تأثیر قارچ *Glomus intraradices* بر رشد، جذب عناصر غذایی و نیکل در فستوکا تحت تنش نیکل

معصومه رفیعی دمنه و لیلا شبانی*

گروه زیست شناسی، دانشکده علوم، دانشگاه شهرکرد، شهرکرد

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۲/۰۶/۰۶ ، تاریخ پذیرش نهایی: ۱۳۹۳/۰۷/۳۰)

چکیده:

به منظور بررسی همزیستی میکوریزی قارچ *Glomus intraradices* بر رشد و جذب عناصر غذایی آزمایشی به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملا تصادفی انجام شد. در این تحقیق گیاهچه‌های فستوکا به دو حالت آلوده به قارچ (M^+) و عاری از آن (M^-) تحت ۴ غلظت نیکل (کنترل، ۳۰، ۹۰ و ۱۸۰ میلی گرم بر کیلوگرم) در خاک استریل به مدت سه ماه کشت داده شد. نتایج حاصل از این تحقیق نشان داد که قارچ *G. intraradices* سبب افزایش میزان کلروفیل و کاروتنوئید اندام هوایی، کربوهیدرات محلول ریشه و میزان عناصر مس، آهن، منگنز و فسفر ریشه و اندام هوایی در گیاهچه های فستوکا M^+ نسبت به گیاهچه های فستوکا M^- تحت تنش فلز سنگین نیکل شد، اما بر میزان روی ریشه و اندام هوایی اثر مثبت نشان نداد. همچنین حضور قارچ سبب کاهش میزان فلز سنگین نیکل در گیاهچه‌های فستوکا M^+ نسبت به گیاهچه‌های M^- شد و افزایش وزن خشک ریشه و اندام هوایی و نسبت وزن خشک ریشه به وزن خشک اندام هوایی را در گیاهچه‌های M^+ نسبت به گیاهچه‌های M^- را به دنبال داشت و باعث افزایش مقاومت گیاه به تنش فلز سنگین نیکل شد.

واژه های کلیدی: جذب مواد غذایی، فستوکا آروندیناسه، کربوهیدرات محلول، میکوریز آربسکولار، نیکل.

مقدمه:

نیکل به عنوان یکی از ریزمغذی‌های ضروری گیاهان نقش مهمی در متابولیسم اوره، تثبیت نیتروژن و نمو دانه ایفا می کند (Yusuf *et al*., 2011). در سال‌های اخیر آلودگی نیکل از سراسر جهان گزارش شده است (Nagajyoti *et al*., 2010). فزونی نیکل یکی از مهمترین عواملی است که سبب کاهش رشد در خاک‌های آلوده به این فلز سنگین می‌گردد (Khalid and Tinsley, 1980). از آن‌جایی‌که غشای پلاسمایی اولین قسمت عملکردی سلول‌های گیاه است که در ارتباط با انتقال فلزات سمی از جمله نیکل سیالیت خود را از دست می دهد و فعالیت آنزیم‌های متصل به آن (مثل ATPase) کاهش می‌یابد (Rose *et al*., 1992)، بنابراین بر حرکت مواد محلول از غشا تأثیر می‌گذارد (Yang *et al*., 1996). چون برخی از ویژگی های نیکل شبیه یون‌های کلسیم، منیزیم، منگنز، آهن، مس و روی است، بنابراین ممکن است با این فلزات در فرآیندهای جذب و ترشح رقابت کند. در نتیجه این رقابت، نیکل در غلظت‌های بالا ممکن است جذب و غلظت این فلزات را کاهش داده و منجر به کمبود آن‌ها در گیاه شود و بر فرآیندهای مهم فیزیولوژیکی تأثیر گذاشته و نهایتا سبب ایجاد اثرات سمی در گیاه شود (Chen *et al*., 2009). مثلاً

*نویسنده مسؤل، نشانی پست الکترونیکی: lshabani@gmail.com

Archive of SID

www.SID.ir

آسیب در جذب فلزات ضروری از جمله آهن و منگنز باعث کاهش غلظت کلروفیل می‌شود (Seth *et al*., 2008). همچنین جایگزینی فلزات سنگین از جمله روی، نیکل، کادمیوم، مس، سرب و جیوه در کلروفیل به جای منگنز منجر به کاهش کلروفیل و کاهش در فتوسنتز می‌شود (Marchiol *et al*., 2004). علاوه بر این تنش ناشی از فلزات سنگین با کاهش میزان فتوسنتز مقدار قند گیاه را کاهش می‌دهد. اما از طرف دیگر گیاهان برای حفظ تعادل یونی و تنظیم اسمزی در واکوئل‌ها و سیتوپلاسم خود ترکیباتی با جرم مولکولی کم از قبیل پرولین، گلایسین، بتائین و قندهایی از جمله گلوکز و فروکتوز که مجموعا اسمولیت نامیده می‌شوند را انباشت می‌کنند (Parida *et al*., 2002). این قندها برای انجام فرآیندهای آنتی اکسیداتیو مثل مسیر پنتوز فسفات و بیوسنتز کاروتنوئیدها نیز لازم هستند (Debnam *et al*., 2004).

همزیستی بین گیاهان و شاخه میکوریز آربسکولار (*Glomeromycota*) یکی از وسیع‌ترین همزیستی‌های دوطرفه بین گیاهان و میکروارگانیسم‌های خاک است. همزیستی این قارچ ها با گیاهان منجر به بهبود جذب مواد غذایی از جمله فسفر، نیتروژن و ریزمغذی‌ها می‌گردد (Javaid, 2009)، زیرا میسلیوم جذب مواد غذایی در خاک را گسترش می‌دهد (George, 2000) و متقابلا گیاه میزبان کربوهیدرات‌ها را برای قارچ فراهم می‌کند (Smith and Read, 1997). از آن جایی که میکوریز باعث جذب بیشتر فسفر توسط گیاه می‌شود. افزایش غلظت فسفر باعث افزایش سرعت فتوسنتز و تولید اکثر کربوهیدرات‌ها می‌شود (Paradi *et al*., 2003). قارچ‌های میکوریز آربسکولار نه تنها برای جذب مواد مغذی به میزبان کمک می‌کنند بلکه تحمل گیاه به فاکتورهای محیطی غیرزیستی نظیر تنش فلزات سنگین را بهبود می‌بخشند (Jahromi *et al*., 2008). این قارچ‌ها از طریق اتصال فلز سنگین به کیتین دیواره سلول (Hildebrandt *et al*., 2007) و ترشح گلومالین (Gonzalez-Chavez *et al*., 2004) غلظت فلز سنگین را در آن محل کاهش می‌دهند، و از طریق همزیستی با گیاهان برای انباشت فلزات سنگین در ریشه گیاهان به شکل غیرسمی شرکت می‌کنند (Joner and Leyval, 1997). مطالعات متعددی بر عملکرد این قارچ در خاک‌های آلوده به فلزات صورت گرفته است (Khan *et al*., 2000; Leyval *et al*., 1997; Vivas *et al*., 2005). به طور کلی قارچ‌های میکوریز تعادل عناصر غذایی معدنی مخصوصا عناصر غذایی کمیاب را بهبود می‌بخشند. هنگامی که مقدار عناصر غذایی کم است جذب آن‌ها را تحریک می‌کنند و هنگامی که مقدار عناصر غذایی زیاد باشد جذب آن‌ها را مهار می‌کنند (Christie *et al*., 2004).

فسکیوی بلند (*Festuca arundinacea* Schreb) در لیست گیاهانی که وزیکول‌های میکوریز آربسکولار دارند فهرست شده است (Gibson and Newman, 2001) و یکی از گراس-های چند ساله و سردسیری است که به دلیل خصوصیاتی همچون توان سازگاری با شرایط مختلف محیطی و تولید بالا از اهمیت خاصی برخوردار است (Sleper, 1985)، و از آن-جایی که از پتانسیل بالایی برای تولید علوفه به صورت زراعی و مرتعی برخوردار است در سال‌های اخیر مورد توجه بیشتری قرار گرفته است (Khayyam-Nekouei, 2001). آلودگی روبه افزایش زمین‌های مرتعی و کشاورزی با فلزات سنگین، بررسی آسیب‌های احتمالی پوشش‌های گیاهی این مناطق و راه‌های افزایش مقاومت آنها در برابر تنش فلزات سنگین لازم به نظر می رسد. در این پژوهش با توجه به اهمیت قارچ‌های میکوریز آربسکولار در افزایش غلظت ریز مغذی‌ها و بهبود سیستم فتوسنتزی میزان رنگیزه های کلروفیلی و میزان عناصر غذایی در گیاهچه‌های فستوکای تلقیح شده با قارچ *G. intraradices* و گیاهچه‌های فستوکای فاقد قارچ کشت شده در خاک‌های آلوده به غلظت‌های مختلف فلز سنگین نیکل اندازه گیری و مقایسه شد.

مواد و روش‌ها:

پس از ضدعفونی بذرهای گیاه *Festuca arundinaceae* با هیپوکلریت سدیم ۵٪، به منظور جوانه زنی به پتری دیش منتقل شدند. بذرهای با جوانه هایی حدود ۲ سانتی متر در گلدان‌های حاوی ماسه استریل (جهت حذف کلیه اسپورها و یا پروپاگول های قارچی در خاک مورد آزمایش ابتدا خاک در اتوکلاو و در دمای ۱۲۱ درجه سانتی گراد و فشار ۲۰ اتمسفر

Archive of SID

www.SID.ir

توسط بخار آب به مدت یک ساعت استریل شد) کاشته شد و از مایه تلقیح قارچ *Glomus intraradices* (تهیه شده از شرکت زیست فناور توران، سمنان) برای تلقیح بذرهای فستوکا استفاده شد. جهت انجام آغشتگی میکوریزی مقدار ۲ گرم از مایه تلقیح حاوی اسپور و پروپاگول قارچی (جمعیت قارچ موجود در مایه تلقیح ۱/۶*۱۰۴پروپاگول در هر گرم) بر سطح خاک موجود در هر گلدان ریخته شد. بذرها به دو صورت بدون قارچ و تلقیح با قارچ و در غلظت‌های کنترل، ۳۰، ۹۰ و ۱۸۰ میلی گرم بر کیلوگرم نیکل تیمار شدند. نگهداری از گلدان‌ها در شرایط (دما ۲۵ درجه سانتی گراد، شدت روشنایی ۳۵۰۰ لوکس، دوره روشنایی ۱۶/۸ ساعت و رطوبت نسبی حدود ۵۰٪) در گلخانه انجام گرفت و پس از سه ماه گیاهچه‌ها جهت بررسی وزن خشک ریشه و اندام هوایی، میزان کلروفیل و کاروتنوئید، کربوهیدرات محلول ریشه، میزان عناصر غذایی (مس، روی، آهن، منگنز و فسفر) و میزان نیکل برداشت شدند. این آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملا تصادفی در ۳ تکرار اجرا گردید. در این حالت دو قارچ (با و بدون میکوریز) و ۴ غلظت نیکل (کنترل، ۳۰، ۹۰ و ۱۸۰) به عنوان فاکتورها در نظر گرفته شد.

