تأثیر کمبود برخی فلزات و اینوکلوم‌های دو گونه قارچ میکوریز آربوسکولار بر ترشح ترکیبات کی‌لیت کننده از ریشهٔ گیاه گوجه‌فرنگی

ابراهیم شیرمحمدی [۱*]، ناصرعلی اصغرزاد [۲]، شاهین اوستان [۳]، نصرت‌اله نجفی [۳] و بابک شیرمحمدی [۴]

(تاریخ دریافت: ۱۳۸۹/۲/۱ ؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۸۹/۷/۲۹)

چکیده

قارچ‌های میکوریز آربوسکولار می‌توانند از طریق افزایش جذب عناصر غذایی بر رشد گیاهان میزبان تأثیرگذار باشند. برای بررسی تأثیر این قارچ‌ها بر جذب عناصر در گیاه میزبان اندازه‌گیری ترکیبات سیدروفوری و فیتوسیدروفوری در آبشویه‌ها روش مناسبی است. این آزمایش به بررسی اثر سه غلظت صفر، نصف و کامل از عناصر فلزی آهن، مس، روی و منگنز در محلول غذایی راریسون بر میزان ترشح ترکیبات کی‌لیت کننده از ریشه‌های گیاهان گوجه‌فرنگی تلقیح شده با دو گونه قارچ میکوریز (*Glomus etunicatum* و *Glomus intraradices*) و تیمار شاهد (بدون قارچ) در بستر کشت پرلیت می‌پردازد. نتایج نشان داد که در هیچیک از تیمارهای قارچی، هم‌زیستی میکوریزی مشاهده نشد ولی از نظر تولید ترکیبات کی‌لیت کننده بین تیمارهای مختلف قارچی تفاوت‌هایی مشاهده گردید. در تیمار قارچی *گلوموس اینترارادیسز*، سطوح فاقد عناصر ریزمغذی و نصف عناصر ریزمغذی نسبت به سطح کامل محلول غذایی باعث افزایش تولید ترکیبات کی‌لیت کننده شدند. ولی در تیمار قارچی *گلوموس اتونیکاتوم* استفاده از سطوح مختلف محلول‌های غذایی، اختلاف معنی‌داری از نظر تولید ترکیبات کی‌لیت کننده ایجاد نکرد. تیمار قارچی *گلوموس اینترارادیسز* نسبت به تیمار قارچی *گلوموس اتونیکاتوم* در سطح فاقد عناصر ریزمغذی، ترکیبات کی‌لیت‌کننده بیشتری تولید کرد.

واژه‌های کلیدی: گوجه‌فرنگی، قارچ‌های میکوریز آربوسکولار، عناصر فلزی، سیدروفور، فیتوسیدروفور، آبشویه

مقدمه

به طور کلی گیاهان از دو راهکار I و II جهت جذب عناصر فلزی بهره می‌گیرند، راهکار I که بیشتر در گیاهان غیر گرامینه دیده می‌شود، شامل احیای عناصر فلزی (۵)، ترشح پروتون (۱۵)، ترشح ترکیبات آلی مانند مواد فنلی و اسیدهای آلی (۲۱) و توسعه سیستم ریشه‌ای (۲۳) می‌باشد. اما راهکار II که بیشتر در گیاهان گرامینه دیده می‌شود شامل ترشح فیتوسیدروفورها است که با تشکیل کمپلکس‌های قوی با عناصر

۱. دانشجوی سابق کارشناسی ارشد رشته بیولوژی و بیوتکنولوژی خاک، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز
۲. دانشیار گروه خاک‌شناسی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز
۳. استادیار گروه خاک‌شناسی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز
۴. دانشجوی کارشناسی مترجمی زبان انگلیسی، دانشگاه پیام نور
* : مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: Ibrahim_13000@yahoo.com

