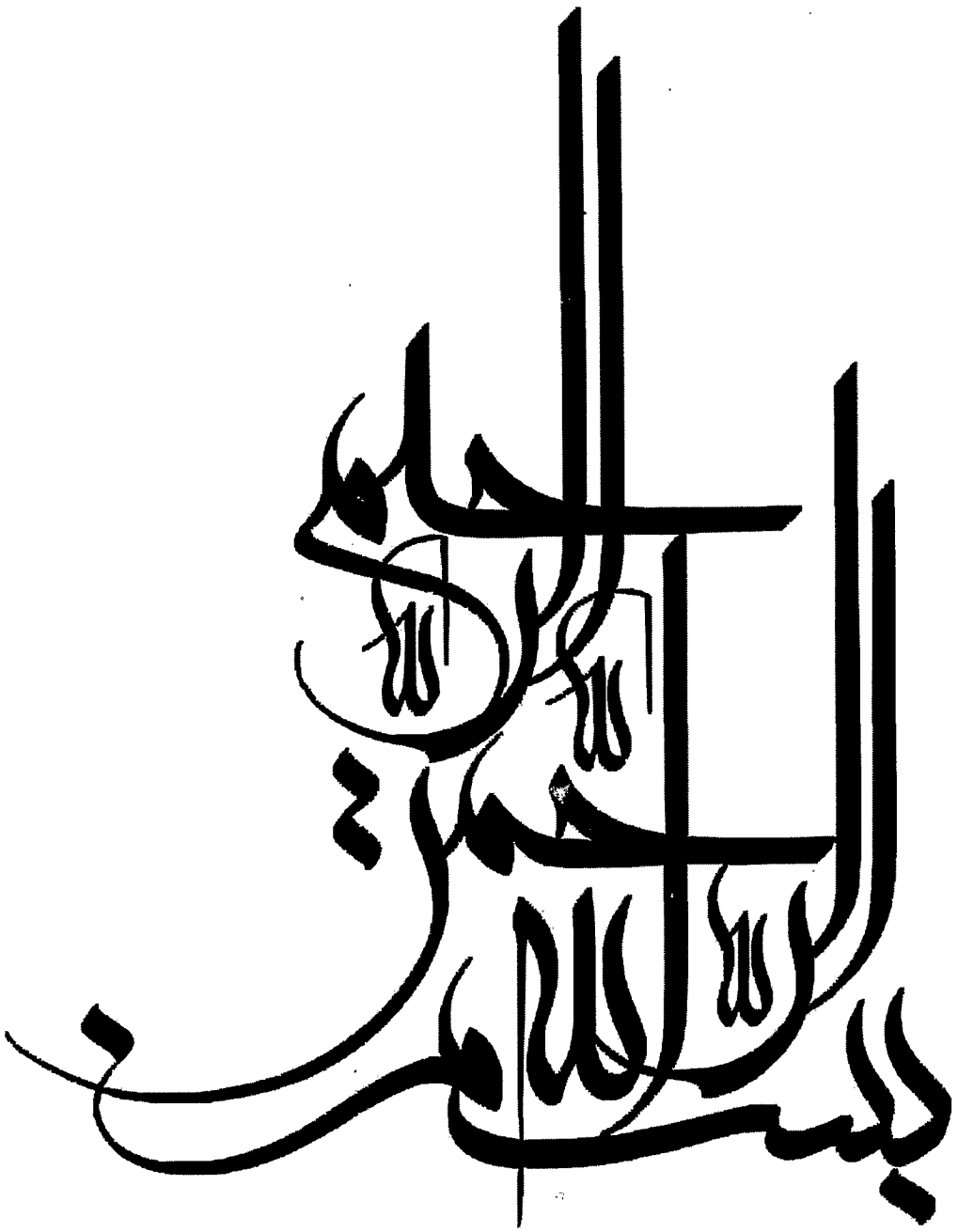


١٤٢٦٠١

دانشگاه شهید بهشتی
دانشکده علوم زیستی
گروه زیست شناسی گیاهی

پایان نامه دوره کارشناسی ارشد، علوم گیاهی (سیستماتیک- اکولوژی گیاهی)

بررسی تأثیر قارچ اندومیکوریزایی *Glomus etunicatum* بر رشد و برخی پارامترهای فیزیولوژیک گیاه ریحان *(Ocimum basilicum)*

نگارش:
مژگان سادات محتشمیان

استاد راهنما:
دکتر حسین ریاحی
دکتر مظفر شریفی

شهریور ۱۳۸۷

۱۳۸۹/۷/۲۴

۱۴۲۶۰۱

تاریخ .....
شماره .....
پیوست.....