سنجش شاخص های رشد: جهت اندازه گیری وزن خشک ریشه و اندام هوایی، ابتدا قسمت های هوایی گیاهچه‌ها جدا شد و بعد از قرار دادن آن‌ها در پاکت‌های کاغذی، به مدت ۴۸ ساعت در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد در آون (مدل Memert)، نمونه های خشک شده بر حسب گرم توزین گردیدند.

سنجش محتوای کلروفیل و کاروتنوئید در اندام هوایی: برای اندازه گیری رنگیزه های فتوسنتزی شامل کلروفیل a، b و کاروتنوئیدها از اندام هوایی گیاهان پس از طی سه ماه دوره تنش استفاده شد. اندازه‌گیری کلروفیل‌های a و b با روش Arnon (1949) و کاروتنوئید با روش Lichtenthaler (1987) انجام شد. در این روش میزان جذب محلول سانتریفیوژ شده برگ‌های سائیده شده در استون ۸۰٪ در طول موج‌های ۶۴۵، ۶۶۳ و ۴۷۰ نانومتر با دستگاه اسپکتروفتومتر (مدل JENWAY 6300) خوانده شد و سپس میزان کلروفیل a، b و کاروتنوئیدها طبق روابط ۱ تا ۳ برحسب میلی‌گرم در هر گرم وزن تر بافت گیاهی محاسبه گردید.

رابطه ۱:

$$\text{کلروفیل a} = \frac{[(12/77 \times A_{645}) - (4/93 \times A_{663})] \times v}{1000 \times W}$$

رابطه ۲:

$$\text{کلروفیل b} = \frac{[(22/9 \times A_{645}) - (4/93 \times A_{663})] \times v}{1000 \times W}$$

رابطه ۳:

$$\text{کاروتنوئید} = \frac{(100 \times A_{470} - 1/89 \times \text{chl a} - 85/02 \times \text{chl b})}{198}$$

V= حجم نهایی عصاره برحسب میلی‌لیتر، D= جذب نوری، W= وزن بافت برحسب گرم

سنجش میزان کربوهیدرات محلول ریشه: اندازه گیری کربوهیدرات محلول ریشه با روش Porter و Villar (1997) انجام شد. این روش بر اساس اسپکتروفتومتری و سنجش شدت رنگ ایجاد شده از واکنش قندها با معرف آنترون استوار است. در این روش ۰/۱ گرم از نمونه های خشک ریشه در اتانول ۸۰٪ سائیده و عصاره حاصل در حمام آب گرم با دمای ۳۰ درجه سانتیگراد به مدت ۳۰ دقیقه قرار گرفت. سپس عصاره های حاصل در دور ۴۵۰۰ rpm به مدت ۱۰ دقیقه سانتریفیوژ شدند. رسوب حاصل دوباره مشابه بالا سائیده و در حمام آب گرم قرار گرفت و سانتریفیوژ شد. سپس بخش اتانولی ـ آبی برای تعیین میزان قند محلول برداشته شد و با افزودن ۵ میلی لیتر معرف آنترون به آن نمونه ها به مدت ۷/۵ دقیقه در حمام آب گرم با دمای ۱۰۰ درجه سانتیگراد قرار گرفت و مقدار جذب نمونه ها پس از سرد شدن در روی یخ در طول موج ۶۲۵ نانومتر خوانده شد. سنجش کربوهیدرات-های محلول در ریشه با استفاده از منحنی استاندارد گلوکز (۰/۰۲، ۰/۰۶، ۰/۰۸ و ۰/۱۱ میلی گرم در میلی لیتر) به دست آمد. مقدار کربوهیدرات نمونه ها بر حسب میلی گرم در یک کیلوگرم وزن تر گیاه محاسبه گردید.

سنجش عناصر: یک گرم از ریشه و بخش‌های هوایی خشک شده از هر نمونه وزن و به مدت ۵ ساعت در کوره

Archive of SID

www.SID.ir

الکتریکی و در دمای ۴۸۰ درجه سانتیگراد قرار داده شد. خاکستر حاصل پس از سرد شدن در ۱۰ میلی‌لیتر نیتریک اسید ۱۰٪ حل شد. پس از صاف کردن، محلول‌ها درون لوله‌های پلاستیکی مخصوص ریخته شد و مقدار عناصر مس، روی، آهن، منگنز و نیکل در ریشه و اندام هوایی توسط دستگاه طیف‌سنج جذب اتمی (مدل GBC 932 plus) آنالیز گردید (Reeves *et al.*, 1996). میزان فسفر عصاره ها با روش مولیبدات (Allen, 1989) و به کمک دستگاه اسپکتروفتومتر تعیین شد.

تجزیه و تحلیل آماری: تجزیه و تحلیل آماری با استفاده از نرم افزار SAS و MSTATC انجام گرفت و مقایسه میانگین‌ها با استفاده از آزمون حداقل تفاوت معنی دار (LSD) (P<۰/۰۵) مشخص شد.

نتایج:

تأثیر نیکل و قارچ *G. intraradices* هر کدام به طور جداگانه بر وزن خشک ریشه و اندام هوایی و نسبت وزن خشک ریشه به اندام هوایی معنی دار (P<۰/۰۵) بود (جدول ۱). نتایج بررسی تغییر شاخص‌های رشدی نشان داد که تیمار نیکل باعث کاهش وزن خشک ریشه و اندام هوایی و کاهش نسبت وزن خشک ریشه به اندام هوایی گیاهچه‌های فستوکا شد، و کمترین میزان وزن خشک ریشه و اندام هوایی و نسبت آن‌ها در بیشترین غلظت نیکل (۱۸۰ میلی گرم بر کیلوگرم) خاک مشاهده شد (شکل ۱). حضور قارچ *G. intraradices* وزن خشک ریشه و اندام هوایی و نسبت وزن خشک ریشه به اندام هوایی را در گیاهچه‌های M^+ نسبت به گیاهچه‌های M^- افزایش داد (شکل ۲). تأثیر متقابل نیکل و قارچ بر این شاخص‌های رشد معنی دار نبود (جدول ۱).

تأثیر متقابل نیکل و قارچ بر میزان کلروفیل a، کلروفیل b و کاروتنوئید اندام هوایی معنی دار (P<۰/۰۵) بود (جدول ۱). میزان کلروفیل a و میزان کاروتنوئید در سطوح مختلف تیمار نیکل در گیاهچه های فستوکا +M بیشتر از گیاهچه های فستوکا M^- بود. آلودگی با قارچ *G. intraradices* سبب افزایش معنی دار (P<۰/۰۵) کلروفیل b در تیمار ۱۸۰ میلی گرم بر کیلوگرم شد و در تیمارهای دیگر اختلاف معنی داری بین گیاهچه های فستوکا +M نسبت به گیاهچه های فستوکا M^- مشاهده نشد (جدول ۲).

تأثیر متقابل نیکل و قارچ بر میزان کربوهیدرات محلول ریشه معنی دار (P<۰/۰۵) بود (جدول ۱). غلظت کربوهیدرات محلول ریشه تحت شرایط کنترل و سطوح مختلف تیمار نیکل در گیاهچه‌های فستوکا +M بیشتر از گیاهچه‌های فستوکا M^- بود و بالاترین میزان کربوهیدرات محلول ریشه در تیمار ۹۰ میلی گرم بر کیلوگرم مشاهده شد (شکل ۳).

تأثیر نیکل و قارچ *G. intraradices* هر کدام به طور جداگانه بر میزان مس، روی و فسفر اندام هوایی و آهن و فسفر ریشه معنی دار (P<۰/۰۵) بود (جدول ۳). نتایج حاصل از اندازه گیری میزان مس، روی و فسفر در اندام هوایی و فسفر ریشه حاکی از آن بود که با افزایش غلظت نیکل میزان این عناصر در گیاهچه‌ها کاهش یافت (شکل ۴). میزان آهن ریشه در غلظت‌های بالای نیکل (۹۰ و ۱۸۰ میلی گرم بر کیلوگرم) نسبت به شاهد کاهش نشان داد و در غلظت پایین نیکل (۳۰ میلی گرم بر کیلوگرم) نسبت به شاهد افزایش یافت (شکل ۴، هـ). تأثیر متقابل نیکل و قارچ بر میزان این عناصر معنی دار نبود (جدول ۳).

گیاه با قارچ *G. intraradices* سبب افزایش معنی دار در میزان مس و فسفر اندام هوایی، آهن و فسفر ریشه در گیاهچه-های فستوکا +M نسبت به گیاهچه‌های فستوکا M^- شد اما میزان روی اندام هوایی در گیاهچه‌های فستوکا +M نسبت به گیاهچه‌های فستوکا M^- کاهش نشان داد (شکل ۵).