فلزی به خصوص آهن سبب افزایش جذب این عناصر توسط گیاهان می‌گردند (۱۷ و ۲۲). فیتوسیدروفور ترشح شده به محیط ریزوسفر، الزاماً با آهن تشکیل کمپلکس نمی‌دهد. گزارش‌های زیادی در مورد تشکیل کمپلکس این کی‌لیت کننده‌ها با فلزاتی مانند Ga، Cr، Ni، Zn، Cu، Mn، Cd و Al وجود دارد (۳، ۶ و ۱۸). سیدروفورهای میکروبی که مواد آلی با وزن مولکولی کم و میل ترکیبی بسیار شدید نسبت به آهن فریک (III) هستند، توسط برخی میکروارگانیسم‌ها تولید و به محیط اطرافشان ترشح می‌شوند. این ترکیبات پپتیدی غیر ریبوزومی به عنوان یک واسطه در جذب آهن عمل می‌کنند و دارای تمایل کمتری نسبت به سایر فلزات می‌باشند. در ابتدا تصور بر این بود که تولید سیدروفورهای میکروبی، نوعی پاسخ میکروارگانیسم‌ها در واکنش به شرایط کمبود آهن است. اما تحقیقات بعدی نشان داد که این ترکیبات علاوه بر آهن با سایر فلزات نیز کمپلکس تشکیل می‌دهند (۶ و ۱۸). بنابراین می‌توان چنین اظهار نمود که کمبود آهن و سایر عناصر فلزی می‌تواند منجر به تحریک گیاهان و میکروارگانیسم‌ها در تولید فیتوسیدروفورها و سیدروفورها گردد. همزیستی میکوریزی نیز یکی از رایج‌ترین و سابقه‌دارترین روابط همزیستی در سلسلهٔ گیاهی است (۴) به‌طوری‌که اکثر گیاهان (حدود ۹۵٪ گونه‌های گیاهان آوندی) حداقل یکی از تیپ‌های میکوریزی را دارا هستند (۲۰ و ۲۶). مهمترین قارچ‌های اندومیکوریزی که در کشاورزی نقش به سزایی دارند قارچ‌های میکوریز آربوسکولار می‌باشند که با علامت اختصاری AM یا VAM نشان داده می‌شوند (۱۱). تحقیقات نشان داده که در اکثر موارد تلقیح ریشهٔ گیاهان با این قارچ‌ها، دارای آثار مثبت بر تغذیه معدنی گیاهان و در نتیجه افزایش رشد می‌باشد (۹ و ۲۵). عمده‌ترین تأثیر قارچ‌های میکوریز آربوسکولار به افزایش رشد گیاهان، کمک به جذب عناصر غذایی است (۱۹). نتایج تحقیقات متعدد بیانگر اثر مستقیم قارچ‌های میکوریز بر جذب و انتقال بعضی عناصر غذایی، به ویژه عناصر ریزمغذی نظیر مس و روی، در گیاهان می‌باشد (۷). نتایج حاصل از انجام تحقیق در مورد گیاه سورگوم نشان داد که در شرایط کمبود آهن در محلول غذایی، برقراری همزیستی میکوریزی سبب افزایش معنی‌دار غلظت آهن در اندام‌های هوایی گیاه می‌شود (۷). بعضی از پژوهشگران افزایش جذب عناصر فلزی در همزیستی‌های میکوریزی را تفسیر نکرده‌اند و بعضی دیگر به احتمال وجود سازوکارهایی ازجمله جذب از طریق ترشح یکسری کی‌لیت کننده‌ها، اشاره کرده‌اند (۷). اغلب گیاهان نمی‌توانند فیتوسیدروفور ترشح کنند. اما به نظر می‌رسد که می‌توانند از سیدرورفورهای میکروبی به عنوان ناقل عناصر فلزی استفاده کنند (۱۴). بنابراین برای درک بهتر توان قارچ‌های AM درجذب عناصر فلزی، بررسی سازوکارهای سیدروفوری و فیتوسیدروفوری از هیف‌های قارچ و ریشه گیاهان از اهمیت به سزایی برخوردار است. مناسب‌ترین روش جهت سنجش و مقایسه ترکیبات سیدروفوری و فیتوسیدروفوری، روش Chrome Azurol S محلول می‌باشد. شایان ذکر است که روش مذکور تنها در محیط‌های مایع کارایی دارد و برای آبشویه‌های تهیه شده از بسترهای خاکی مناسب نیست. اما می‌توان با به کارگیری آبشویه‌های تهیه شده از بسترهای کشت بی‌اثر مانند پرلیت به خوبی از این روش بهره جست. این پژوهش با هدف بررسی اثر غلظت‌های مختلف عناصر آهن، مس، روی و منگنز در محلول غذایی راریسون بر میزان ترشح ترکیبات کی‌لیت کننده از ریشه گیاهان گوجه فرنگی تلقیح شده با دو گونه قارچ میکوریزی در بستر کشت پرلیت انجام شده است.