دانشگاه شهید بهشتی

بسمه تعالی

تهران ۱۹۸۳۹۶۳۱۱۳ اوین
تلفن: ۲۹۹۰۱

« صورتجلسه دفاع پایان نامه دانشجویان دوره کارشناسی ارشد»

بازگشت به مجوز دفاع ۲۰۰/۲۴۲۶/ت/د مورخ ۸۷/۶/۰۲ جلسه هیأت داوران ارزیابی پایان نامه خانم مژگان سادات محتشمیان به شماره شناسنامه ۱۰۸۶۰ صادره از تهران متولد ۱۳۶۱ دانشجوی دوره کارشناسی ارشد ناپیوسته رشته زیست شناسی- علوم گیاهی - سیستماتیک اکولوژی

با عنوان :

بررسی تاثیر قارچ اندومیکوریزایی **Glomus etunicatum** بر رشد و برخی پارامترهای فیزیولوژیک گیاه ریحان (**Ocimum basilicum**)

به راهنمائی:

آقای دکتر حسین ریاحی

طبق دعوت قبلی در تاریخ ۱۳۸۷/۶/۹ تشکیل گردید و براساس رأی هیأت داوری و با عنایت به ماده ۲۰ آئین نامه کارشناسی ارشد مورخ ۷۵/۱۰/۲۵ پایان نامه مزبور با نمره ۱۹٫۸۰ و درجه عالی مورد تصویب قرار گرفت.

۱- استاد راهنما: آقای دکتر حسین ریاحی

۲- استاد راهنما: آقای دکتر مظفر شریفی

۱۳۸۹/۷/۲۴

۳- استاد داور : خانم دکتر فائزه قناتی

۴- استاد داورونماینده تحصیلات تکمیلی : آقای دکتر حسین شاکر بازارلو

تقدیم به

خانوادهٔ عزیز و مهربانم

و

همهٔ دوستانی
که از کمک و یاری ایشان بهره مند شدم.

سپاسگزاری

خدای بزرگ را سپاسگزارم که توانستم پایان نامهٔ حاضر را به انجام برسانم و از راهنمایی های علمی و اخلاقی استادان و دوستان گرامی بهره‌مند گردم.

از استادان راهنمای محترم این پایان نامه جناب آقای دکتر حسین ریاحی و جناب آقای دکتر مظفر شریفی و داوران گرامی جناب آقای دکتر حسین شاکر و سرکار خانم دکتر فائزه قناتی تشکّر و قدردانی می‌نمایم.

همچنین از همهٔ دوستان خوبم که در انجام این پایان نامه همراهی و همکاری نمودند، سپاسگزارم.

چکیده

بررسی تأثیر قارچ اندومیکوریزایی *Glomus etunicatum* بر رشد و برخی پارامترهای فیزیولوژیک گیاه ریحان *(Ocimum basilicum)*

گیاه ریحان (*Ocimum basilicum* L.) از دیرباز تا کنون به عنوان گیاهی دارویی در طب سنّتی، گیاهی خوراکی و منبع شناخته شده‌ای از چاشنی‌ها به کار برده می‌شود. این گیاه منبعی از ترکیبات معطّر و اسانس‌هایی با اجزای فعّال زیستی است که دارای خواص حشره‌کشی، ضد انگلی و ضد میکروبی می‌باشد. قارچ‌های میکوریزایی وزیکولار- آرباسکولار (VAM) می‌توانند با همزیستی با گیاهان معطر و دارویی بازده آن‌ها را بهبود بخشند. در این پژوهش، تأثیر تلقیح قارچ میکوریزایی *Glomus etunicatum* بر رشد و برخی پارامترهای فیزیولوژیک گیاه ریحان در شرایط گلخانه‌ای بررسی شده است. نتایج نشان داد که تلقیح قارچ VAM سبب افزایش معنی‌دار سطح برگ، وزن تر و خشک اندام هوایی و ریشه، کلروفیل a و b، فنول کل و آنتوسیانین در گیاهان تیمار شده با قارچ نسبت به گیاهان شاهد می‌شود. آنالیز اسانس ریحان به روش GC و GC-MS افزایش در محتوای Methyl chavicol، به عنوان جزء اصلی اسانس این گونهٔ گیاهی، در گیاهان میکوریزایی را نشان داد. بررسی خاصیت ضد میکروبی اسانس نمایانگر فعّالیت ضد باکتریایی و ضد قارچی آن در برابر سویه‌های آزمایش شده بوده و همزیستی میکوریزایی خاصیت ضد میکروبی اسانس گیاه را نسبت به برخی از این سویه‌ها افزایش داده است. بر اساس بررسی انجام شده، می‌توان به‌کارگیری قارچ میکوریزایی *Glomus etunicatum* را به عنوان ابزاری توانمند در بهبود رشد گیاه ریحان پیشنهاد کرد.