تأثیر متقابل نیکل و قارچ بر میزان مس، روی و منگنز ریشه و آهن و منگنز اندام هوایی معنی دار (P<۰/۰۵) بود (جدول ۳). در گیاهچه‌های حاوی قارچ *G.intraradices* میزان عناصر مس ریشه، آهن اندام هوایی، منگنز ریشه و اندام هوایی تحت شرایط کنترل و سطوح مختلف تیمار نیکل در مقایسه با گیاهچه‌های M^- افزایش یافت. ولی میزان روی ریشه در گیاهچه‌های M^- تحت شرایط کنترل وتیمار ۳۰ میلی گرم در کیلوگرم نسبت به گیاهچه‌های M^+ افزایش یافت و در تیمارهای ۹۰ و ۱۸۰ میلی گرم بر کیلوگرم اختلاف معنی داری

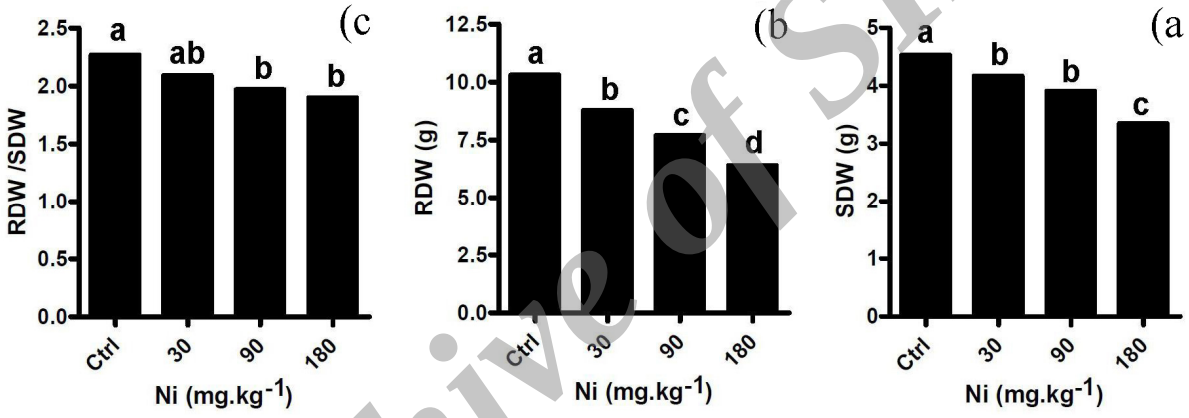
Archive of SID

www.SID.ir

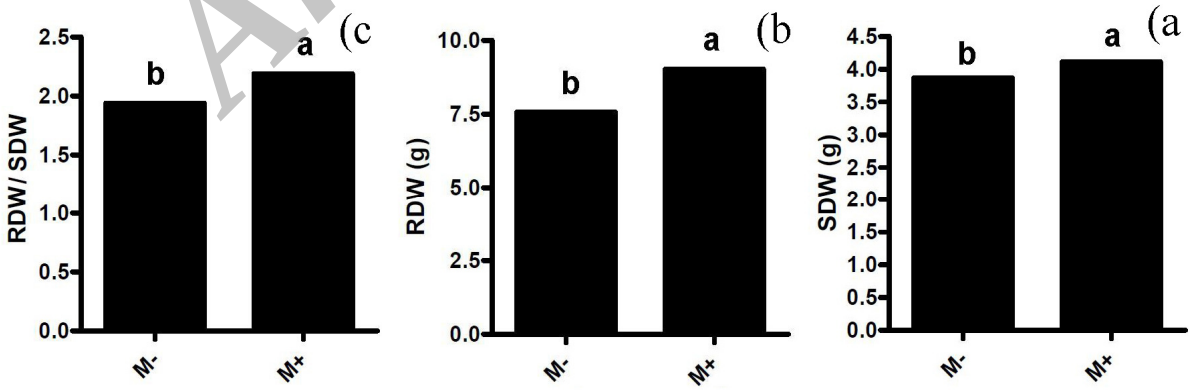
جدول ۱- تجزیه واریانس وزن خشک ریشه و اندام هوایی، نسبت وزن خشک ریشه به وزن خشک اندام هوایی، کلروفیل a، کلروفیل b، کاروتنوئید، کربوهیدرات محلول ریشه، غلظت نیکل ریشه و اندام هوایی در گیاهچه‌های فستوکا

منابع تغییر	درجه آزادی	وزن خشک ریشه (گرم)	وزن خشک اندام هوایی (گرم)	وزن خشک ریشه به وزن خشک اندام هوایی	کلروفیل a	کلروفیل b	کاروتنوئید	کربوهیدرات محلول ریشه	غلظت نیکل ریشه	غلظت نیکل اندام هوایی
میکوریز	۱	۱۲/۵۰*	۰/۳۴*	۰/۳۸*	۷/۳۱*	۱/۴۴*	۰/۶۴*	۱۷۹۰۸۵۹۳/۸۸*	۵/۷۱*	۳/۶۱*
نیکل	۳	۱۶/۴۷*	۱/۴۹*	۰/۱۵*	۱۷/۷*	۵/۷۲*	۰/۳۸*	۸۳۶۵۹۳۸/۹۰*	۷/۸۱*	۲/۳۱*
میکوریز×نیکل	۳	۰/۹۸ns	۰/۰۱ns	۰/۰۹ns	۱/۴۲*	۰/۴۱*	۰/۱۵*	۲۵۰۲۵۰۳/۳۱*	۱/۶۸*	۰/۱*
خطا	۱۶									

*بیانگر معنی دار بودن در سطح ۰/۰۵ و ns بیانگر عدم اختلاف معنی دار است.



شکل ۱- مقایسه میانگین شاخص وزن خشک اندام هوایی (SDW) (a)، وزن خشک ریشه (RDW) (b) و نسبت وزن خشک ریشه به وزن خشک اندام هوایی (RDW/SDW) (c) در سطوح مختلف تیمار نیکل (Ni) در گیاهچه‌های فسکیوی بلند. حروف متفاوت بیانگر اختلاف معنی دار در سطح ۰/۰۵ است.



شکل ۲- مقایسه میانگین وزن خشک اندام هوایی (a)، وزن خشک ریشه (b) و نسبت وزن خشک ریشه به وزن خشک اندام هوایی (c) در گیاهچه‌های حاوی قارچ (+M) و فاقد قارچ (-M) فسکیوی بلند. حروف متفاوت بیانگر اختلاف معنی دار در سطح ۰/۰۵ است.

(M^+):آلوده به قارچ و (M^-): عاری از قارچ.

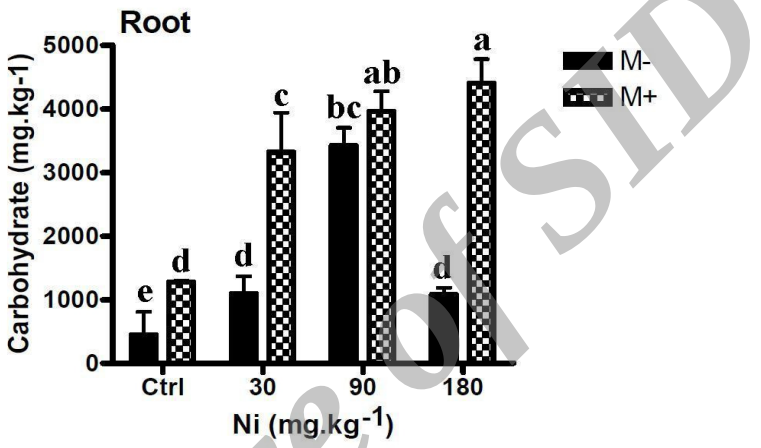
Archive of SID

www.SID.ir

جدول۲- برهمکنش نیکل و قارچ *G. intraradices* بر میزان کلروفیل a، کلروفیل b و کاروتنوئید در فسکیوی بلند.

نیکل / قارچ	کلروفیل a ($mg.g^{-1}$)		کلروفیل b ($mg.g^{-1}$)		کاروتنوئید ($mg.g^{-1}$)	
	M^-	M^+	M^-	M^+	M^-	M^+
شاهد	۶/۵۴^{a}	۶/۴۷^{a}	۳/۷۵^{a}	۳/۸۴^{a}	۱/۱۶^{a}	۱/۰۵^{b}
۳۰	۵/۲۹^{b}	۶/۳۶^{a}	۳/۳۹^{ab}	۳/۶۴^{ab}	۰/۶۲^{e}	۰/۹۲^{c}
۹۰	۳/۱۸^{d}	۴/۲۹^{c}	۳/۱^{b}	۳/۴۷^{ab}	۰/۳۴^{f}	۰/۸۸^{cd}
۱۸۰	۱/۷^{e}	۴/۰۱^{c}	۰/۹۹^{d}	۲/۲۵^{c}	۰/۲۴^{g}	۰/۸۳^{d}

حروف غیر یکسان بیانگر اختلاف معنی دار میانگین‌ها در سطح ۰/۰۵ آزمون LSD است.



شکل ۳- برهمکنش نیکل و قارچ G.intraradices بر میزان کربوهیدرات ریشه در فسکیوی بلند. (حروف غیر یکسان بیانگر اختلاف معنی دار میانگین‌ها در سطح ۰/۰۵ آزمون LSD است).

