doi.org/10.1007/s00572-020-01018-x

Rasmann, S., Bennett, A., Biere, A., Karley, A., & Guerrieri, E. (2017). Root symbionts: Powerful drivers of plant above-and belowground indirect defenses. *Insect science*, *24*(6), 947-960. https://doi.org/10.1111/1744-7917.12464

Sánchez-Bermúdez, M., Del Pozo, J. C., & Pernas, M. (2022). Effects of combined abiotic stresses related to climate change on root growth in crops. *Frontiers in plant science*, 13, 918537. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.918537

Scudeletti, D., Crusciol, C. A. C., Bossolani, J. W., Moretti, L. G., Momesso, L., Servaz Tubana, B., De Castro, S.G.Q., De Oliveira, E.F., & Hungria, M. (2021). *Trichoderma asperellum* inoculation as a tool for attenuating drought stress in *sugarcane*. *Frontiers in Plant Science*, *12*, 645542. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.645542

Singh, B., Kaur, P., Singh, R. D., & Ahuja, P. S. (2008). Biology and chemistry of *Ginkgo biloba*. *Fitoterapia*, 79, 401–418. https://doi.org/10.1016/j.fitote.2008.05.007

Smith, S. E., & Read, D. J. (2010). *Mycorrhizal symbiosis*. Academic press. https://www.sciencedirect.com/book/9780123705266/mycorrhizal-symbiosis

Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I. M., & Murphy, A. (2015). Plant physiology and Development. Sinauer Associates Publishers, Sunderland. https://global.oup.com/ushe/product/plant-physiology-and-development-9780197577240

Tiwari, S., Tiwari, S., Singh, M., Singh, A., & Prasad, S. M. (2017). Generation mechanisms of reactive oxygen species in the plant cell: an overview. *Reactive Oxygen Species in Plants: Boon or Bane-Revisiting the Role of ROS*, 1-22. https://doi.org/10.1002/9781119324928.ch1

Todesco, F., Belmondo, S., Guignet, Y., Laurent, L., Fizzala, S., Le Tacon, F., & Murat, C. (2019). Soil temperature and hydric potential influences the monthly variations of soil *Tuber aestivum* DNA in a highly productive orchard. *Scientific Reports*, *9*(1), 12964. https://doi.org/10.1038/s41598-019-49602-2

Wang, B., & Qiu, Y. L. (2006). Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*, *16*, 299-363. https://doi.org/10.1007/s00572-005-0033-6

Wang, G. x. (2018). Progress in cultivation and utilization of *Corylus* L. resources in China (III)-breeding, propagation and cultivation. https://doi.org/10.13275/j.cnki.lykxyj.2018.01.015

Wang, D., Ni, Y., Xie, K., Li, Y., Wu, W., Shan, H., Cheng, B., & Li, X. (2024). Aquaporin ZmTIP2; 3 promotes drought resistance of maize through symbiosis with arbuscular mycorrhizal fungi *International Journal of Molecular Sciences*, *25*(8), 4205. https://doi.org/10.3390/ijms25084205

Wu, Q. S., Xia, R. X., & Zou, Y. N. (2008). Improved soil structure and citrus growth after inoculation with three arbuscular mycorrhizal fungi under drought stress. *European journal of soil biology*, *44*(1), 122-128. https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2007.10.001

Xie, C. X. (2014). Fine scale genetic structures and gene flow of a refugial population of *Ginkgo biloba* in Tianmu Mountain: Evidence from nuclear and chloroplast microsatellites (Master thesis). *Zhejiang University, Hangzhou, China (in Chinese)*. https://kns.cnki.net/KCMS/detail/detail.aspx?spm=a2ty_o01.29997173.0.0.68d951715CojFR&dbcode=CMFD&filename=1014351050.nh

Yang, Z., Chi, X., Guo, F., Jin, X., Luo, H., Hawar, A., Chen, Y.X., Feng, K.K., Wang, B., Qi, J.L., Yang, Y.H., & Sun, B. (2020). SbWRKY30 enhances the drought tolerance of plants and regulates a drought stress-responsive gene, SbRD19, in sorghum. *Journal of Plant Physiology*, *246*, 153142. https://doi.org/10.1016/j.jplph.2020.153142

Yin, D., Wang, H., & Qi, J. (2021). The enhancement effect of calcium ions on ectomycorrhizal fungi-mediated drought resistance in *Pinus sylvestris* var. mongolica. *Journal of Plant Growth Regulation*, *40*, 1389-1399. https://doi.org/10.1007/s00344-020-10197-y

Yu, R., Zhu, J., Zeng, Z., Chen, L., & Wen, W. (2013). Biosynthesis pathways of ginkgolides. Pharmacognosy Reviews, 7, 47. https://doi.org/10.4103/0973-7847.112848

Zambonelli, A., Leonardi, P., Iotti, M., & Hall, I. (2017). Ecological and genetic advances in the cultivation of *Tuber* spp. *Revista Fitotecnia Mexicana*, *40*(4), 371-377. https://doi.org/10.35196/rfm.2017.4.371-377

Zhang, Y., Zhong, C. L., Chen, Y., Chen, Z., Jiang, Q. B., Wu, C., & Pinyopusarerk, K. (2010). Improving drought tolerance of *Casuarina equisetifolia* seedlings by arbuscular mycorrhizas under glasshouse conditions. *New Forests*, *40*, 261-271. https://doi.org/10.1007/s11056-010-9198-8

Zhang, X., Li, X., Ye, L., Huang, Y., Kang, Z., & Zhang, B. (2020). Colonization by *Tuber melanosporum* and *Tuber indicum* affects the growth of *Pinus armandii* and phoD alkaline phosphatase encoding bacterial community in the rhizosphere. *Microbiological Research*, *239*, 126520. https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126520

Zhang, X., Zhang, J., He, J., Li, M., Matsushita, N., Geng, Q., Lian, C., & Zhang, S. (2024). Physiological and transcriptome responses of *Pinus massoniana* seedlings inoculated by various ecotypes of the ectomycorrhizal fungus Cenococcum geophilum during the early stage of drought stress. *Journal of Fungi*, *10*(1), 71. https://doi.org/10.3390/jof10010071