واژه‌های کلیدی: ریحان، گلوموس اتونیکاتوم، میکوریزای وزیکولار-آرباسکولار، فعّالیت ضد میکروبی اسانس

فهرست مطالب

صفحه

۱- مقدمه ۲
۱-۱ مقدمه ای بر میکوریزا ۳
۱-۱-۱ میکوریزای وزیکولار- آرباسکولار (VAM) ۳
۱-۱-۲ فواید همزیستی میکوریزایی ۵
۱-۱-۲-۱ VAM و باروری خاک ۵
۱-۱-۲-۲ تأثیر VAM بر تنش های شوری و خشکی ۷
۱-۱-۲-۳ قارچ های VAM، آلوده کننده ها، علف کش ها و آفت کش ها ۸
۱-۱-۲-۴ احیای مناطق تخریب شده به کمک قارچ های VAM ۹
۱-۱-۲-۵ مقاومت گیاه در برابر عوامل بیماریزای ریشه ۹
۱-۱-۲-۶ تنوع گیاهی و اجتماع ذرات خاک ۹
۱-۱-۳ مدیریت VAM و چشم اندازهای آن ۱۰
۱-۱-۴ قارچ شناسی گونهٔ *Glomus etunicatum* ۱۱
۱-۲ مقدمه ای بر گیاه ریحان ۱۲
۱-۲-۱ گیاه شناسی و پراکنش گونهٔ *Ocimum basilicum* ۱۲
۱-۲-۲ ترکیب شیمیایی و اسانس ریحان ۱۴
۱-۲-۳ فعّالیت زیستی ریحان ۱۶
۱-۲-۳-۱ کاربرد در طب سنّتی ۱۶
۱-۲-۳-۲ فعّالیت ضد میکروبی ۱۶
۱-۲-۳-۲-۱ فعّالیت ضد باکتریایی ۱۶
۱-۲-۳-۲-۲ فعّالیت ضد قارچی ۱۷
۱-۲-۳-۲-۳ فعّالیت حشره کشی ۱۷
۱-۲-۳-۳ سایر فعّالیت های زیستی گیاه ریحان ۱۸
۱-۲-۴ به کار گیری ریحان در صنایع غذایی و فرآورده های آرایشی- بهداشتی ۱۸
۱-۳ هدف پژوهش ۱۹
۲- مواد و روش ها ۲۱
۲-۱ آماده سازی مادهٔ تلقیح میکوریزایی ۲۱
۲-۱-۱ کشت تله گلدانی ۲۱
۲-۱-۲ بررسی میکروسکوپی ریشه های ذرت به منظور اثبات حضور میکوریزا و تعیین درصد همزیستی آن ۲۱