جدول ۳- نتایج تجزیه واریانس مس، روی، آهن، منگنز و فسفر ریشه و اندام هوایی در گیاهچه‌های فستوکا

منابع تغییر	درجه آزادی	مس ریشه	مس اندام هوایی	روی ریشه	روی اندام هوایی	آهن ریشه	آهن اندام هوایی	منگنز ریشه	منگنز اندام هوایی	فسفر ریشه	فسفر اندام هوایی
میکوریز	۱	۲۳۲/۳۸*	۹۴/۴۹*	۱۰۵۳۰/۳۱*	۴۰۴/۸۳*	۲۵۴۴۵۷/۴*	۱۵۹۵۲۶/۴۹*	۹۳۷۹۸/۷۶*	۳۹۶۱۵/۰۶*	۰/۶۳۰۴*	۰/۲۴۴۶*
نیکل	۳	۲۰/۷۸*	۱۵/۶*	۵۵۷۳/۸۱*	۴۳۷/۴۴*	۳۵۷۱۹۳/۱*	۶۸۶۹۱/۹۸*	۶۱۷۰/۱*	۹۳۳۱۴/۶۶*	۰/۱۷۸۸*	۰/۲۱۰۲*
میکوریز× نیکل	۳	۱/۴۲*	۱/۴۹^{ns}	۴۳۳۶/۷۳*	۱۱۶/۲۱^{ns}	۲۳۸۰/۲۸^{ns}	۴۲۸۳۴/۷*	۶۹۷/۵*	۱۴۰۶/۶۵*	۰/۰۵۱۸^{ns}	۰/۰۱۶۵^{ns}
خطا	۱۶										

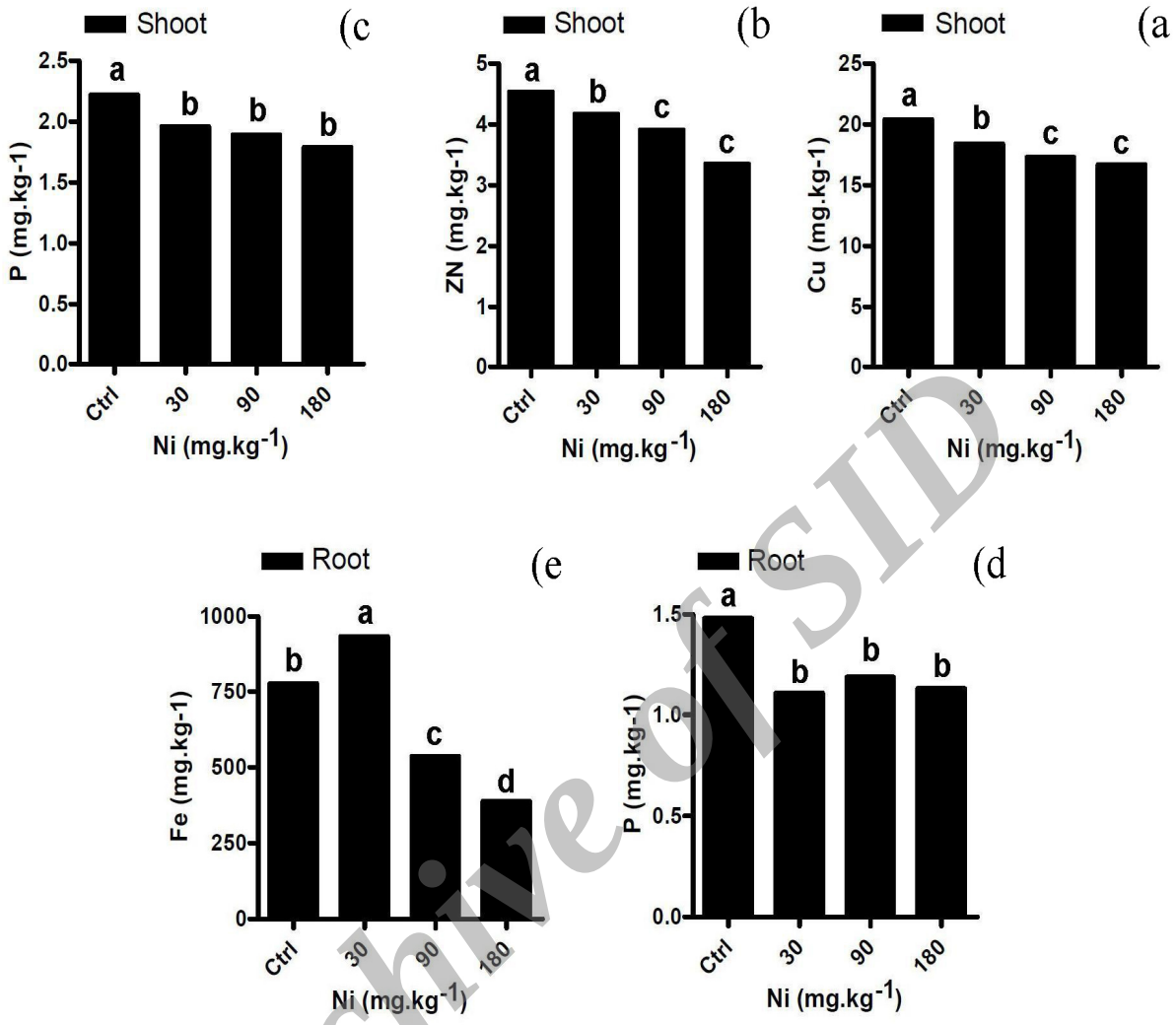
*بیانگر معنی دار بودن در سطح ۰/۰۵ و ns بیانگر عدم اختلاف معنی دار است.

در میزان روی ریشه بین گیاهچه‌های M^+ و M^- مشاهده نشد (جدول ۴).

تأثیر متقابل نیکل و قارچ بر میزان نیکل ریشه و اندام هوایی معنی دار ($P<0/05$) بود (جدول ۱). میزان نیکل ریشه در تیمارهای ۹۰ و ۱۸۰ میلی گرم بر کیلوگرم در گیاهچه های M^+ به طور معنی داری ($P<0/05$) کمتر از گیاهچه‌های M^- بود، و در تیمارهای کنترل و ۳۰ میلی گرم بر کیلوگرم اختلاف معنی داری در میزان نیکل ریشه گیاهچه‌های M^+ و M^- مشاهده نشد. میزان نیکل اندام هوایی در تمام سطوح نیکل در گیاهچه-های M^+ کمتر از گیاهچه‌های M^- بود (شکل ۶).

Archive of SID

www.SID.ir



شکل ۴- مقایسه میانگین میزان مس (Cu) (a)، روی (Zn) (b) و فسفر (P) (c) در اندام هوایی و فسفر (P) (d) و آهن (Fe) (e) ریشه در سطوح مختلف تیمار نیکل در گیاهچه‌های فسکیوی بلند. حروف متفاوت بیانگر اختلاف معنی دار در سطح ۰/۰۵ است.

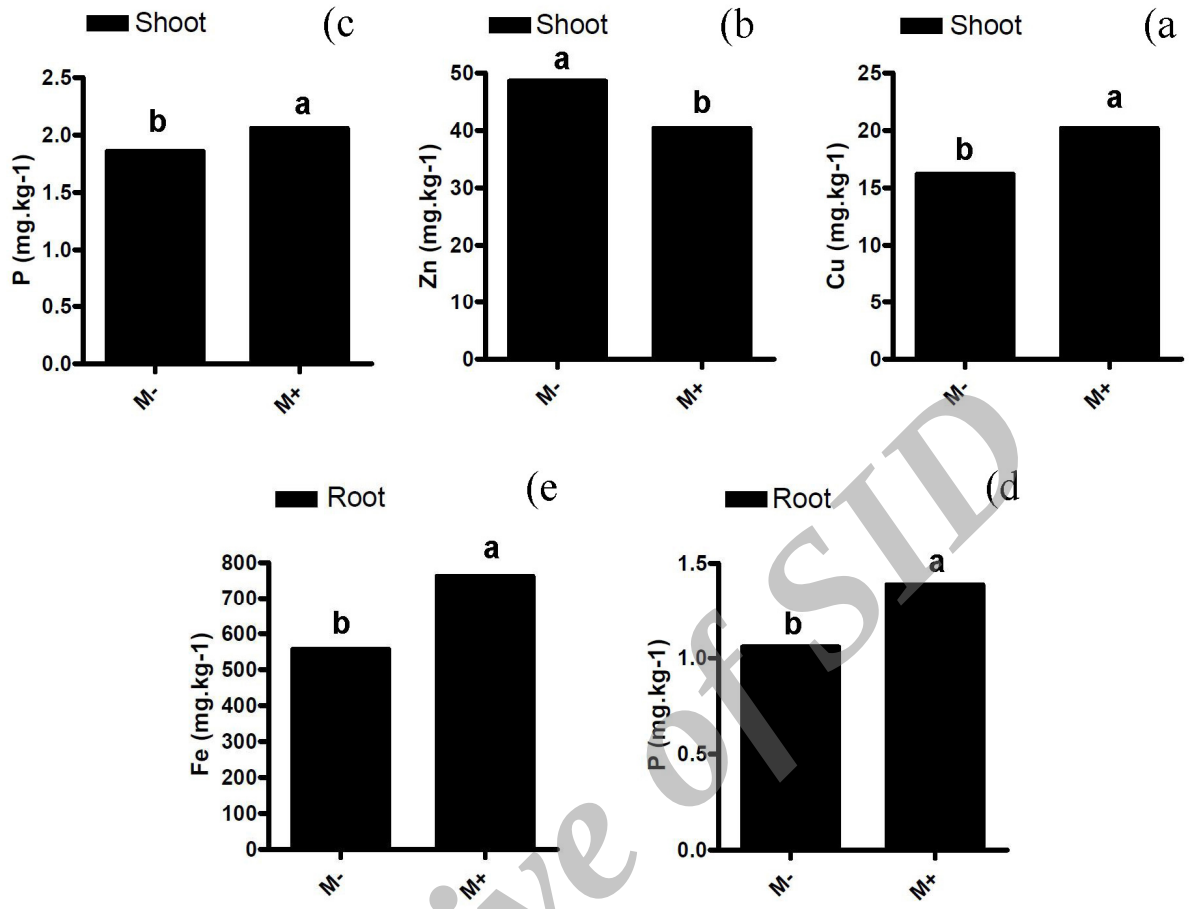
جدول ۴- برهمکنش نیکل و قارچ G.intraradices بر میزان مس، روی و منگنز ریشه و آهن و منگنز اندام هوایی در فسکیوی بلند.