مواد و روش‌ها

آماده سازی بستر کشت

جهت کشت گیاهان از گلدان‌های نایلونی به حجم ۲/۸ لیتر و پرلیت دانه ریز به عنوان بستر کشت استفاده شد. مراحل آماده‌سازی بستر کشت بدین صورت بود که ابتدا پرلیت درون کیسه‌های توری پلاستیکی دارای منافذ ریز ریخته شد و پس از شستشو با آب معمولی و خروج آب ثقلی به ظرف حاوی HCl یک مولار منتقل و با استفاده از وزنه‌هایی که روی کیسه‌های

حاوی پرلیت قرار می‌گرفتند، به‌مدت ۲۴ ساعت در اسید غوطه‌ور گردیدند. پس از سپری شدن زمان مذکور و خروج کامل اسید، کیسه‌های پرلیت به ظرف دارای آب مقطر منتقل و به مدت یک شبانه روز در آن غوطه‌ور شدند. مرحله مذکور مجدداً به مدت ۱۲ ساعت تکرار گردید. جهت خنثی نمودن اسیدیته پرلیت، کیسه‌ها به ظرف حاوی NaOH منتقل و به مدت یک شبانه روز تا تثبیت pH آنها در حدود ۷ – ۶/۵ در محلول قلیایی باقی ماندند و پس از شستشو با آب مقطر و به منظور یک‌نواخت نمودن pH، پرلیت‌های اسید شویی شده کاملاً با یکدیگر مخلوط شدند. آنگاه بستر کشت تهیه شده به گلدان‌های اسید شویی شده (۲۴ ساعت در اسید کلریدریک یک مولار و شستشو با آب مقطر) که در کف آنها فیلترهایی از جنس توری نایلونی با منافذ ریز تعبیه شده بود، اضافه شد.

آماده سازی بذرها

در این تحقیق، بذر گوجه‌فرنگی (*Lycopersicon esculentum* Mill.) رقم Behta تهیه شده از دانشگاه تبریز (ایستگاه تحقیقات کشاورزی خلعت پوشان) استفاده شد. بذرها به مدت ۱۰ دقیقه در محلول هیپوکلریت سدیم ۰/۵ درصد (وایتکس ۱۰ درصد) ضد عفونی و سپس چندین بار با آب مقطر استریل شستشو داده شدند. بذرهای ضد عفونی شده در بین دو کاغذ صافی مرطوب و استریل قرار گرفتند و به محض جوانه زنی، به واحدهای آزمایشی منتقل شدند.

طرح آزمایشی

آزمایش به صورت فاکتوریل (دو فاکتور) و در قالب طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در بستر کشت پرلیت انجام شد. فاکتور اول شامل قارچ میکوریز با گونه‌های *گلوموس اتونیکاتوم*، *گلوموس اینترارادیسز* و شاهد، و فاکتور دوم شامل محلول غذایی راریسون با غلظت‌های صفر، نصف و کامل از عناصر ریزمغذی، مجموعاً ۲۷ واحد آزمایشی بود که در هر کدام از این واحدها تنها یک بوته گیاه گوجه‌فرنگی وجود داشت. تحلیل آماری نتایج با نرم افزار MSTATC صورت گرفت و تمامی مقایسه میانگین‌ها به روش آزمون چند دامنه‌ای دانکن و در سطح احتمال پنج درصد ($P<$۰/۰۵) انجام شد.

محلول غذایی

تحقیقات نشان داده است که با تأمین نیتروژن مورد نیاز گیاه به صورت نیترات، درصد کلنیزاسیون ریشه گیاه با قارچ‌های AM افزایش می‌یابد (۱). لذا در این تحقیق از محلول غذایی راریسون با ترکیب ۱۰ میلی مولار $MgSO_4.7H_2O$، ۲۰ میلی‌مولار $Ca(NO_3)_2.4H_2O$، ۱۰ میلی مولار $K_2HPO_4.3H_2O$، ۰/۰۱۵ میلی مولار $CuSO_4.5H_2O$، ۰/۰۱ میلی مولار $(NH_4)_6Mo_7O_{24}.4H_2O$، ۰/۵ میلی مولار Fe-EDTA، ۰/۵ میلی‌مولار H_3BO_3، ۰/۱ میلی مولار $MnSO_4.4H_2O$ و ۰/۰۲ میلی‌مولار $ZnSO_4.7H_2O$ استفاده شد (۱۶).

