

تحریک رشد، افزایش آهن، پتاسیم و ترکیبات دیواره سلولی با کاربرد سیلیسیم در گیاه برنج تحت شرایط کمبود آهن

زهرا کیانی چلمردی^۱ - احمد عبدالزاده^{۲*} - حمیدرضا صادقی پور^۳

تاریخ دریافت: ۱۳۹۰/۷/۵

تاریخ پذیرش: ۱۳۹۲/۸/۱

چکیده

کمبود آهن یکی از تنش‌های اصلی کاهش رشد و بازده غلات است. سیلیسیم در گندمیان از جمله برنج به عنوان یک عنصر ضروری است که ممکن است در کاهش تنش‌های زیستی و غیرزیستی در گیاهان موثر باشد. در این تحقیق، برهم‌کنش تغذیه آهن و سیلیسیم در گیاه برنج رقم طارم بررسی شد. گیاهان در گلخانه تحت تیمارهای صفر، ۲ و ۱۰ میلی‌گرم آهن در لیتر به صورت کلات آهن به عنوان فاکتور اول و سیلیسیم در دو سطح صفر و ۱/۵ میلی‌مولار به صورت سیلیکات سدیم به عنوان فاکتور دوم کاشته شدند. بر اساس طرح بلوک‌های کامل تصادفی و در قالب آزمایش فاکتوریل و با پنج تکرار بود. گیاهان بعد از پنج هفته برداشت شدند. کمبود آهن منجر به کاهش وزن خشک و ارتفاع شد. بعلاوه، در شرایط کمبود آهن میزان سلولز اندام هوایی، لیگنین و پروتئین‌های محلول ریشه و اندام هوایی کاهش و میزان پتاسیم ریشه افزایش یافت. در مقابل، تغذیه سیلیسیم منجر به افزایش ارتفاع و وزن خشک گیاهان شد. بعلاوه، غلظت آهن و پتاسیم با کاربرد سیلیسیم در تغذیه گیاهان در شرایط کمبود آهن افزایش یافت. همچنین، کاربرد سیلیسیم میزان سلولز، لیگنین، پروتئین‌های محلول ریشه و اندام هوایی و میزان فنل اندام هوایی گیاه را افزایش داد. این نتایج نشان می‌دهد که تغذیه سیلیسیم با افزایش مقدار آهن و پتاسیم و ازدیاد ترکیبات دیواره‌ای و فنل‌ها می‌تواند اثرات زیان‌بار کمبود آهن را کاهش دهد.

واژه‌های کلیدی: آهن، برنج، سیلیسیم، فنل‌ها، لیگنین و مواد دیواره‌ای

مقدمه

کربس، غیراشباع کردن اسیدهای چرب و سنتز کلروفیل شرکت می‌کند. مقدار متداول آهن در بافت‌های گیاهی ۵۰ تا ۳۰۰ میلی‌گرم بر کیلوگرم در وزن خشک گیاه می‌باشد. آلسن و همکاران (۲۸) اشاره کردند که مقدار آهن مورد نیاز برای رشد یک محصول زراعی در یک فصل رشد در حدود ۵ تا ۱۰ کیلوگرم در هکتار است. عواملی چون pH بالا، فسفات زیاد، بی‌کربنات و املاح کلسیم فراوان در محیط رشد با کاهش انحلال آهن در جذب آن به گیاهان اختلال ایجاد می‌کنند.

سیلیسیم دومین عنصر فراوان در پوسته زمین می‌باشد که میزان آن بین ۱-۴۵ درصد می‌باشد (۳۴)، هرچند بخش اعظم آن به شکل سیلیکات‌های تثبیت شده بوده و در دسترس گیاهان نیست. سیلیسیم توسط گیاهان به فرم تغییر ناپذیر اسید سیلیسیلیک جذب می‌شود و سرانجام بخش زیادی از آن به شکل ژل سیلیکا در دیواره سلولی ته‌نشین می‌شود (۳۱). میزان انباشتگی سیلیسیم بسته به گونه گیاهی متفاوت است (۶)، به طوری که، گیاهان بر مبنای میزان سیلیسیم به سه گروه به شرح ذیل تقسیم می‌شوند: ۱- گیاهانی با تجمع بالای

برنج (*Oryza sativa* L.) یکی از مهم‌ترین محصولات زراعی در جهان است که غذای اصلی ۴۰ درصد جمعیت دنیا را تشکیل می‌دهد. این محصول دو سوم کالری مورد نیاز برای حدود دو میلیارد نفر را در آسیا تامین می‌کند.

آهن یکی از عناصر ضروری گیاهان است که میزان آن در لیتوسفر حدود ۵/۱ درصد بوده و از نظر فراوانی در خاک بعد از اکسیژن، سیلیسیم و آلومینیوم قرار دارد (۲۰). این عنصر ترکیب ساختمانی ملکول‌های دارای هم (Heme) مانند پورفیرین، سیتوکروم، و ملکول‌های غیر هم مانند فریدوکسین و پروتئین‌های آهن-گوگرد است که در واکنش‌های اکسیداسیون و احیا تنفسی و فتوسنتز نقش دارند. به‌علاوه آهن در سیستم‌های آنزیمی آنتی‌اکسیدانت، چرخه

۱، ۲ و ۳- به ترتیب دانش‌آموخته کارشناسی ارشد، دانشیار و استادیار گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم، دانشگاه گلستان
* نویسنده مسئول: (Email: ah_ab99@yahoo.com)

Fe-EDTA و عامل سیلیسیم در دو سطح صفر و ۱/۵ میلی‌مولار به صورت سیلیکات سدیم به گیاه داده شد. تیماردهی از هفته دوم کشت شروع شد. pH محلول غذایی تشتک‌ها به صورت روزانه بین ۵/۵ تا ۶ تنظیم گردید و در پایان هر هفته، محلول غذایی تعویض شد. در طول دوره آزمایش حداکثر و حداقل دمای روز و شب به ترتیب ۳۲ و ۱۹ درجه سانتیگراد و میانگین رطوبت نسبی ۷۴ درصد بود. گیاهان پس از سه هفته تیماردهی برای بررسی رشد، اندازه‌گیری آهن و پتاسیم و تجزیه بیوشیمیایی برداشت شدند.