	ریشه						اندام هوایی			
	مس (mg.kg-1)		روی (mg.kg-1)		منگنز (mg.kg-1)		آهن (mg.kg-1)		منگنز (mg.kg-1)	
نیکل / قارچ	M^-	M^+	M^-	M^+	M^-	M^+	M^-	M^+	M^-	M^+
شاهد	۱۸^{c}	$۲۳/۸^{a}$	۱۵۶^{a}	$۳۵/۹^{c}$	$۲۰۷/۵^{d}$	$۳۱۸/۵^{a}$	۲۳۰^{c}	$۳۸۵/۶^{b}$	$۴۲۹/۹^{c}$	$۴۹۰/۱^{a}$
۳۰	$۱۵/۵^{d}$	$۲۱/۰۱^{b}$	$۶۷/۲^{b}$	$۳۴/۵^{c}$	$۱۷۴/۴^{e}$	$۲۷۸/۵^{b}$	$۱۹۱/۸^{cd}$	$۵۹۵/۶^{a}$	$۳۸۸/۳^{d}$	۴۷۰^{b}
۹۰	$۱۴/۵^{d}$	$۲۰/۳^{b}$	$۴۳/۳^{c}$	$۲۸/۸^{c}$	$۱۳۷/۴^{f}$	$۲۷۱/۳^{bc}$	$۱۷۵/۱^{de}$	$۲۳۶/۹^{c}$	$۲۴۰/۳^{f}$	$۳۶۴/۷^{e}$
۱۸۰	$۱۲/۸^{e}$	$۲۰/۵^{b}$	$۲۷/۷^{c}$	$۲۷/۴^{c}$	$۱۱۳/۵^{g}$	$۲۶۴/۷^{c}$	$۱۳۷/۷^{e}$	$۱۶۸/۹^{de}$	$۱۵۸/۹^{h}$	$۲۱۷/۶^{g}$

حروف غیر یکسان بیانگر اختلاف معنی دار میانگین‌ها در سطح ۰/۰۵ آزمون LSD است.

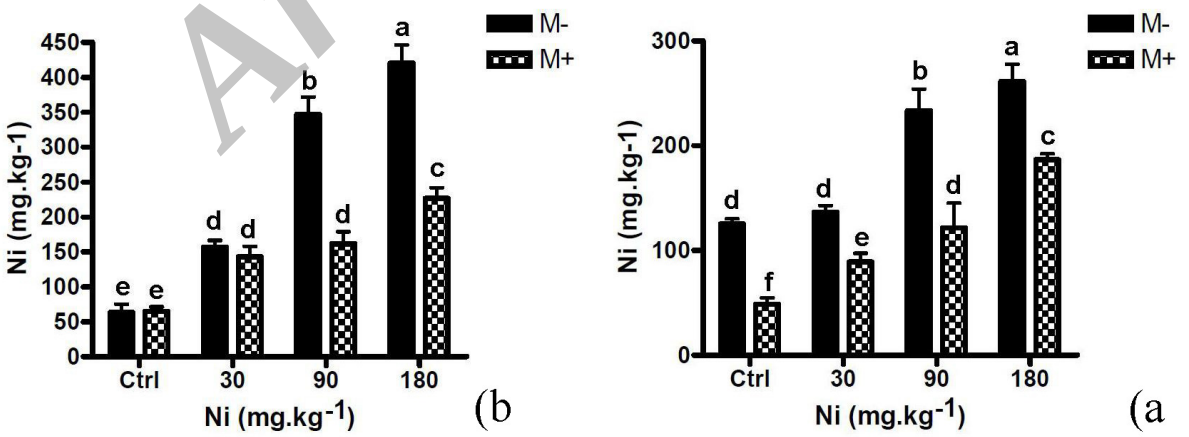
Archive of SID

www.SID.ir



شکل ۵- مقایسه میانگین میزان مس (a)، روی (b) و فسفر (c) در اندام هوایی و فسفر (d) و آهن (e) ریشه در گیاهچه‌های حاوی قارچ (+M) و فاقد قارچ (-M) فسکیوی بلند. حروف متفاوت بیانگر اختلاف معنی دار در سطح ۰/۰۵ است.

(M^+):آلوده به قارچ و (M^-): عاری از قارچ



شکل ۶- برهمکنش نیکل و قارچ *G.intraradices* بر میزان نیکل اندام هوایی (a) و ریشه (b) در فسکیوی بلند. (حروف غیر یکسان بیانگر اختلاف معنی دار میانگین‌ها در سطح ۰/۰۵ آزمون LSD است). (M^+):آلوده به قارچ و (M^-): عاری از قارچ

Archive of SID

www.SID.ir

بحث:

فلزات سنگین به دلیل واکنش پذیری بالا، به طور مستقیم بر فرآیندهای رشد، پیری و سنتز انرژی تأثیر می‌گذارند و باعث ایجاد تنش اکسیداتیو و تولید اتیلن در گیاهان می‌شوند و از طریق تأثیر بر متابولیسم، تنفس و متابولیسم نیتروژن باعث کاهش زیست توده گیاه می‌شوند (Lin *et al*., 2005). همچنین فلزات سنگین بر فرآیندهای همئوستازی شامل جذب آب، انتقال، تعرق و متابولیسم مواد غذایی (Poschenrieder and Barcelo, 2004) و جذب کلسیم، منیزیم، پتاسیم و فسفر (Benavides *et al*., 2005) تأثیر منفی می‌گذارند، و از این طریق رشد و بیوماس گیاه را کاهش می‌دهند. Gajewska و همکاران (۲۰۰۶) مهار رشد ساقه را در گندم‌های تحت تیمار غلظت ۰/۲ میلی مولار نیکل نشان دادند. همچنین Rivera-Becerril و همکاران (۲۰۰۲) نشان دادند که فلز سنگین کادمیوم باعث کاهش زیست توده ساقه و ریشه در گیاه *Pisum sativum* می شود. نتایج این پژوهش نیز نشان دهنده کاهش وزن خشک ریشه و اندام هوایی و نسبت وزن خشک ریشه به اندام هوایی در گیاهچه‌های فستوکا با افزایش غلظت نیکل است. کاهش نسبت وزن خشک ریشه به اندام هوایی نشان می‌دهد که ریشه ها حساس‌تر از اندام هوایی نسبت به سمیت نیکل هستند و آسیب بیشتری می‌بینند.

کلونیزاسیون میکوریزی به عنوان کلید رشد و بهبود گیاه در محیط‌های تحت تنش تشخیص داده شده است (Koves-Pechy *et al*., 1999). قارچ‌های میکوریز آربسکولار از طریق بهبود تغذیه، در دسترس قرار دادن آب و کاهش تراکم خاک پایداری و رشد گیاه را افزایش می دهند (Gaur and Adholeya, 2004). مطابق با نتایج این تحقیق Abdel Latef (۲۰۱۱) گزارش کرد که کلونیزاسیون گیاه فلفل با قارچ *G .mosseae* باعث افزایش وزن خشک ریشه درگیاهان میکوریزی در مقایسه با گیاهان غیرمیکوریزی تحت تنش فلز سنگین مس شد. همچنین Goussous و Mohammad (۲۰۰۹) گزارش کردند که قارچ *G. intraradices* بر جذب مواد غذایی گیاه پیاز تأثیر داشته و باعث افزایش رشد گیاه پیاز می شود. در این پژوهش افزایش نسبت وزن خشک ریشه به اندام هوایی تحت تأثیر قارچ *G. intraradices* بیانگر تأثیر بیشتر این قارچ در توسعه ریشه در مقایسه با اندام هوایی گیاه است. این موضوع می‌تواند به این دلیل باشد که کلونیزاسیون با قارچ‌های میکوریز آربسکولار سطح پشتی نوک ریشه را که جایگاه اصلی طویل شدن سلول و جذب عناصر غذایی است افزایش می دهد (Neumann and George, 2005).

فلزات سنگین به علت افزایش تجزیه رنگدانه کلروفیل باعث کاهش در میزان کلروفیل در بافت‌های تیمار شده با فلز می‌شوند (Gajewska *et al*., 2006). مکانیسم‌های عملکردی اولیه سمیت فلزات سنگین این است که جانشین یون‌های ضروری می شوند، مثلا نیکل جانشین منیزیم می شود (Van Assche and Clijsters, 1986). مطابق با نتایج این پژوهش Pandey و Sharma (۲۰۰۲) نشان دادند که غلظت‌های بالای نیکل، کادمیوم و کبالت منجر به کاهش قابل توجه در غلظت کلروفیل a و b در گیاه کلم شده است. همچنین Huang و Tao (۲۰۰۴) گزارش کردند که محتوای کلروفیل در حضور غلظت بالای مس در گیاهچه های *Pinus sylvestris* تیمار شده با میکوریز و فاقد میکوریز کاهش یافت. احتمالا محتوای پایین کلروفیل گیاهچه‌های فستوکا باعث کاهش فتوسنتز در گیاه شده که این نتیجه با کاهش زیست توده گیاهچه‌های فستوکا تحت تنش همخوانی دارد.

بررسی‌ها نشان داده است که قارچ‌های میکوریز قادرند که سرعت و میزان فتوسنتز را در گیاه همزیست افزایش دهند. این افزایش احتمالا در اثر بهبود شرایط تغذیه ای و افزایش جذب آب در گیاه از یک سو و کاهش بیماری‌ها و آفات از سوی دیگر می‌باشد (Demir, 2004). نتایج تحقیق Pereira و همکاران (۲۰۱۲) نشان داد میزان کلروفیل a و b به ترتیب ۲۳ و ۳۸ درصد در گیاهان شاه بلوط تلقیح شده در مقایسه با گیاهان شاهد افزایش یافته است. محتوای بالای کلروفیل مشاهده شده در برگ‌های گیاهان شاه بلوط تلقیح شده به بهبود تغذیه گیاه میزبان به خصوص فسفر و نیتروژن نسبت داده شد، به طوری‌که نیتروژن عنصری ضروری برای تشکیل کلروفیل و

Archive of SID

www.SID.ir

فسفر نقش مهمی را به عنوان حامل انرژی طی فتوسنتز ایفا می کند. Huang و Tao (۲۰۰۴) نشان دادند که گیاهچه‌های میکوریزی *Pinus sylvestris* در مقایسه با گیاهچه‌های غیر میکوریزی محتوای بالاتری از کلروفیل a، b و کلروفیل کل را دارا هستند. با توجه به افزایش میزان فسفر و ریز مغذی‌ها توسط قارچ *G. intraradices* در گیاهچه‌های فستوکا M^+ نسبت به گیاهچه‌های فستوکا M^- غلظت کلروفیل a و b نیز در گیاهچه‌های فستوکا M^+ نسبت به گیاهچه‌های فستوکا M^- افزایش نشان داد.