کاشت گیاهان و اعمال تیمارها

پس از استریل کردن گلدان‌های حاوی پرلیت در اتوکلاو (دمای ۱۲۱°C، فشار یک بار و به مدت یک ساعت)، به هر یک از آنها ۶۰ گرم مایه تلقیح قارچی که شامل خاک شنی، اندام‌های قارچی و قطعات ریشه گیاه که دارای اندام‌های قارچی بودند، اضافه شد (درصد کلنیزاسیون ریشه در مایه‌های تلقیح قارچ *گلوموس اتونیکاتوم* ۶۵٪ و قارچ *گلوموس اینترارادیسز* ۵۳٪ بود. در تیمار شاهد نیز از مایه تلقیح‌های دو بار استریل در اتوکلاو استفاده شد). سپس بذرهایی که قبلاً در لای کاغذ صافی جوانه زده بودند، به واحدهای آزمایشی منتقل شده و با مایه قارچ‌های *گلوموس اتونیکاتوم* و *گلوموس اینترارادیسز* تلقیح شدند. گیاهان به مدت ۲۵ روز از ابتدای کاشت، با محلول غذایی راریسون که غلظت فسفر به نصف و غلظت عناصر ریزمغذی به یک چهارم تقلیل داده شده بود، تغذیه شدند. پس از اتمام این دوره، تیمارهای اصلی محلول‌های غذایی اعمال گردید و تا برداشت محصول ادامه یافت. برای

تأمین شرایط رشد گیاه، دمای روز و شب به ترتیب حدود ۲± ۲۸ و ۲±۲۰ درجه سانتی گراد، طول دوره روشنایی ۱۶ ساعت و شدت نور ۲۰۰۰۰ لوکس با نور لامپ‌های فلورسنت سفید و آفتابی در اتاقک رشد برقرار گردید. لازم به ذکر است که رطوبت گلدان‌ها به طریق وزنی در ۷۰٪ ظرفیت زراعی (FC) نگه‌داری شدند. با گذشت ۸۵ روز از کشت، مقدار ترکیبات کی‌لیت کننده در آبشویه و حجم ریشه‌ها برای هر یک از واحدهای آزمایشی اندازه‌گیری شد.

تهیه CAS محلول

به منظور تهیه CAS محلول، ابتدا ۲/۸ گرم دترجنت هگزا دسیل تری متیل آمونیوم (HDTMA) در یک بالن یک لیتری ریخته شد و با آب مقطر به حجم حدود ۷۰۰ میلی‌لیتر رسید. سپس ۳۰ میلی‌لیتر از محلول کلرید آهنIII (۰/۰۲۷ گرم $FeCl_3.6H_2O$ در ۱۰۰ میلی‌لیتر محلول ۰/۰۱ مولار HCl) به آن اضافه شد. سپس به آرامی ضمن به هم زدن ۱۵۰ میلی لیتر از محلول کروم آزورول اس (۰/۱۲۱۱ گرم پودر کروم آزورول اس در ۱۰۰ میلی‌لیتر آب مقطر) به این محلول اضافه گردید. در این حالت رنگ محلول بنفش شد که پس از تنظیم pH آن با HCl یا NaOH ۰/۱ مولار در ۵/۶، رنگ آن به سبز تیره تبدیل شد (با اصلاحاتی در روش از مرجع ۲۴).

جمع‌آوری آبشویه ریشه‌ها

از آنجایی که ترکیبات کی‌لیت کننده همراه با سایر ترشحات ریشه‌ای به محیط ریزوسفر آزاد می‌شوند، لذا برای جمع‌آوری ترشحات ریشه‌ای، ابتدا گلدان‌ها با دو حجم منفذی (Pore volume) از آب مقطر (۲/۵ لیتر) طی سه مرحله شستشو داده شدند تا تمام محلول غذایی از گلدان‌ها خارج شود و آب مقطر در تماس با ریشه گیاهان قرار گیرد. بعد از سه ساعت مجدداً این بسترها با حجم ۵۰۰ میلی‌لیتر از آب مقطر شستشو داده شدند و محلول‌های خروجی در ظروف پلاستیکی یک بار مصرف اسید شویی شده جمع‌آوری گردیدند (با اصلاحاتی در روش از مرجع ۱۲).