برای استخراج عناصر پتاسیم و آهن مقدار ۰/۱ گرم از وزن خشک ریشه و اندام هوایی گیاهان پودر شده به منظور حذف ترکیبات آلی در داخل کوره در دمای ۵۷۵ درجه سانتی‌گراد به مدت ۴ ساعت سوزانده شد. خاکستر به دست آمده در ۱ میلی لیتر اسید کلریدریک ۶ نرمال محلول شده و به مدت ۱ شبانه روز به حالت سکون رها شد (۱). اندازه‌گیری مقدار پتاسیم به وسیله دستگاه فلیم-فتومتر JENWAY و اندازه‌گیری آهن با دستگاه جذب اتمی مدل Shimadzu AA 7000 انجام گرفت.

اندازه‌گیری پروتئین‌های محلول به روش برادفورد (۴) در طول موج ۵۹۵ نانومتر به وسیله دستگاه اسپکتروفوتومتر UV-Shimidzo 160 انجام شد. استخراج عصاره‌های فنلی به روش فوکودا و همکاران (۹) انجام گرفت. به این ترتیب که ۰/۱ گرم از بافت خشک پودر شده گیاه با اتانول ۷۰ درصد استخراج شده و ترکیبات رنگی با کلروفرم حذف شد. اندازه‌گیری فنل به روش لایوید و همکاران (۱۷) با معرف پروسین بلو انجام گرفت. استخراج قندهای محلول به روش اموکولو (۲۹) و اندازه‌گیری آن به وسیله معرف انترون با روش مک ردی و همکاران (۲۳) با استفاده از اسپکتروفوتومتری و در طول موج ۶۲۰ نانومتر صورت گرفت.

استخراج سلولز با روش کوبو و همکاران (۱۶) انجام شد و اندازه‌گیری آن با روش آیدگراف (۳۵) توسط معرف انترون با استفاده از اسپکتروفوتومتری و در طول موج ۶۲۰ نانومتر صورت گرفت. استخراج لیگنین به روش زایمر (۳۶) با هیدروکلریک اسید اتانولی (اتانول مطلق: اسید کلریدریک یک مولار، نسبت ۱:۱ حجمی) صورت گرفت و اندازه‌گیری آن با استفاده از معرف فلوروگلوکوسینول به صورت اسپکتروفوتومتری و در طول موج ۴۸۸ نانومتر انجام شد (۳۶). محاسبه داده‌ها و رسم نمودارها در نرم افزار اکسل صورت گرفت. کلیه داده‌ها با تجزیه واریانس یک عاملی و دو عاملی توسط نرم‌افزار SAS تجزیه گردیدند و مقایسه میانگین‌ها با آزمون دانکن صورت پذیرفت.

نتایج و بحث

رشد

کمبود آهن در غلظت‌های صفر و ۲ میلی‌گرم در لیتر آهن در

سیلیسیم ($> 4\%$) مانند خانواده‌های گندم، جگن و دم اسب، ۲-گیاهانی با تجمع حدواسط سیلیسیم (۲-۴ درصد) مانند راسته گزنه و خانواده کدو و کاملیا ۳-گیاهانی با میزان کم سیلیسیم که شامل سایر گونه‌ها و خانواده‌ها می‌باشد (۶). مشخص شده که برنج بیشترین جذب سیلیسیم در خانواده گندمیان را دارا می‌باشد (۳۰). سیلیسیم در دیواره‌های سلولی اپیدرمی در زیر کوتیکول لایه مشخصی را ایجاد می‌کند و در دستجات و غلاف آوندی و اسکلاتنیم برگ‌ها در گیاه برنج ته‌نشین می‌شود (۲۱ و ۳۱). محققان متعددی افزایش مقاومت گیاهان به تنش‌های زیستی و غیرزیستی از جمله تنش ناشی از فلزات سنگین را با کاربرد سیلیسیم گزارش نموده‌اند (۱۹ و ۲۷). کاربرد سیلیسیم با مکانیسم‌های احتمالی زیر جذب و انتقال برخی فلزات سنگین مانند کادمیوم و منگنز را در گندمیان مهار می‌کند: ۱- ضخیم‌سازی نوار کاسپاری در آندودرم به عنوان سد در انتقال به دایره محیطیه و گزلیم (۷) ۲-ته‌نشینی لیگنین در دیواره سلولی آندودرم، آگزودرم و اپیدرم (۸ و ۷) ته‌نشینی سیلیسیم در دیواره سلول‌های آندودرمی (۸ و ۷). لهما به نظر می‌رسد که سیلیسیم ممکن است جذب و انتقال اپوپلاستی فلزات سنگین ضروری مانند آهن را مهار نموده و از این طریق کمبود آهن را تشدید نماید. هرچند مطالعات قبلی نشان می‌دهد که سیلیسیم نقش مفیدی در تخفیف کمبود ناشی از پتاسیم دارد (۲۴). تاکنون گزارشی از اثر سیلیسیم در جذب و انباشتگی آهن در شرایط کمبود آهن گزارش نشده است و روشن ساختن آن ممکن است به درک بهتر مکانیسم‌های تاثیر سیلیسیم در گیاه برنج و کاربرد آن به عنوان کود منجر گردد.