کاروتنوئیدها در چند سطح باعث حفاظت دستگاه فتوسنتزی در برابر فوتون‌های اضافی و تنش اکسیداتیو می شوند. که از آن جمله واکنش با کلروفیل برانگیخته برای ممانعت از تشکیل رادیکال‌های فعال اکسیژن است. در واقع کاروتنوئیدها به عنوان یک سیستم حفاظتی در برابر تنش اکسیداتیو القا شده از بین می روند. کاهش کاروتنوئیدها به دلیل فرونشانی غیر فتوشیمیایی کلروفیل‌های برانگیخته است که توسط کاروتنوئیدها انجام و در نتیجه منجر به برهم زدن ساختار آن‌ها می گردد (Sanita and Gabbrielli, 1999). مطابق با نتایج این پژوهش Singh و Pandey (۲۰۱۱) نشان دادند افزایش نیکل سبب کاهش محتوای کاروتنوئید در کاهو می شود.

طبق گزارش Baslam و همکاران (۲۰۱۳) گیاه *Lactuca sativa* کلونیزه شده با قارچ میکوریز آربسکولار دارای کاروتنوئید بیشتری نسبت به گیاهان غیر میکوریزی است. که افزایش کاروتنوئیدها در گیاه به دلیل افزایش جذب عناصر غذایی بیان شده است. به طور کلی هر چه شرایط تغذیه ای و محیطی برای رشد گیاه مناسب‌تر باشد توان گیاه در تولید کلروفیل و کاروتنوئید در برگ و تولید انرژی بیشتر می شود. همچنین از آن‌جایی که کاروتنوئیدها به دلیل صرف باندهای دوگانه به عنوان آنتی اکسیدان‌های محلول در لیپید علیه رادیکال‌های آزاد و آسیب‌های فتوشیمیایی عمل می‌کنند (Pandey and Sharma, 2002) افزایش میزان کاروتنوئیدها در گیاهچه‌های فستوکای میکوریزی نسبت به گیاهچه‌های فستوکای غیر میکوریزی در کاهش تنش نیکل مؤثر است.

تنش‌های مختلف مانند شوری، خشکی، دمای پایین و سمیت فلزات سنگین که به طور مستقیم یا غیر مستقیم منجر به تجمع گونه های اکسیژن فعال می شوند، باعث انباشتگی قندهای محلول شده که به عنوان مکانیسم سازشی پاسخ به شرایط تنش می باشد (Roitsch and Ehne, 2000). همچنین کربوهیدرات‌های محلول می توانند مسیر متابولیک تولید NADPH از جمله مسیر اکسیداتیو پنتوز ـ فسفات که به پاکروبی گونه های اکسیژن فعال کمک می کند را تغذیه کنند (Couee *et al*., 2006). در این رابطه نشان داده شده است که مس باعث افزایش میزان قندهای قابل حل در برگ‌های خیار می شود (Alaoui-Sosse *et al*., 2004). همچنین Moya و همکاران (۱۹۹۳) نیز افزایش در میزان کربوهیدرات را در اندام هوایی برنج تحت تیمار کادمیوم گزارش کردند. نتایج این پژوهش نشان دهنده افزایش میزان کربوهیدرات محلول ریشه با افزایش غلظت نیکل است که به کاهش تنش اکسیداتیو ناشی از تنش نیکل کمک می کند.

تلقیح میکوریزی باعث افزایش سطوح سوربیتول و سوکروز در گیاهان می شود. سوربیتول سهم بزرگی از مخزن قند کل در همه گیاهان را در بر می گیرد و از آن جایی که محصول اصلی فرایند فتوسنتز است، افزایش آن در گیاهان میکوریزی ممکن است به فعالیت فتوسنتز بیشتر آن‌ها نسبت داده شود (Rapparini *et al*., 1996). مطابق با نتایج این پژوهش Demir (۲۰۰۴) گزارش کرد که تلقیح گیاه فلفل با *G. intraradices* میزان فسفر، وزن ماده خشک، کلروفیل‌های a و b و قندهای گیاهی مانند فروکتوز، آلفا و بتا گلوکز و ساکارز را افزایش داد. Feng و همکاران (۲۰۰۲) گزارش کردند وزن خشک ریشه ذرت در نتیجه همزیستی با قارچ‌های میکوریز افزایش یافت. آن‌ها این موضوع را به افزایش غلظت کربوهیدرات‌های محلول و مقدار الکترولیت‌ها در ریشه ها نسبت دادند.

فلزات سنگین به علت برهم‌کنش با ریز مغذی‌ها و درشت مغذی‌ها بر جذب آن‌ها تأثیر می‌گذارند. ماهیت و نوع این برهم‌کنش به غلظت‌های یونی، pH، حضور کلات کننده ها و غیره بستگی دارد (Ciecko *et al*., 2004). طبق گزارش

Archive of SID

www.SID.ir

Ciecko و همکاران (۲۰۰۶) فلز سنگین کادمیوم جذب آهن، نیتروژن، فسفر، پتاسیم، روی، مس و سدیم را کاهش می‌دهد، دلیل این کاهش به این صورت عنوان شده است که کادمیوم بر سیالیت غشا تأثیر می گذارد و منجر به عدم تعادل در میزان این عناصر در گیاه می‌شود. فلز سنگین نیکل می تواند سبب کاهش جذب منیزیم وآهن از طریق رقابت یونی با آنها شده و در نتیجه موجودی این عناصر را در قسمت‌های هوایی گیاه کاهش دهد ومنجر به کمبود این عناصر شود (Chen *et al*., 2009). کاهش غلظت کلیه عناصر اندازه گیری در این تحقیق تحت تنش نیکل را می توان به تغییر ساختار غشای سلول‌های ریشه و کاهش سطوح جذب کننده آنها توسط غلظت‌های سمی نیکل نسبت داد.

برای افزایش جذب نسبی ریزمغذی‌های غیر متحرک از جمله مس، روی و آهن توسط گیاهان تلقیح شده با قارچ‌های میکوریز آربسکولار مدارک زیادی وجود دارد (Li and Christie, 2001; Liu *et al*., 2000; Vogel-Mikus *et al*., 2006). قارچ‌های میکوریز آربسکولار کورتکس ریشه اکثر گونه های گیاهی را کلونیزه کرده و میسلیوم برون ریشه ای که ریشه های گیاه را به اطراف توسعه می دهد تشکیل می دهند و از طریق افزایش سطح جذب بین گیاهان و محیط خاک، در جذب درشت مغذی‌ها (فسفر و نیتروژن) و نیز ریز مغذی‌ها (مس و روی) شرکت می کنند (Smith and Read, 2008). با توجه به تحقیقات Goussous و Mohammad (۲۰۰۹) جذب روی و آهن در گیاهان پیاز آلوده به *G. intraradices* بهبود یافته است. همچنین Vogel-Mikus و همکاران (۲۰۰۶) نشان دادند که کلونیزاسیون گیاه *Thlaspi praecox* با قارچ‌های میکوریز آربسکولار باعث افزایش جذب مواد غذایی در این گیاه شده است. نتایج متناقض درباره اثرات قارچ‌های میکوریز آربسکولار بر غلظت فلزات در گیاه ممکن است نتیجه محدوده وسیعی از فاکتورها از جمله ظرفیت جذب ذاتی فلزات توسط گیاه، تراکم ریشه گیاه، ویژگی‌های متناظر قارچ و ویژگی‌های جذب خاک باشد (Joner and Leyval, 2001). همچنین می توان گفت کاهش غلظت ریز مغذی‌ها در گیاهان میکوریزی برخی اوقات به اثر رقیق سازی توام با افزایش وزن خشک محصول گیاه نسبت داده می شود (Nielsen and Jensen, 1983). Azcon و همکاران (۲۰۰۳) نشان دادند جذب عناصر پتاسیم و کلسیم در گیاهان کاهوی تلقیح شده با قارچ‌های میکوریز آربسکولار کاهش یافته است. میزان مس، آهن و منگنز هم در ریشه و هم در اندام هوایی گیاهچه‌های فستوکا حاوی قارچ بیشتر از گیاهچه‌های فاقد قارچ تحت تنش نیکل بود، و برعکس تحت تنش نیکل در غلظت های پایین میزان روی در ریشه ها و اندام هوایی در گیاهچه های فاقد قارچ بیشتر از گیاهچه های دارای قارچ بود و در غلظت های بالای نیکل تأثیر قارچ معنی‌دار نبود. در گیاهچه‌های حاوی قارچ وزن خشک ریشه و اندام هوایی نسبت به گیاهان فاقد قارچ بیشتر بوده است بنابراین احتمالا در این گیاهان کاهش غلظت روی به افزایش زیست توده نسبت داده می شود که نتایج حاصل از افزایش جذب عناصر ریز مغذی در این گیاهان را تأیید می‌کند.

اثرات مفید تلقیح با قارچ‌های میکوریز آربسکولار نه تنها به جذب مواد غذایی از جمله کلسیم، منیزیم، منگنز، مس و روی محدود نمی شود بلکه جذب فسفر را نیز تحت تأثیر قرار می دهد (Clark and Zeto, 2000). استفاده از حجم زیاد خاک (Tinker, 1978)، حرکت سریع فسفر درون هیف قارچ‌های میکوریز آربسکولار (Bolan *et al*., 1987) و انحلال منبع نسبتا غیر متحرک فسفر (Hetrick, 1989) از جمله مکانیسم-های افزایش جذب فسفر در گیاهان میکوریزی گزارش شده اند. هیف قارچ برای جذب و انتقال فسفر از جایگاه‌هایی از خاک که برای ریشه گیاه در دسترس نیستند استفاده می کند، در مقایسه با گیاهان غیر میکوریزی که منطقه در دسترس فسفر در حد چند میلی متر است، در گیاهان میکوریزی این منطقه افزایش یافته است (George *et al*., 1992). افزایش سطح منطقه ریشه گیاه *Trifolium subterraneum* به عنوان نتیجه ای از کلونیزاسیون قارچ‌های میکوریز آربسکولار به افزایش جذب فسفر منجر شده است (Asghari*et al*., 2005). Vivas و همکاران (۲۰۰۶) اثبات کردند کلونیزاسیون میکوریز، عناصر غذایی ضروری از جمله فسفر را در گیاه *Brevibacillus brevis* افزایش می‌دهد. به نظر می رسد که افزایش فسفر در گیاهچه-

Archive of SID

www.SID.ir

های فستوکا تلقیح شده با قارچ به دلیل افزایش طول ریشه های گیاه و ریسه های قارچی و در نتیجه افزایش میزان دسترسی به فسفر غیر متحرک در خاک باشد، که با نتایج افزایش وزن خشک ریشه در گیاهچه‌های دارای قارچ همخوانی دارد.