اندازه‌گیری کمی ترکیبات کی‌لیت کننده

بدین منظور، ۵ میلی‌لیتر از محلول معرف CAS به داخل لوله‌های آزمایش ریخته و سپس یک میلی‌لیتر از آبشویه جمع‌آوری شده به آن افزوده شد و پس از گذشت یک ساعت میزان جذب در طول موج ۶۹۸ nm توسط دستگاه اسپکتروفتومتر قرائت گردید. از آنجایی که ترکیبات کی‌لیت کننده تولید شده توسط گیاه و میکروب مرکب بوده و ساختار شیمیایی و نسبت کمپلکس شدن (استوکیومتری) آنها با آهن نامشخص است، لذا غلظت ترکیبات کی‌لیت کننده با استفاده از نمودار استاندارد (تغییر رنگ محلول CAS در حضور غلظت‌های مختلف DTPA)، بر حسب معادل DTPA در نظر گرفته شد (با اصلاحاتی در روش از مرجع ۲۴).

روش تهیه استاندارد DTPA

پس از تهیه غلظت‌های صفر، ۲۵، ۵۰، ۷۵، ۱۰۰، ۱۲۵ و ۱۵۰ میکرومول بر لیتر کی‌لیت کننده DTPA، یک میلی‌لیتر از آنها به ۵ میلی‌لیتر از محلول معرف CAS اضافه گردید و پس از یک ساعت میزان جذب در طول موج ۶۹۸ nm توسط دستگاه اسپکتروفتومتر اندازه‌گیری شد. شایان ذکر است که ضریب تبیین (R^2) خط برازش یافته ۰/۹۹۱۳ بود.

رنگ‌آمیزی و تعیین درصد کلنیزاسیون ریشه‌ها

حدود یک گرم از ریشه‌های ظریف و ریز از هر گلدان انتخاب کرده و پس از شستشو با آب معمولی، به مدت یک ساعت در داخل لوله‌های حاوی KOH هشت درصد و در دمای ۹۰°C در حمام آب گرم (بن‌ماری) حرارت داده شدند. سپس محلول داخل لوله‌ها با احتیاط خالی شده و پس از شستشوی ریشه‌ها با آب مقطر به مدت ۵-۳ دقیقه در HCl یک درصد قرار گرفت. پس از تخلیهٔ اسید، روی ریشه‌ها محلول رنگی تریپان بلو (۵۰ میلی‌گرم پودرتریپان بلو در۱۰۰mL محلول لاکتوگلیسیرین) اضافه گردید و حدود نیم ساعت در حمام آب گرم دارای دمای ۹۰°C حرارت داده شد. سپس

جدول۱. تجزیه واریانس تولید ترکیبات کی‌لیت کننده به ازای واحد حجم ریشه گیاه گوجه‌فرنگی

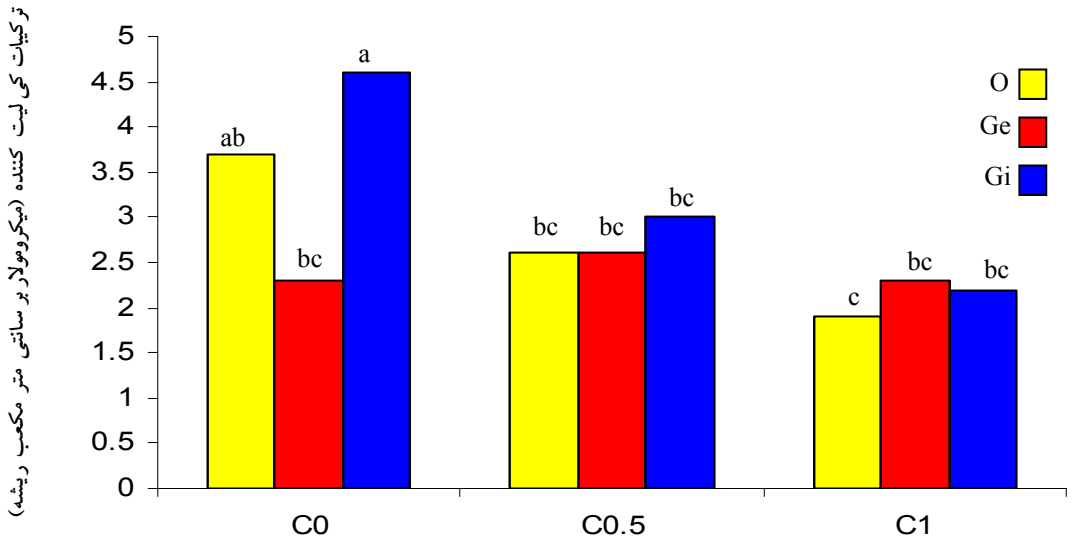
منابع تغییر	بلوک	قارچ	محلول غذایی	قارچ × محلول غذایی	خطا	ضریب تغییر ات (٪)
درجه آزادی	۲	۲	۲	۴	۱۶	–
میانگین مربعات ترکیبات کی‌لیت کننده به ازای واحد حجم ریشه	۰/۲۲۴*	۰/۱۲۳^{ns}	۰/۳۴۸**	۰/۰۹۹^{ns}	۰/۰۴۸	۱۳/۰۲