در این پژوهش گیاه برنج در شرایط نبود و کمبود آهن در حضور و فقدان سیلیسیم کشت شد و با اندازه‌گیری رشد، میزان آهن و پتاسیم، سلولز، لیگنین و برخی عوامل بیوشیمیایی تلاش شد تا چگونگی تاثیر سیلیسیم در رشد گیاهانی که دچار کمبود آهن هستند، درک گردد.

مواد و روش‌ها

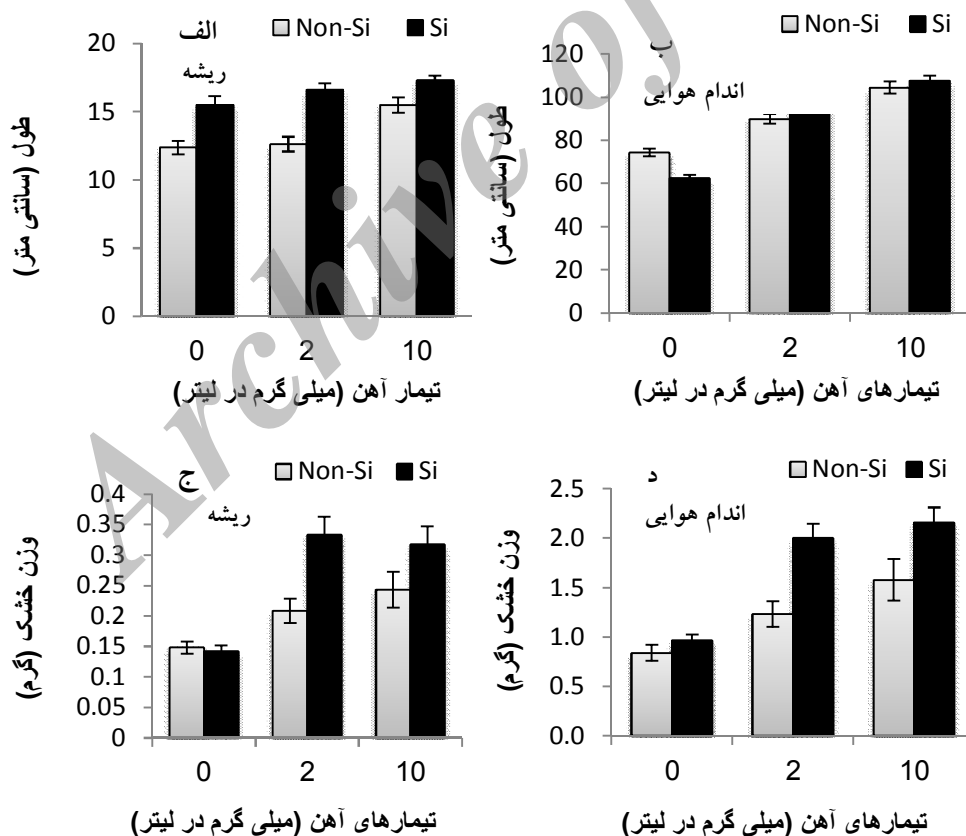
بذرهای گیاه برنج رقم طارم از مرکز تحقیقات برنج امل تهیه و با الکل و هیپوکلریت سدیم ضدعفونی شد. بذور در داخل حوله کاغذی مرطوب در اتاقک کشت جوانه‌زده و پس از گذشت چهار روز به گلدان‌های حاوی شن غربال و کاملاً شسته شده انتقال داده شدند. هر چهار گلدان در یک تشتک قرار گرفته و با ۸ لیتر محلول غذایی غرقاب شد. سطح و کف گلدان‌ها با فواصل دو سانتیمتری سوراخ شد تا تبادل محلول غذایی بین تشت و گلدان آسان گردد. محلول مورد استفاده پوشیدا بود که بر اساس تیمارهای آهن و سیلیسیم تعدیل شد. طرح آزمایش بلوک‌های کامل تصادفی و در قالب فاکتوریل بود. عامل آهن در سه سطح صفر، ۲ و ۱۰ (شاهد) میلی‌گرم در لیتر به صورت

اثرات مثبت تغذیه سیلیسیوم در کاهش اثرات نامطلوب کمبود آهن در گیاه برنج گزارش شده است، به طوری که تیمار سیلیکات سدیم سبب افزایش معنی‌دار وزن تر و خشک و ارتفاع در شرایط کمبود آهن شد (۱).

غلظت آهن و پتاسیم

کاهش میزان آهن در محیط کشت در تیمارهای صفر و ۲ میلی گرم در لیتر آهن منجر به کاهش غلظت آهن در ریشه و اندام‌هوایی گیاه نسبت به تیمار ۱۰ میلی‌گرم در لیتر آهن شد. این کاهش در اندام هوایی شدیدتر است. حضور سیلیسیوم در تیمار ۲ میلی‌گرم در لیتر آهن منجر به افزایش میزان آهن در ریشه و اندام هوایی گیاه نسبت به گیاهان رشد یافته در محیط فاقد سیلیسیوم شد (شکل ۲). این امر علی‌رغم ته‌نشینی سیلیسیوم در اندودرم ریشه گزارش شده توسط سایر محققان (۱۴) بود که ممکن است جذب اپوپلاستی آب و برخی یون‌ها را کاهش دهد.