۲-۱-۳ استخراج هاگ قارچ اندومیکوریزایی از خاک و شمارش آن ۲۲
۲-۲ آماده سازی خاک و کاشت گیاه ریحان ۲۲
۲-۳ اندازه گیری درصد همزیستی ریشهٔ ریحان و قارچ ۲۳
۲-۴ اندازه گیری میزان رشد گیاه ریحان ۲۳
۲-۵ سنجش های فیزیولوژیک گیاه ریحان ۲۳
۲-۵-۱ سنجش کلروفیل ۲۳
۲-۵-۲ سنجش فنول کل ۲۳
۲-۵-۳ سنجش آنتوسیانین ۲٤
۲-۵-۴ استخراج اسانس و شناسایی ترکیب های تشکیل دهندهٔ آن ۲٤
۲-۵-۴-۱ استخراج اسانس ۲٤
۲-۵-۴-۲ آنالیز اسانس ۲۵
۲-۵-۴-۳ شناسایی ترکیبات موجود در اسانس ۲۵
۲-۵-۵ بررسی فعّالیت ضد میکروبی اسانس ریحان ۲٦
۲-۵-۵-۱ استریل کردن وسایل و محیط آزمایشگاه ۲٦
۲-۵-۵-۲ تهیهٔ محیط‌های کشت ۲٦
۲-۵-۵-۳ کشت میکروبی ۲٦
۲-۵-۵-۴ تعیین فعّالیت ضدمیکروبی اسانس‌ها ۲۷
۲-۵-۵-۵ تعیین حداقل غلظت بازدارندهٔ (MIC) اسانس‌ها ۲۷
۲-۶ بررسی آماری ۲۸
۳- نتایج ۳۰
۳-۱ نتایج کشت تله گلدانی و تلقیح گیاه ریحان با قارچ *Glomus etunicatum* ۳۰
۳-۱-۱ بررسی وضعیت میکوریزایی ریشهٔ ذرت و شمارش هاگ قارچ در خاک آن ۳۰
۳-۱-۲ بررسی ویژگیهای فیزیکی و شیمیایی خاک به کار رفته در کاشت ریحان ۳۰
۳-۱-۳ بررسی وضعیت همزیستی ریشهٔ ریحان های شاهد و تیمار ۳۱
۳-۲ بررسی اثر همزیستی اندومیکوریزایی بر پارامترهای مورفولوژیک و فیزیولوژیک گیاه ریحان ۳۲
۳-۳ بررسی اثر همزیستی اندومیکوریزایی بر اسانس گیاه ریحان وفعّالیت ضد میکروبی اسانس ۳۹
٤- بحث و پیشنهادها ٤۵
۴-۱ بحث ٤۵
۴-۲ پیشنهادها ۵۰
۵- منابع ۵۲

فهرست جداول

صفحه

جدول ۱-۱: اثر VAM بر جذب عناصر معدنی ٦
جدول ۱-۲: ترکیبات شیمیایی اسانس ریحان ١٤
جدول ۲-۱: مشخصات سویه های استاندارد آزمایش شده ٢٧
جدول ۳-۱: ویژگی های فیزیکی و شیمیایی نمونه های خاک شاهد و میکوریزایی به کار رفته در کاشت ریحان ٣٠
جدول۳-۲ درصد ترکیبات اسانس گیاه ریحان ٣٩
جدول۳-۳: فعّالیت ضد میکروبی اسانس ریحان سبز ٤٢
جدول۳-۴: فعّالیت ضد میکروبی اسانس ریحان بنفش ٤٣

فهرست اشکال

صفحه

شکل ۱-۱: نمایی از میکوریزای ایجاد شده در ریشهٔ گیاه توسّط گونه های جنس *Glomus* (http://mycorrhizas.info) ٤

شکل ۱-۲: تاکسونومی رایج قارچ های VAM به همراه نمونه هایی از هاگ های تولید شده در خاک (Dodd, 2000)..... ٥

شکل ۱-۳: اجتماع میکوریزایی، برهم کنش های میان قارچ، گیاه و خاک (Brundrett et al., 1996)..... ٦

شکل ۱-۴ نمایی از هاگ قارچ *Glomus etunicatum* و ساختار فراسلولی هاگ آن در معرّف PVLG..... ۱۱

شکل ۱-۵ نمایی از ساختارهای میکوریزایی ایجاد شده توسّط قارچ *Glomus etunicatum* در برش طولی ریشهٔ ذرت..... ۱۲

شکل ۱-۶: نمایی از گیاه ریحان، گونهٔ *Ocimum basilicum* ۱۳

شکل ۲-۱: نمایی از گلدان های ریحان کاشته شده در گلخانه..... ۲۲

شکل ۲-۲: نمایی از دستگاه کلونجر (Clevenger)..... ۲٤

شکل ۳-۱: برش طولی از ریشهٔ اندومیکوریزایی ریحان، وزیکول ها، بزرگنمایی X۶۶۰ ..... ۳۱

شکل ۳-۲: برش طولی از ریشهٔ اندومیکوریزایی ریحان، وزیکول ها و هیف های بین سلولی، بزرگنمایی X۱۳۲۰ ..... ۳۱

شکل ۳-۳: سطح برگ ریحان سبز (شاهد و میکوریزایی) و ریحان بنفش (شاهد و میکوریزایی) بر حسب cm^2 ..... ۳٤

شکل ۳-۴: ارتفاع (طول اندام هوایی) ریحان سبز (شاهد و میکوریزایی) و ریحان بنفش (شاهد و میکوریزایی) بر حسب cm ... ۳٤

شکل ۳-۵: وزن تر اندام هوایی ریحان سبز (شاهد و میکوریزایی) و ریحان بنفش (شاهد و میکوریزایی) بر حسب g ۳۵