*،** و ns به ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ و ۱ درصد و غیر معنی‌دار

محلول رنگی تخلیه و محلول رنگ بر لاکتوگلیسیرین (LG: شامل آب، گلیسیرین و اسید لاکتیک به ترتیب با نسبت حجمی ۱۴:۱:۱) روی ریشه‌ها اضافه گردید. پس از گذشت یک ساعت، نمونه‌ها برای مشاهده میکروسکوپی آماده بودند (۱۰ و ۱۳). جهت تعیین درصد کلنیزاسیون ریشه‌ها از روش تلاقی خطوط شبکه (Gridline-intersect method) استفاده شد. بدین صورت که ریشه‌های رنگ آمیزی شده داخل پتری دیش‌های مشبک (ابعاد شبکه ۵×۵ mm) به صورت تصادفی پخش شدند. سپس در زیر لوپ (Binocular) با بزرگنمایی ۲۵، درصد نقاط تلاقی قطعاتی از ریشه که دارای اندام‌های میکوریزی بودند، تعیین گردید (۸).

نتایج و بحث

نتایج حاصل از این آزمایش نشان داد که در هیچیک از واحدهای آزمایشی تلقیح شده با قارچ‌های میکوریزی هم‌زیستی میکوریزی مشاهده نشد. اثر اصلی محلول غذایی بر تولید ترکیبات کی‌لیت‌کننده در سطح احتمال ۱٪ معنی‌دار بود. اما اثر اصلی قارچ و اثر متقابل قارچ و محلول غذایی بر تولید این ترکیبات معنی‌دار نبود (جدول ۱). مقایسه میانگین‌ها به روش آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال ۵٪ نشان می‌دهد که در تیمار شاهد (فاقد قارچ میکوریز)، استفاده از سطح فاقد عناصر ریزمغذی نسبت به سطح کامل محلول غذایی و در تیمار قارچی *گلوموس اینترارادیسز*، سطوح فاقد عناصر ریزمغذی و نصف عناصر ریزمغذی نسبت به سطح کامل محلول غذایی باعث افزایش تولید ترکیبات کی‌لیت‌کننده شده‌اند (شکل ۱). در تیمار قارچی *گلوموس اتونیکاتوم* استفاده از سطوح مختلف محلول‌های غذایی، اختلاف معنی‌داری از نظر تولید ترکیبات کی‌لیت کننده ایجاد نکرد (شکل ۱). تصور می‌شود عاملی که باعث افزایش تحریک ترشح ترکیبات کی‌لیت کننده می‌شود، غلظت عناصر فلزی در گیاهان باشد و احتمالاً تأمین این عناصر از منابع مختلف مانند استفاده از محلول غذایی راریسون دارای غلظت ۲۵٪ عناصر ریزمغذی در خزانه به مدت ۲۵ روز، ذخایر بذرهای کشت شده و ۶۰ گرم مایه تلقیح قارچی اضافه شده به هر واحد آزمایشی، باعث شده تا غلظت این عناصر در ترکیبات تیماری قارچ *گلوموس اتونیکاتوم* حتی در سطح فاقد عناصر ریزمغذی در حدی باشد که به ترشح ترکیبات کی‌لیت کننده بیشتر تحریک نشود. نتایج به دست آمده نشان داد که در هر یک از سطوح اعمال شده محلول غذایی، تیمارهای میکوریزی اختلاف معنی‌داری با تیمار شاهد ندارند. تیمار قارچی *گلوموس اینترارادیسز* نسبت به تیمار قارچی *گلوموس اتونیکاتوم* در سطح فاقد عناصر ریزمغذی، ترکیبات کی‌لیت کننده بیشتری تولید کرد. بروز هر گونه صفت در موجودات زنده ناشی از ابراز ژن یا ژن‌های مرتبط با همان صفت است و برای ابراز هر ژن نیز یکسری محرک‌ها نیاز است (۲). در آزمایش اخیر، علی‌رغم مشاهده نشدن هم‌زیستی میکوریزی، احتمالاً یکسری سیگنال‌های شیمیایی بین ریشه گیاه گوجه‌فرنگی و قارچ‌های میکوریز تبادل شده است و به دلیل این‌که امکان دارد نوع و مقدار سیگنال‌های صادر شده از سوی دو گونه قارچ میکوریز متفاوت باشند. پاسخ‌های ریشهٔ گیاه گوجه‌فرنگی (از نظر ترشح ترکیبات کی‌لیت کننده) نیز متفاوت خواهد بود.