محیط کشت سبب زردی بین رگبرگی در برگ‌های جوان شد. سطح بین رگبرگ‌ها سبز روشن شد و سپس با ادامه کمبود کاملاً زرد گردید. حضور سیلیسیوم در تیمار ۲ میلی‌گرم در لیتر آهن نشانه‌های کمبود را کاهش داد، در حالی که در تیمار فاقد آهن این نشانه‌ها را تشدید کرد. در غیاب سیلیسیوم بیشترین میزان ارتفاع و وزن خشک ریشه و اندام هوایی گیاه در تیمار ۱۰ میلی‌گرم در لیتر آهن مشاهده شد. کاهش میزان آهن در تیمارهای ۲ و صفر میلی‌گرم در لیتر منجر به کاهش تدریجی وزن خشک ریشه و اندام هوایی گیاه شد (شکل ۱). کاربرد سیلیسیوم در تیمارهای ۲ و ۱۰ میلی‌گرم در لیتر آهن منجر به افزایش ارتفاع و وزن خشک ریشه و اندام‌هوایی نسبت به گیاهان رشد یافته در تیمار فاقد سیلیسیوم شد. حضور سیلیسیوم در تیمار صفر میلی‌گرم در لیتر آهن تأثیر معنی‌داری بر وزن خشک ریشه و اندام هوایی نشان نداد (شکل ۱). این نتایج نشان می‌دهد که کاربرد سیلیسیوم توانست اثرات کمبود آهن را در تیمار ۲ میلی‌گرم در لیتر آهن تخفیف دهد. مطالعات زیادی در ارتباط با اثر تغذیه سیلیکون در تخفیف تنش کمبود عناصر ضروری نیست، تنها نقش مفید سیلیسیوم در تخفیف کمبود ناشی از پتاسیم گزارش شده است (۲۴). اخیراً



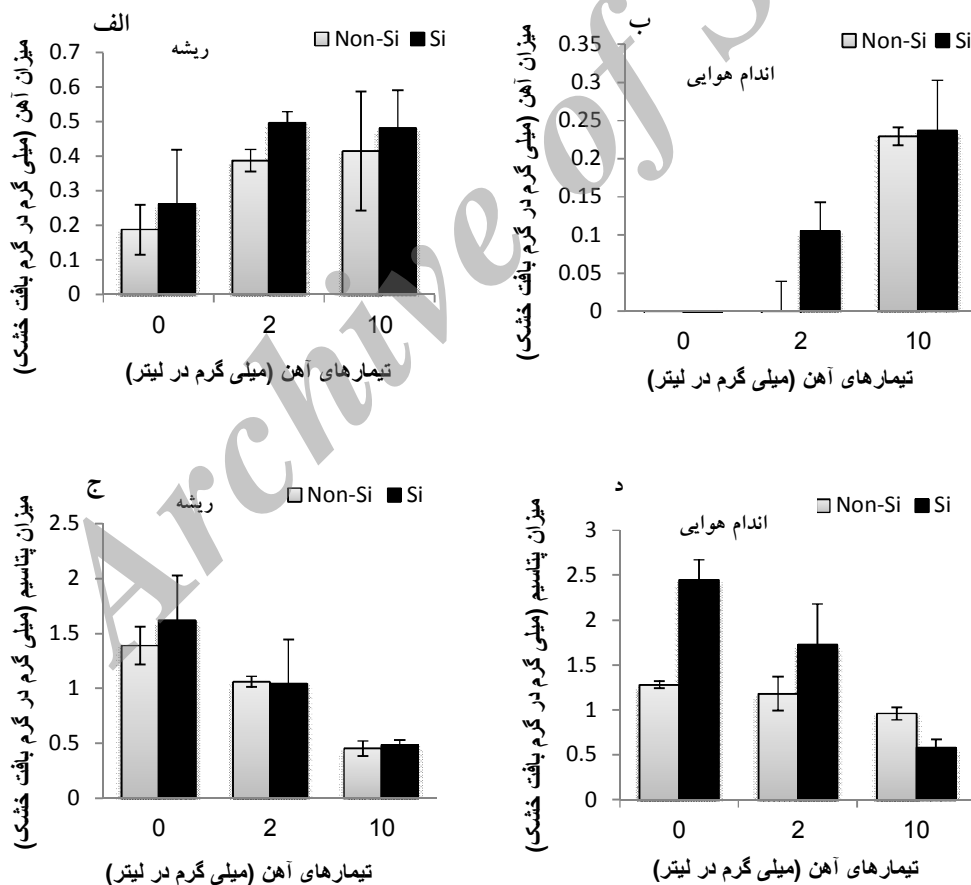
شکل ۱- مقایسه تأثیر تیمارهای آهن و سیلیسیوم بر صفات رشد گیاه برنج. الف و ب) ارتفاع ریشه و اندام هوایی. ج و د) وزن خشک ریشه و اندام هوایی

غذایی، تنش کمبود آهن را در گیاهان کاهش می‌دهد. افزایش میزان پتاسیم با تغذیه سیلیسیم ممکن است یکی از راه‌های افزایش جذب آهن و در نتیجه کاهش تنش ناشی از کمبود آهن باشد.

میزان ترکیبات دیواره‌ای

کمبود آهن در تیمار صفر و ۲ میلی‌گرم در لیتر آهن منجر به کاهش معنی‌دار میزان سلولز اندام هوایی گیاه نسبت به تیمار ۱۰ میلی‌گرم در لیتر آهن شد، ولی در ریشه تاثیر معنی‌داری نداشت. حضور سیلیسیم در تیمارهای صفر و ۲ میلی‌گرم در لیتر آهن میزان سلولز را نسبت به گیاهان رشد یافته در محیط فاقد سیلیسیم افزایش داد (شکل ۳). اثرات مفید سیلیسیم به دلیل تنشینی آن در دیواره‌های سلولی ریشه‌ها، برگ‌ها و ساقه‌ها می‌باشد (۲۱). دیواره سلول‌های گیاهی شامل پلی‌ساکاریدهای سلولز، پکتین و همی‌سلولز است (۵). سلولز ترکیب اساسی دیواره سلولی بوده، که شکل اندام و سلول گیاهی را تعیین می‌کند (۱۵ و ۲۶).