قارچ‌های میکوریز آربسکولار جذب فعال بیش از حد فلزات سنگین را از طریق ریشه ها کاهش می دهند در صورتی‌که جذب فعال سایر فلزات مثل نیتروژن و فسفر را حفظ می‌کنند (Joner and Leyval, 1997). مکانیسم‌های فیزیکی و بیولوژیکی عدم تحرک فلزات سنگین در قارچ به تحمل گیاهان میزبان نسبت به این فلزات کمک می‌کنند. فلزات سنگین به ریشه می رسند و در سلول‌های پارانشیم درونی یعنی مکانی که ساختارهای قارچی (هیف‌های درون ریشه ای، آربسکول‌ها و وزیکول‌ها) مستقر شده اند، ته نشین می‌شوند (Gonzalez-Guerrero *et al*., 2008). همچنین اثبات شده است که یک گلیکوپروتئین غیر محلول به نام گلومالین توسط هیف قارچ‌های میکوریز آربسکولار تولید می‌شود که به عناصر سمی از جمله فلزات سنگین متصل می‌شود و آنها را از گیاه دور نگه می‌دارد (Gonzalez-Chavez *et al*., 2004). علاوه بر این اثبات شده است قارچ‌های میکوریز آربسکولار جذب فلزات را از طریق محدودیت انتقال به ریشه، همچنین از طریق اتصال فلزات سنگین به ترکیبات دیواره سلولی قارچ از جمله کیتین و ملانین، یا توقیف فلزات سنگین به صورت کمپلکس های فلزی غنی از فسفر در واکوئل‌های قارچ کاهش می دهند (Leyval and Joner, 2001). مشابه با نتایج این پژوهش، Vivas و همکاران (۲۰۰۶) نشان دادند تحت شرایط تنش نیکل، تلقیح قارچ *G. mosseae* با *Brevibacillus brevis* گیاه را علیه اثرات سمی غلظت‌های بالای نیکل از طریق کاهش اکتساب نیکل و کاهش غلظت نیکل در بافت گیاه حمایت می کند. کاهش در جذب نسبی نیکل نیز برای گونه‌های جنس *Alyssum* در خاک‌های آلوده به نیکل گزارش شده است (De Varennes *et al*., 1996). کمتر بودن میزان نیکل در اندام هوایی گیاهچه‌های فستوکای حاوی قارچ در مقایسه با گیاهچه‌های فاقد قارچ بیانگر انتقال کمتر نیکل از ریشه به اندام هوایی در گیاهچه‌های حاوی قارچ است که می‌تواند به عنوان یک مکانیسم دفاعی مهم تلقی شود.

نتیجه گیری کلی:

نتایج این بررسی نشان داد که تلقیح قارچ *G. intraradices* با افزایش میزان عناصر ضروری مس، آهن، منگنز و فسفر در ریشه و اندام هوایی، افزایش میزان کلروفیل وکاروتنوئید اندام هوایی، کربوهیدرات محلول ریشه و کاهش میزان فلز سنگین نیکل در ریشه و اندام هوایی باعث افزایش مقاومت گیاهچه های فستوکا در برابر تنش فلز سنگین نیکل و در نتیجه بهبود وزن خشک ریشه و اندام هوایی در گیاهچه‌های فستوکا تحت تنش فلز سنگین نیکل شد. همچنین با توجه به اینکه اندام‌های هوایی در گیاهان علوفه‌ای مثل فستوکا بخش حائز اهمیت گیاه است، کاهش غلظت نیکل در این اندام‌ها و بهبود جذب عناصر معدنی (که عمدتا در سطح اندام هوایی گیاه آشکار می شود) بر اثر همزیستی با قارچ میکوریز امکان بهره برداری از این خصوصیات در تولید گیاهان مقاوم به تنش در اصلاح نباتات را به وجود خواهد آورد.

تشکر و قدردانی:

این پروژه با حمایت معاونت پژوهشی دانشگاه شهرکرد انجام شده است، که بدین وسیله قدردانی می‌گردد.

منابع:

Abdel Latef, A. A. H. (2011) Influence of arbuscular mycorrhizal fungi and copper on growth, accumulation of osmolyte, mineral nutrition and antioxidant enzyme activity of pepper (*Capsicum annuum* L.). Mycorrhiza 21: 495-503.

Alaoui-Sosse, B., Genet, P., Vinit-Dunand, F., Toussaint, M.-L., Epron, D. and Badot, P.-M. (2004) Effect of copper on growth in cucumber plants *Cucumis sativus* and its relationships with carbohydrate accumulation and changes in ion contents. Plant Science 166: 1213-1218.

Archive of SID

www.SID.ir

wheat root growth is related to H_2O_2 production, but not to lipid peroxidation. Plant Growth Regulation 49: 95-103.

Gaur, A. and Adholeya, A. (2004) Prospects of arbuscular mycorrhizal fungi in phytoremediation of heavy metal contaminated soils. Current Science 86: 528-534.

George, E. (2000) Nutrient uptake: Contributions of Arbuscular Mycorrhizal Fungi to Plant Mineral Nutrition. In: Arbuscular mycorrhizas: physiology and function (eds. Kapulnik, Y.and Douds, D. D. J. R.) Pp. 307-343. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.

George, E., Haussler, K., Kothari, S., Li, X. and Marschner, H. (1992) Contribution of mycorrhizal hyphae to nutrient and water uptake of plants. In: Mycorrhizas in Ecosystems (eds. Read, D. J., Lewis, D. H., Fitter, A. H. and Alexander, I. J.) Pp. 42–48. C. A. B International, Cambridge.

Gibson, D. and Newman, J. (2001) *Festuca arundinacea* Schreber (F. elatior L. ssp. *arundinacea* (Schreber) Hackel). Journal of Ecology 89: 304-324.

Gonzalez-Chavez, M., Carrillo-Gonzalez, R., Wright, S. and Nichols, K. (2004) The role of glomalin, a protein produced by arbuscular mycorrhizal fungi, in sequestering potentially toxic elements. Environmental Pollution 130:317-323.

Gonzalez-Guerrero, M., Melville, L. H., Ferrol, N., Lott, J. N., Azcon-Aguilar, C. and Peterson, R. L. (2008) Ultrastructural localization of heavy metals in the extraradical mycelium and spores of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. Canadian Journal of Microbiology 54: 103-110.

Goussous, S. and Mohammad, M. (2009) Comparative effect of two arbuscular mycorrhizae and N and P fertilizers on growth and nutrient uptake of onions. International Journal of Agriculture and Biology 11: 463-467.

Hetrick, B. (1989) Acquisition of phosphorus by VA mycorrhizal fungi and the growth responses of their host plants. In:Nitrogen, Phosphorus and Sulphur Utilization by Fungi(eds. Boddy, L., Marchant, R. and Read, D. J.) Pp. 205–226. Cambridge University Press, Cambridge.

Hildebrandt, U., Regvar, M. and Bothe, H. (2007) Arbuscular mycorrhiza and heavy metal tolerance. Phytochemistry 68: 139-146.

Huang, Y. and Tao, S. (2004) Influences of excessive Cu on photosynthesis and growth in ectomycorrhizal *Pinus sylvestris* seedlings. Journal of Environmental Sciences 16: 414-419.

Jahromi, F., Aroca, R., Porcel, R. and Ruiz-Lozano, J. M. (2008) Influence of salinity on the in vitro development of *Glomus intraradices* and on the in vivo physiological and molecular responses of mycorrhizal lettuce plants. Microbial Ecology 55:45-53.

Allen, S. E. (1989) Chemical analysis of ecological materials. Blackwell Scientific Publishers, Oxford, London.

Asghari, H. R., Chittleborough, D. J., Smith, F. A. and Smith, S. E. (2005) Influence of arbuscular mycorrhizal (AM) symbiosis on phosphorus leaching through soil cores. Plant and Soil 275:181-193.

Azcon, R., Ambrosano, E. and Charest, C. (2003) Nutrient acquisition in mycorrhizal lettuce plants under different phosphorus and nitrogen concentration. Plant Science 165:1137-1145.

Baslam, M., Esteban, R., García-Plazaola, J. I. and Goicoechea, N. (2013) Effectiveness of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) for inducing the accumulation of major carotenoids, chlorophylls and tocopherol in green and red leaf lettuces. Applied Microbiology and Biotechnology 1-10.

Benavides, M. P., Gallego, S. M. and Tomaro, M. L. (2005) Cadmium toxicity in plants. Brazilian Journal of Plant Physiology 17: 21-34.

Bolan, N., Robson, A. and Barrow, N. (1987) Effects of vesicular-arbuscular mycorrhiza on the availability of iron phosphates to plants. Plant and Soil 99:401-410.

Chen, C., Huang, D. and Liu, J. (2009) Functions and toxicity of nickel in plants: recent advances and future prospects. CLEAN–Soil, Air, Water 37: 304-313.

Christie, P., Li, X. and Chen, B. (2004) Arbuscular mycorrhiza can depress translocation of zinc to shoots of host plants in soils moderately polluted with zinc. Plant and Soil 261:209-217.

Ciecko, Z., Kalembasa, S., Wyszkowski, M. and Rolka, E. (2004) Effect of soil contamination by cadmium on potassium uptake by plants. Polish Journal of Environmental Studies 13: 333-337.

Clark, R. and Zeto, S. (2000) Mineral acquisition by arbuscular mycorrhizal plants. Journal of Plant Nutrition 23: 867-902.

Couee, I., Sulmon, C., Gouesbet, G. and El Amrani, A. (2006) Involvement of soluble sugars in reactive oxygen species balance and responses to oxidative stress in plants. Journal of Experimental Botany 57: 449-459.