شکل ۱. اثر برهم‌کنش قارچ و محلول غذایی بر میزان تولید ترکیبات کی‌لیت کننده به ازای واحد حجم ریشه گیاه گوجه‌فرنگی. در این شکل، C_1، $C_{0.5}$ و C_0 به ترتیب محلول‌های غذایی ساریسون با غلظت‌های کامل، نصف و صفر عناصر ریزمغذی و G_e، G_i و O به ترتیب تیمارهای قارچی *گلوموس اتونیکاتوم*، *گلوموس اینترارادیسز* و شاهد می‌باشد.

پیشنهادها

با توجه به عدم مشاهده هم‌زیستی میکوریزی در گیاه گوجه‌فرنگی، بهتر است این آزمایش بار دیگر با فراهم نمودن شرایط مناسب جهت برقراری رابطه هم‌زیستی قارچ‌های میکوریزی با گیاه، نظیر به‌کارگیری غلظت فسفر کمتر و شدت نور بیشتر تکرار شود. هم‌چنین بهتر است این آزمایش به‌طور جداگانه برای عناصر غذاییFe، Mn، Cu و Zn (تنها یکی از عناصر اشاره شده دارای غلظت‌های متغیر در محلول غذایی باشد) و در غلظت‌های مختلف اجرا شود تا پتانسیل دقیق هر چهار عنصر در میزان تحریک گیاهان میکوریزی به ترشح ترکیبات کی‌لیت کننده مشخص شود. با توجه به خصوصیت تغذیه نیتراتی محلول غذایی ساریسون که باعث افزایش pH ریزوسفر گیاه می‌شود، بهتر است این آزمایش با محلول‌های غذایی دیگر که دارای بافر هستند، تکرار شود. برای بررسی دقیق‌تر سازوکار تولید ترکیبات کی‌لیت کننده بهتر است اندازه‌گیری این ترکیبات در زمان‌های متفاوت و نزدیک به هم (در طول دوره رشد گیاه) و بر اساس واحد حجم ریشه (آزمایش تخریبی)، انجام شود و در هر مرحله غلظت عناصر فلزی سنجیده شود تا تأثیر تولید ترکیبات کی‌لیت کننده بر جذب این عناصر در زمان‌های مختلف مشخص گردد.

منابع مورد استفاده

۱. مستأجران، ا. و ف. ضوئی. ۱۳۸۵. هم‌زیستی میکوریز. انتشارات دانشگاه اصفهان، ۲۴۱ صفحه.

۲. یزدی صمدی، ب. و م. ولی‌زاده. ۱۳۸۳. ژنتیک از دیدگاه مولکولی (ترجمه). مؤسسهٔ انتشارات و چاپ دانشگاه تهران، ۴۴۷ صفحه.

3. Bakkaus, E. R. N. Collins, J. L. Morel and B. Gouget. 2006. Anion exchange liquid chromatography inductively coupled plasma- mass spectrometry of the Co^2, Cu^2, Fe^{3+} and Ni^{2+} complexes of mugineic and deoxymugineic acid. J. of Chromatography 1129: 208-215.
4. Barker, S. J., D. Tague and G. Drlp. 1998. Regulation of root and fungal morphogenesis in mycorrhizal symbiosis. Plant Physiol. 116: 1201-1207.
5. Bruggemann, W., K. Maas-Kantel and P. R. Moog. 1993. Iron uptake by leaf mesophyll cells: The role of the plasma membrane-bound ferric-chelate reductase. Planta 190: 151-155.