کمبود آهن در تیمارهای صفر و ۲ میلی‌گرم در لیتر آهن منجر به افزایش غلظت پتاسیم نسبت به تیمار ۱۰ میلی‌گرم در لیتر آهن در ریشه و اندام هوایی گیاه شد. حضور سیلیسیم تاثیر معنی‌داری در غلظت پتاسیم ریشه نداشت، ولی در اندام‌هوایی منجر به تشدید افزایش پتاسیم القا شده با کمبود آهن شد (شکل ۲). افزایش غلظت پتاسیم با کاربرد سیلیسیم نشان می‌دهد که احتمالاً سیلیسیم با افزایش فعالیت ATPaseها و در نتیجه بهبود عملکرد غشا توانست جذب پتاسیم را افزایش دهد (۱۸). نتایج بلخودگا و همکاران (۳) نیز در درخت هلو دچار کمبود آهن افزایش غلظت پتاسیم را نشان داد. پتاسیم از طریق نقش مهم در تعادل کاتیون/آنیون و تسهیل حرکت اسیدهای آلی مثل سترات می‌تواند روی جذب آهن موثر باشد (۲۲). در تک‌لپه‌ای‌ها، پتاسیم در بیوستنز متیونین به عنوان پیش‌ساز اصلی فیتوسایدروفورها نقش دارد، به طوری که در ریشه گیاه جو دارای کمبود آهن پتاسیم آزادسازی فیتوسایدروفورها را القا می‌کند (۳۲) و (۲۵). آلام و همکاران (۲) نشان دادند که افزودن پتاسیم به محلول



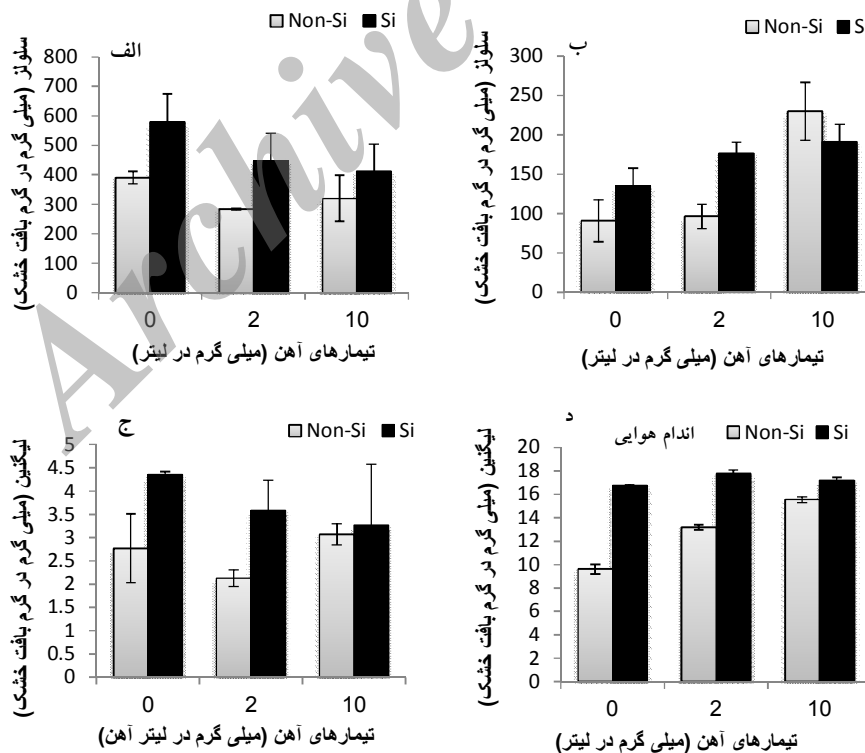
شکل ۲- مقایسه تاثیر تیمارهای آهن و سیلیسیم بر میزان آهن (الف و ب) و پتاسیم (ج و د) ریشه و اندام هوایی گیاه برنج

جایگاه‌های جذب فراوانی برای فلزات سنگین (۷) احتمالاً از جمله آهن) ایجاد می‌کنند. با این حال افزایش رشد با کاربرد سیلیسیم در کمبود آهن احتمالاً حاکی از انعطاف‌پذیری این جایگاه‌ها برای اتصال با فلزات دیگر در صورت کمبود آهن و یا تحرک آهن متصل شده به آن‌ها است.

برخی عوامل بیوشیمیایی

تیمارهای آهن تأثیر معنی‌داری بر میزان فنل ریشه و اندام هوایی نداشت. حضور سیلیسیم در تیمار ۲ میلی‌گرم در لیتر آهن ریشه منجر به کاهش میزان فنل و در تیمار ۲ میلی‌گرم در لیتر آهن اندام هوایی منجر به افزایش میزان فنل در گیاهان شد (شکل ۴). فنل‌ها دارای عملکردهای کلات‌کننده، احیا کننده، پالایش دهنده رادیکال‌های آزاد و فعالیت ضد میکروبی هستند (۱۲). هدف فنل‌های گیاهی خصوصاً فلاونول‌ها و فنیل پروپانویدهای واکوئلی و اپوپلاستی می‌تواند غیرسمی کردن پراکسید هیدروژن به عنوان دهنده الکترون برای پراکسیدازهای سیتوزولی باشد و در نتیجه این فرایند رادیکال‌های فنوکسیل تولید می‌شود (۳۳).