Debnam, P. M., Fernie, A. R., Leisse, A., Golding, A., Bowsher, C. G., Grimshaw, C. And Emes, M. J. (2004) Altered activity of the P2 isoform of plastidic glucose 6-phosphate dehydrogenase in tobacco (*Nicotiana tabacum* cv. Samsun) causes changes in carbohydrate metabolism and response to oxidative stress in leaves. The Plant Journal 38: 49-59.

Demir, S. (2004) Influence of arbuscular mycorrhiza on some physiological growth parameters of pepper. Turkish Journal of Biologi 28: 85-90.

Feng, G., Zhang, F., Li, X., Tian, C., Tang, C. and Rengel, Z. (2002) Improved tolerance of maize plants to salt stress by arbuscular mycorrhiza is related to higher accumulation of soluble sugars in roots. Mycorrhiza 12: 185-190.

Gajewska, E., Słaba, M., Andrzejewska, R. and Skłodowska, M. (2006) Nickel-induced inhibition of

Archive of SID

www.SID.ir

Nagajyoti, P., Lee, K. and Sreekanth, T. (2010) Heavy metals, occurrence and toxicity for plants. Environmental Chemistry Letters 8: 199-216.

Neumann, E. and George, E. (2005) Does the presence of arbuscular mycorrhizal fungi influence growth and nutrient uptake of a wild-type tomato cultivar and a mycorrhiza-defective mutant, cultivated with roots sharing the same soil volume? New Phytologist 166:601-609.

Nielsen, J. D. and Jensen, A. (1983) Influence of vesicular-arbuscular mycorrhiza fungi on growth and uptake of various nutrients as well as uptake ratio of fertilizer P for lucerne (*Medicago sativa*). Plant and Soil 70:165-172.

Pandey, N. and Sharma, C. P. (2002) Effect of heavy metals Co^{2+}, Ni^{2+} and Cd^{2+} on growth and metabolism of cabbage. Plant Science 163: 753-758.

Paradi, I., Bratek, Z. and Lang, F. (2003) Influence of arbuscular mycorrhiza and phosphorus supply on polyamine content, growth and photosynthesis of Plantago lanceolata. Biologia Plantarum 46: 563-569.

Parida, A., Das, A. B. and Das, P. (2002) NaCl stress causes changes in photosynthetic pigments, proteins, and other metabolic components in the leaves of a true mangrove, Bruguiera parviflora, in hydroponic cultures. Journal of Plant Biology 45: 28-36.

Pereira, E., Coelho, V., Tavares, R. M., Lino-Neto, T. and Baptista, P. (2012) Effect of competitive interactions between ectomycorrhizal and saprotrophic fungi on Castanea sativa performance. Mycorrhiza 22: 41-49.

Poschenrieder, C. and Barceló, J. (2004) Water relations in heavy metal stressed plants. In:Heavy Metal Stress in Plants (ed. Prasad, M. N. V.) Pp. 207-229. Springer, Berlin.

Rapparini, F., Baraldi, R. and Bertazza, G. (1996) Growth and carbohydrate status of *Pyrus communis* L plantlets inoculated with Glomus sp. Agronomie-Sciences des Productions Vegetales et de l'Environnement 16: 653-662.

Reeves, R., Baker, A., Bgrhidi, A. and Berazain, R. (1996) Nickel-accumulating plants from the ancient serpentine soils of Cuba. New Phytologist 133:217-224.

Rivera-Becerril, F., Calantzis, C., Turnau, K., Caussanel, J. P., Belimov, A. A., Gianinazzi, S., Strasser, J. R. and Gianinazzi-Pearson, V. (2002) Cadmium accumulation and buffering of cadmium-induced stress by arbuscular mycorrhiza in three *Pisum sativum* L. genotypes. Journal of Experimental Botany 53: 1177-1185.

Roitsch, T. and Ehneß, R. (2000) Regulation of source/sink relations by cytokinins. Plant Growth Regulation 32: 359-367.

Ros, R., Morales, A., Segura, J. and Picazo, I. (1992) In *vivo* and *in vitro* effects of nickel and cadmium on the plasmalemma ATPase from rice (*Oryza sativa* L.) shoots and roots. Plant Science 83: 1-6.

Javaid, A. (2009) Arbuscular mycorrhizal mediated nutrition in plants. Journal of Plant Nutrition 32:1595-1618.

Joner, E. and Leyval, C. (1997). Uptake of 109Cd by roots and hyphae of a *Glomus mosseae/Trifolium subterraneum* mycorrhiza from soil amended with high and low concentrations of cadmium. New Phytologist 135:353-360.

Joner, E. and Leyval, C. (2001) Time-course of heavy metal uptake in maize and clover as affected by root density and different mycorrhizal inoculation regimes. Biology and Fertility of Soils 33:351-357.

Khalid, B. and Tinsley, J. (1980) Some effects of nickel toxicity on rye grass. Plant and Soil 55:139-144.

Khan, A., Kuek, C., Chaudhry, T., Khoo, C. and Hayes, W. (2000) Role of plants, mycorrhizae and phytochelators in heavy metal contaminated land remediation. Chemosphere 41:197-207.

Khayyam-Nekouei, M. (2001) Germplasm collection and molecular detection of endophytic fungi in Iranian tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb). Ph. D. thesis, University of Putra, Putra, Malaysia.

Koves-Pechy, K., Biro, B., Voros, I., Takacs, T., Osztoics, E. and Strasser, R. (1999) Enhanced activity of microsymbiont-host systems probed by the OJIP test. In: Photosynthesis: Mechanisms and Effects, (Ed. G. Garab) Pp. 2765-2770. Kluyver Academic Publishers.

Leyval, C. and Joner, E. J. (2001) Bioavailability of heavy metals in the mycorrhizosphere. In: Trace Metals in the Rhizosphere (eds. Gobran, R. G., Wenzel, W. W. and Lombi, E.) Pp. 165-185. CRC Press, USA.

Leyval, C., Turnau, K. and Haselwandter, K. (1997) Effect of heavy metal pollution on mycorrhizal colonization and function: physiological, ecological and applied aspects. Mycorrhiza 7:139-153.

Li, X. and Christie, P. (2001) Changes in soil solution Zn and pH and uptake of Zn by arbuscular mycorrhizal red clover in Zn-contaminated soil. Chemosphere 42:201-207.

Lin, C. C., Chen, L. M. and Liu, Z. H. (2005) Rapid effect of copper on lignin biosynthesis in soybean roots. Plant Science 168: 855-861.

Liu, A., Hamel, C., Hamilton, R., Ma, B. and Smith, D. (2000) Acquisition of Cu, Zn, Mn and Fe by mycorrhizal maize (*Zea mays* L.) grown in soil at different P and micronutrient levels. Mycorrhiza 9: 331-336.

Marchiol, L., Assolari, S., Sacco, P. and Zerbi, G. (2004) Phytoextraction of heavy metals by canola *Brassica napus* and radish *Raphanus sativus* grown on multicontaminated soil. Environmental Pollution 132: 21-27.

Moya, J., Ros, R. and Picazo, I. (1993) Influence of cadmium and nickel on growth, net photosynthesis and carbohydrate distribution in rice plants. Photosynthesis Research 36: 75-80.

Archive of SID

www.SID.ir

Ribulose-1, 5-bisphosphate Carboxylase/Oxygenase. Journal of Plant Physiology 125: 355-360.

Vivas, A., Barea, J. and Azcón, R. (2005) Interactive effect of *Brevibacillus brevis* and *Glomus mosseae*, both isolated from Cd contaminated soil, on plant growth, physiological mycorrhizal fungal characteristics and soil enzymatic activities in Cd polluted soil. Environmental pollution 134:257-266.

Vivas, A., Biro, B., Nemeth, T., Barea, J.M. and Azcon, R. (2006) Nickel-tolerant *Brevibacillus brevis* and arbuscular mycorrhizal funguscan reduce metal acquisition and nickel toxicity effects in plant growingin nickel supplemented soil. Soil Biology and Biochemistry 38: 2694-2704.

Vogel-Mikus, K., Pongrac, P., Kump, P., Necemer, M. and Regvar, M. (2006) Colonisation of a Zn, Cd and Pb hyperaccumulator *Thlaspi praecox* Wulfen with indigenous arbuscular mycorrhizal fungal mixture induces changes in heavy metal and nutrient uptake. Environmental Pollution 139:362-371.

Yang, X., Baligar, V., Martens, D. and Clark, R. (1996) Plant tolerance to nickel toxicity: II Nickel effects on influx and transport of mineral nutrients in four plant species. Journal of Plant Nutrition 19:265-279.

Yusuf, M., Fariduddin, Q., Hayat, S. and Ahmad, A. (2011) Nickel: an overview of uptake, essentiality and toxicity in plants. Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology 86:1-17.

Sanita di Toppi, L. and Gabbrielli, R. (1999) Response to cadmium in higher plants. Environmental and Experimental Botany 41: 105-130.

Seth, C. S., Kumar Chaturvedi, P. and Misra, V. (2008) The role of phytochelatins and antioxidants in tolerance to Cd accumulation in *Brassica juncea* L. Ecotoxicology and Environmental Safety 71: 76-85.

Singh, K. and Pandey, S. (2011) Effect of nickel-stresses on uptake, pigments and antioxidative responses of water lettuce, *Pistia stratiotes* L. Journal of Environmental Biology 32: 391-394.

Sleper, D. (1985) Breeding tall fescue. Plant Breeding Reviews 3: 313-342.

Smith, S. and Read, D. (1997) Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, London.

Smith, S. and Read, D. (2008) Mycorrhizal symbiosis. 3rd Academic Press, San Diego.

Tinker, P. (1978) Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizas on plant nutrition and plant growth. Physiology Vegetal 16:743-751.

Varennes, A., Torres, M., Neto, M., Coutinho, J. and Rocha, M. (1996) Effects of heavy metals on the growth and mineral composition of a nickel hyperaccumulator. Journal of Plant Nutrition 19: 669-676.

Van Assche, F. and Clijsters, H. (1986) Inhibition of Photosynthesis in *Phaseolus vulgaris* by Treatment with Toxic Concentration of Zinc: Effect on

Archive of SID

www.SID.ir