6. Buyer, J. S., M. G. Kratzke and L. J. Sikora. 1993. A method for detection of pseudobactin, the siderophore produced by a plant-growth-promoting pseudomonas strain, in the barley rhizosphere. Appl. Environ. Microbiol. 59: 677-681.
7. Caris, C., W. Hoerdt, H. J. Hawkins, V. Roemheld and E. George. 1998. Studies of iron transport by arbuscular mycorrhizal hyphae from soil to peanut and sorghum plants. Mycorrhiza 8: 35-39.
8. Giovannetti, M. and B. Mosse. 1980. An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in roots. New Phytologist 84: 489-500.
9. Goh, T. B., M. R. Banerjee, S. Tu and D. L. Burton. 1997. Vesicular arbuscular mycorrhizae-mediated uptake and translocation of P and Zn by wheat in a calcareous soil. Canadian J. of Soil Sci. 77: 339-346.
10. Grace, C. and D. P. Stribley. 1991. A safer procedure for routine staining of VAM fungi. Mycological Res. 95: 1160-1162.
11. Hamel, C. 1996. Prospects and problems pertaining to the management of arbuscular mycorrhizae in agriculture. Agric., Ecosys. and Environ. 60: 197-210.
12. Koo, B. J., A. C. Chang, A. L. Page and D. C. Adriano. 2001. Organic acids in root exudates and their effects on plant uptake of biosolids-born metals. Savanah River Ecology Lab., Univ. of Georgia, Aiken, Sc. 29802, Dept. of Environ. Sci., University of California, Riverside, CA.
13. Kormanik, P. P. and A. C. McGraw. 1982. Quantification of VA mycorrhizae in plant roots. PP. 37-45. *In*: N. C. Schenk (Ed.), Methods and Principles of Mycorrhizal Research, American Phytopathological Society, St. Paul, Minn.
14. Leyval, C. and C. P. P. Reid. 1991. Utilization of microbial siderophores by mycorrhizal and non-mycorrhizal pine roots. New Phytologist 119: 93-98.
15. Marschner, H. 1990. Mineral nutrition of higher plants. Academic Press Inc., New York, pp. 269-279.
16. Merryweather, J. W. and A. H. Fitter. 1991. Techniques in Arbuscular Mycorrhiza research. York Mycorrhiza Research Group, UK.
17. Mihashi, S., S. Mori and N. Nishizawa. 1991. Enhancement of ferric-mugineic acid uptake by iron deficient barley roots in the presence of excess free mugineic acid in the medium. Plant and Soil 130: 135-141.
18. Neu, M. P. 2000. Siderophore-mediated chemistry and microbial uptake of plutonium. Chemical Interactions of Actinides in the Environment 26: 416-417.
19. Powell, C. L. and D. J. Bagraraj. 1984. VA Mycorrhiza. CRC Press, Inc.
20. Quilambo, O. A. 2003. The vesicular arbuscular mycorrhizal symbiosis. African J. of Biotech., 2: 539-546.
21. Ric, D. V., C. H. J. Lubbrding and H. F. Bienfait. 1986. Rhizosphere acidification as a response to iron deficiency in bean Plants. Plant Physiol. 81: 842-846.
22. Romheld, V. 1991. The role of phytosiderophores in acquisition of iron and other micronutrients in graminaceous species: An ecological approach. Plant and Soil 130: 127-134.
23. Rosenfield, C. L., D. W. Reed and M. W. Kent. 1991. Dependency of iron reduction on development of unique root morphology in Ficus Benjamina L. Plant Physiol. 95: 1120-1124.
24. Schwyn, B. and I. B. Neilands. 1984. Universal chemical assay for the detection and determination of siderophores. Analytical Biochem. 160: 47-56.
25. Subramanian, K. S. and C. Charest. 1997. Nutritional, growth, and reproductive responses of maize (*Zea mays* L.) to arbuscular mycorrhizal inoculation during and after drought stress at tasselling. Mycorrhiza 7: 25-32.
26. Sylvia, D. M. 1994. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. PP. 351-378. *In:* R. W. Weaver et al. (Eds.), Methods of Soil Analysis, Part 2, Microbial and biochemical properties, Am. Soc. Agron., Madison, WI.