میزان لیگنین در ریشه در تیمار ۲ میلی‌گرم در لیتر و در اندام هوایی در تیمارهای صفر و ۲ میلی‌گرم در لیتر آهن نسبت به تیمار ۱۰ میلی‌گرم آن به صورت معنی‌داری کاهش یافت. حضور سیلیسیم سبب افزایش قابل توجه میزان لیگنین نسبت به گیاهان فاقد سیلیسیم شد (شکل ۳). لیگنین مخلوطی از ترکیبات فنلی است که بیشتر از سه مونومر هیدروکسی‌سینامیل الکل (مونولیگنول‌ها) تشکیل شده است. بیوستنز تمام مونولیگنول‌ها از فنیل آلانین شروع می‌شود که توسط آنزیم فنیل آمونیولاز (PAL) به سینامیک اسید و سپس توسط آنزیم سینامات ۴- هیدروکسیلاز (C4H) به پاراکوماریک اسید تبدیل می‌شود که گام اولیه بیوستنز فنل پروپانویید است. پاراکوماریک اسید توسط آنزیم‌های نهایی مسیر بیوستنز لیگنین به فرولیک اسید تبدیل می‌شود (۸ و ۱۰). این مراحل در سیمپلاست صورت می‌گیرد. مونولیگنان حاصله از سیمپلاست توسط ABC ترانسپورتر موجود در غشا به اپوپلاست منتقل می‌شود و در آنجا توسط پراکسیداز (POD) به لیگنین تبدیل می‌شود (۸). سیلیسیم در دیواره سلولی برگ‌های برنج به عنوان حلقه‌ای بین لیگنین و کربوهیدرات‌ها عمل می‌کند (۱۱). در نتیجه کاربرد سیلیسیم منجر به افزایش کمپلکس لیگنین- کربوهیدرات در دیواره سلولی لول‌های اپیدرمی برنج افزایش می‌شود. کمپلکس لیگنین- سیلیسیم- کربوهیدرات در دیواره سلولی

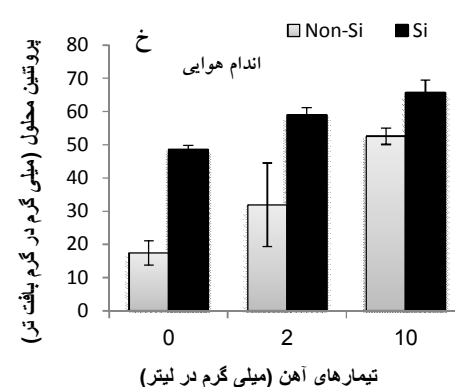
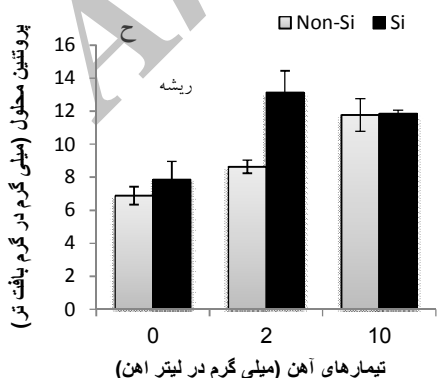
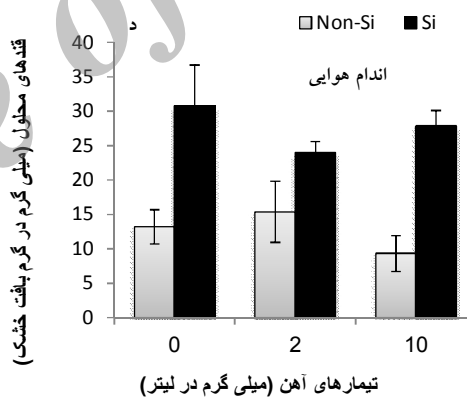
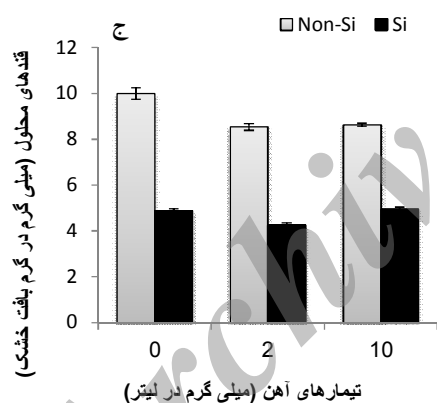
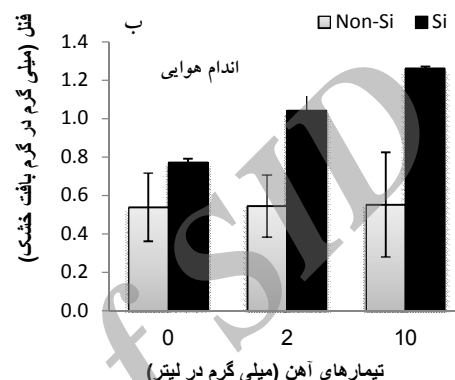
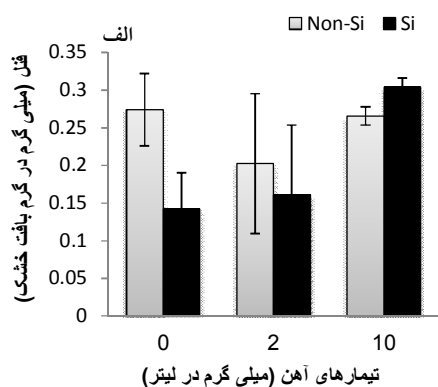


شکل ۳- مقایسه تأثیر تیمارهای آهن و سیلیسیم بر میزان سلولز (الف و ب) و لیگنین (ج و د) ریشه و اندام هوایی گیاه برنج

دیواره سلولی را زیاد کند و در نتیجه اثرات کمبود آهن را در اندام‌های جوان گیاه تخفیف دهد.

کمبود آهن در ریشه در تیمار صفر میلی‌گرم در لیتر آهن منجر به افزایش قندهای محلول نسبت به تیمار ۱۰ میلی‌گرم در لیتر آهن شد، ولی در اندام هوایی تأثیر معنی‌داری نداشت. حضور سیلیسیم کاهش میزان قندهای محلول در ریشه و افزایش آن در اندام هوایی را سبب شد (شکل ۴).

فنل‌های گیاهی می‌توانند از رادیکال‌های فنوکسیل به وسیله واکنش‌های غیرآنزیمی با آسکوربات تولید شوند. تحت شرایط فیزیولوژیکی معمول این رادیکال‌ها واکنش مضرى نداشته و سریعاً به محصولات غیر رادیکالی تبدیل می‌شوند (۳۸). فنل‌ها به خاطر گروه‌های هیدروکسیل و کربوکسیل خود قادر هستند که با مس و آهن متصل شوند (۱۳) و افزایش فنل‌ها قابلیت جابجایی آهن متصل به دیواره سلولی را در گیاهان افزایش می‌دهد (۱۲). لهذا کاربرد سیلیسیم ممکن است با افزایش فنل‌ها در اندام هوایی، انتقال آهن متصل به



شکل ۴- مقایسه تأثیر تیمارهای آهن و سیلیسیم بر میزان فنل (الف و ب)، قندهای محلول (ج و د) و پروتئین‌های محلول (ح و خ) ریشه و اندام هوایی گیاه برنج

جذب آهن و پتاسیم از طریق بهبود کارکرد غشاهای زیستی و افزایش تحرک آهن از طریق افزایش فنل‌ها توانست اثرات کمبود آهن و کاهش رشد ناشی از آن را در گیاه برنج تخفیف دهد. هرچند در فقدان آهن این عنصر توانایی جایگزین شدن به جای آهن را نداشته و تأثیری در بهبود رشد ندارد.

سپاسگزاری

از دانشگاه گلستان و دانشکده علوم برای فراهم آوردن هزینه‌های این طرح سپاسگزاری می‌شود.

کمبود آهن در تیمارهای صفر و ۲ میلی‌گرم در لیتر میزان پروتئین‌های محلول را در گیاه نسبت به تیمار ۱۰ میلی‌گرم کاهش داد. حضور سیلیسیم در تیمار ۲ میلی‌گرم در لیتر آهن در ریشه و در تیمارهای صفر، ۲ و ۱۰ میلی‌گرم در لیتر در اندام هوایی افزایش میزان پروتئین‌های محلول نسبت به گیاهان فاقد سیلیسیم شد (شکل ۴). افزایش میزان قندهای محلول اندام هوایی در کمبود آهن و تعدیل کاهش پروتئین‌های محلول القا شده با کمبود آهن در گیاه با کاربرد سیلیسیم می‌تواند نشان دهنده نقش سیلیسیم در تخفیف اثرات زیان بار کمبود آهن در متابولیسم قندها و پروتئین‌ها باشد.

نتیجه‌گیری

این نتایج نشان می‌دهد که کاربرد سیلیسیم احتمالاً با افزایش

منابع

- ۱- کیانی چلمردی، ز. و ا. عبدالزاده. ۱۳۹۱. نقش سیلیکون در کاهش تنش کمبود و سمیت آهن در کشت هیدروپونیک گیاه برنج (*Oryza sativa* L). علوم و فنون کشت های گلخانه ای. ۱۲: ۷۸-۸۸.
- ۲- Alam, S., M. H. Rahman, S. Kamei, and S. Kawai. 2002. Alleviation of manganese toxicity and manganese-induced iron deficiency in barley by additional potassium supply in nutrient solution. *Soil Science and Plant Nutrition*. 48: 387-392.
- ۳- Belkhdja, R., F. Morales, M. Sanz, A. Abadia, and J. Abadia. 1998. Iron deficiency in peach trees: effects on leaf chlorophyll and nutrient concentrations in flowers and leaves. *Plant and Soil*. 203: 257-268.
- ۴- Bradford, M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*. 72: 248-25.
- ۵- Cosgrove, D. J. 2005. Growth of the plant cell wall. *Molecular Biology*. 6: 850-861.
- ۶- Currie, H. A. and C. Perry. 2007. Silica in plants: biological, biochemical and chemical studies. *Annals of Botany*. 100: 1383-1389.
- ۷- Da Cunha, K. P. V. and C. W. A. Do Nascimento. 2009. Silicon effects on metal tolerance and structural changes in maize (*Zea mays* L.) grown on cadmium and zinc enriched soil. *Water, Air, and Soil Pollution*. 197: 323- 330.
- ۸- Fleck, T. A., T. Nye, C. Repenning, F. Stahl, M. K. Zahn, and M. Schenk. 2010. Silicon enhances suberization and lignification in roots of rice (*Oryza sativa*). *Journal of Experimental Botany*. 6: 2001-2011.
- ۹- Fukuda, T., H. Ito, and T. Yoshida. 2003. Antioxidative polyphenols from walnuts (*Juglans regia* L.). *Photochemistry*. 63: 795-801.
- ۱۰- Goujon, T., R. Sibout, A. Eudes, J. MacKay, and L. Joulanin. 2003. Genes involved in the biosynthesis of lignin precursors in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology and Biochemistry*. 41: 677-687.
- ۱۱- Inanaga, S. and A. Okasaka. 1995. Calcium and silicon binding compounds in cell walls of rice shoots. *Soil Sciences Plant Nutrition*. 41: 103-110.
- ۱۲- Jin, C. W., G. Y. You, and S. J. Zheng. 2008. The iron deficiency-induced phenolics secretion plays multiple important roles in plant iron acquisition underground. *Plant Signaling and Behavior* 3: 60-61.
- ۱۳- Jung, C. H., V. Maeder, F. Funk, B. Frey, H. Sticher, and E. Frosserd. 2003. Release of phenols from *Lupinus albus* L. roots exposed to Cu and their possible role in Cu detoxification. *Plant and Soil*. 252: 301-309.
- ۱۴- Kidd, P. S., M. Llugany, B. Gunse, and J. Barcelo. 2001. The role of root exudates in aluminium resistance and silicon induced amelioration of aluminium N toxicity in three varieties of maize (*Zea mays* L.). *Journal of Experimental Botany*. 52: 1339-1352.
- ۱۵- Kimura, S., W. Laosinchai, T. Itoh, X. Cui, C. R. Linder, and R. M. Brown. 1999. Immunogold labeling of rosette terminal cellulose-synthesizing complexes in the vascular plant *Vigna angularis*. *Plant Cell*. 11: 2075-2086.
- ۱۶- Kokubo, A., S. Kuraishi, and N. Sakurai. 1989. Culm strength of barley. *Plant Physiology*. 91: 876-882.
- ۱۷- Lavid, N., A. Schwrtz, O. Yarden, and E. Tel-Or. 2001. The involvement of polyphenols and peroxidase activities in heavy-metal accumulation by epidermal glands of waterlily (*Nymphaeaceae*). *Planta*. 212: 323-331.
- ۱۸- Liang, Y. C. 1999. Effects of silicon on enzyme activity and sodium, potassium and calcium concentration in barley

- under salt stress. *Plant and soil*. 209: 217-224.
- 19- Liang, Y. C., W. C. Sun, Y. G. Zhu, and P. Christie. 2007. Mechanisms of silicon mediated alleviation of abiotic stresses in higher plants: a review. *Environmental Pollution*. 147: 422-428.
- 20- Lindsay, W. L. 1979. *Chemical equilibria in soils*. John Wiley and Sons. Newyork.
- 21- Ma, J. F., K. Tamal, N. Yamaji, N. Mitani, S. Konishi, M. Katuhara, M. Ishiguro, and M. Yano. 2006. A Si transporter in rice. *Nature*. 440: 688-691.
- 22- Marschner, H. 1995. *Mineral nutrition of higher plants*. Academic Press New York. 477-542.
- 23- McCready, R., M. J. Guggolz, V. Silveira, and H. S. Owens. 1950. Determination of starch and amylase in vegetables. *Analytical chemistry*. 22: 1156-1158.
- 24- Miao, B. H., X. G. Han, and W. H. Zhang. 2010. The ameliorative effect of silicon on soybean seedlings grown in potassium-deficient medium. *Annals of Botany*. 105:967-973.
- 25- Mori, S. and N. Nishizawa. 1987. Methionine as a dominant precursor of phytosiderophores in Gramineae plants. *Plant Cell Physiology* 28: 1081-1092.
- 26- Mueller, S. C. and R. M. Brown. 1980. Evidence for an intramembrane component associated with a cellulose microfibril-synthesizing complex in higher plants. *The Journal of Cell Biology*. 84: 315-326.
- 27- Neumann, D. and U. Zur Nieden. 2001. Silicon and heavy metal tolerance of higher plants. *Phytochemistry*. 56: 685-692.
- 28- Olsen, R. A., R. B. Clark, and J. H. Bennett. 1981. The enhancement of soil fertility by plant roots. *American Scientist*. 69: 378-384.
- 29- Omokolo, N. D., N. G. Tsala, and P. F. Djougou. 1996. Changes in carbohydrate, amino acid and phenol content in cocoa pods from three clones after infection with *Phytophthora megakarya* Bra. *Annals of Botany*. 77: 153-158.
- 30- Prychid, C. J., P. J. Rudall, and M. Gregory. 2004. Systematics and biology of silica bodies in monocotyledons. *Botanical Review*. 69: 377-440.
- 31- Ranganathan, S., V. Suvarchala, Y. B. R. D. Rajesh, M. S. Prasad, A. P. Padmakumari, and S. R. Voleti. 2006. Effects of silicon sources on its deposition, chlorophyll content, and disease and pest resistance in rice. *Biologia Plantarum*. 50: 713-716.
- 32- Sakaguchi, T., N. K. Nishizawa, H. Nakanishi, E. Yoshimura, and S. Mori. 1999. The role of potassium in the secretion of mugineic acids family phytosiderophores from iron-deficient barley roots. *Plant and Soil*. 215: 221-227.
- 33- Sakihama, Y. and H. Yamasaki. 2002. Lipid peroxidation induces by phenolics in conjunction with aluminium ions. *Biologia Plantarum*. 45: 249-254.
- 34- Sakihama, Y., M. F. Cohen, S. C. Grace, and H. Yamasaki. 2002. Plant phenolic antioxidant and prooxidant activities: phenolise-induced oxidative damage mediated by metals in plants. *Toxicology*. 177: 67-76.
- 35- Sommer, M., D. Kaczorek, Y. Kuzyakov, and J. Breuer. 2006. Silicon pools and fluxes in soils and landscapes- a review. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 169: 310-329.
- 36- Updegraff, D. M. 1969. Semi micro determination of cellulose in biological materials. *Analytical Biochemistry*. 32: 420-424.
- 37- Zimmer, M. 1999. Combined methods for the determination of lignin and cellulose in leaf litter. *Sciences of Soils*. 4: 20-32.