شکل ۳-۶: وزن خشک اندام هوایی ریحان سبز (شاهد و میکوریزایی) و ریحان بنفش (شاهد و میکوریزایی) بر حسب g..... ۳۵

شکل ۳-۷: وزن تر ریشهٔ ریحان سبز (شاهد و میکوریزایی) و ریحان بنفش (شاهد و میکوریزایی) بر حسب g..... ۳٦

شکل ۳-۸: وزن خشک ریشهٔ ریحان سبز (شاهد و میکوریزایی) و ریحان بنفش (شاهد و میکوریزایی) بر حسب g ۳٦

شکل ۳-۹: کلروفیل a ریحان سبز (شاهد و میکوریزایی) و ریحان بنفش (شاهد و میکوریزایی) بر حسب mg/gFW..... ۳۷

شکل ۳-۱۰: کلروفیل b ریحان سبز (شاهد و میکوریزایی) و ریحان بنفش (شاهد و میکوریزایی) بر حسب mg/gFW..... ۳۷

شکل ۳-۱۱: فنول کل ریحان سبز (شاهد و میکوریزایی) و ریحان بنفش (شاهد و میکوریزایی) بر حسب mg/gFW..... ۳۸

شکل ۳-۱۲: آنتوسیانین ریحان سبز (شاهد و میکوریزایی) و ریحان بنفش (شاهد و میکوریزایی) بر حسب mM/gFW..... ۳۸

مقدمه

۱- مقدمه

میکوریزا همزیستی ریشهٔ گیاه با هیف قارچ میکوریزایی و رابطه‌ای کاملاً دوطرفه است که هر دو طرف از این همکاری سود می‌برند. این همزیستی می‌تواند سبب افزایش باروری خاک و جذب عناصر غذایی و آب از خاک، افزایش مقاومت گیاه به تنش‌های زیستی محیط، سازگاری گیاه به زمین‌های آلوده و احیای خاک‌های تخریبی، افزایش مقاومت گیاه در برابر عوامل بیماریزای ریشه و در نهایت ایجاد، نگهداری، پایداری و گسترش جوامع گیاهی شود. قارچ‌های همزیست برهم‌کنش‌های مساعد و سازگاری با گیاه میزبان دارند که نتیجهٔ آن پیشرفت رشد همراه با انباشتگی متابولیت‌های ثانویهٔ دارویی در گیاه میزبان می‌باشد. دیده شده است که این قارچ‌ها می‌توانند باگیاهان دارویی و معطّر همزیست شده و رشد و محصول‌دهی آن‌ها را بهبود بخشند.

گیاه ریحان علاوه بر آن که به طور سنّتی به عنوان گیاهی دارویی در درمان برخی از بیماری‌ها مانند سردرد، سرفه، اسهال، انگل‌ها و ناراحتی‌های کلیوی مورد استفاده قرار می‌گیرد، تاریخچه‌ای طولانی به عنوان گیاهی آشپزخانه‌ای دارد که برگ‌های آن به علّت طعم ویژه‌شان به بسیاری از غذاها افزوده می‌شوند. این گیاه هم‌چنین به خاطر دارا بودن ترکیبات معطّر و اسانس‌هایی با ترکیبات فعّال از نظر زیستی در دفع حشرات، فعّالیت ضد نماتودی و ضد باکتریایی مورد توجّه است. اسانس ریحان به طور گسترده به عنوان چاشنی در شیرینی‌پزی، در ادویهٔ گوشت و سوسیس، سس سالاد، نوشیدنی‌های غیر الکلی و بستنی‌ها به کار برده می‌شود. همچنین کاربرد گسترده‌ای در عطرسازی و نیز تهیهٔ فرآورده‌های دهان و دندان دارد.

از آن جا که گیاه ریحان در کشور ما از سبزیجات پر مصرف در جیرهٔ غذایی مردم می‌باشد و همچنین به عنوان گیاهی دارویی در طب سنّتی ایران توجّه زیادی به آن شده، مطالعهٔ آن از نظر علمی و اقتصادی می‌تواند سودمند باشد. در این پژوهش با هدف مطالعهٔ اثر قارچ‌های میکوریزایی به عنوان کود زیستی بر گیاهان دارویی، تأثیر قارچ اندومیکوریزایی *Glomus etunicatum* بر رشد و برخی پارامترهای فیزیولوژیک گیاه دارویی (*Ocimum basilicum*) ریحان مورد بررسی و تحقیق قرار گرفته است.

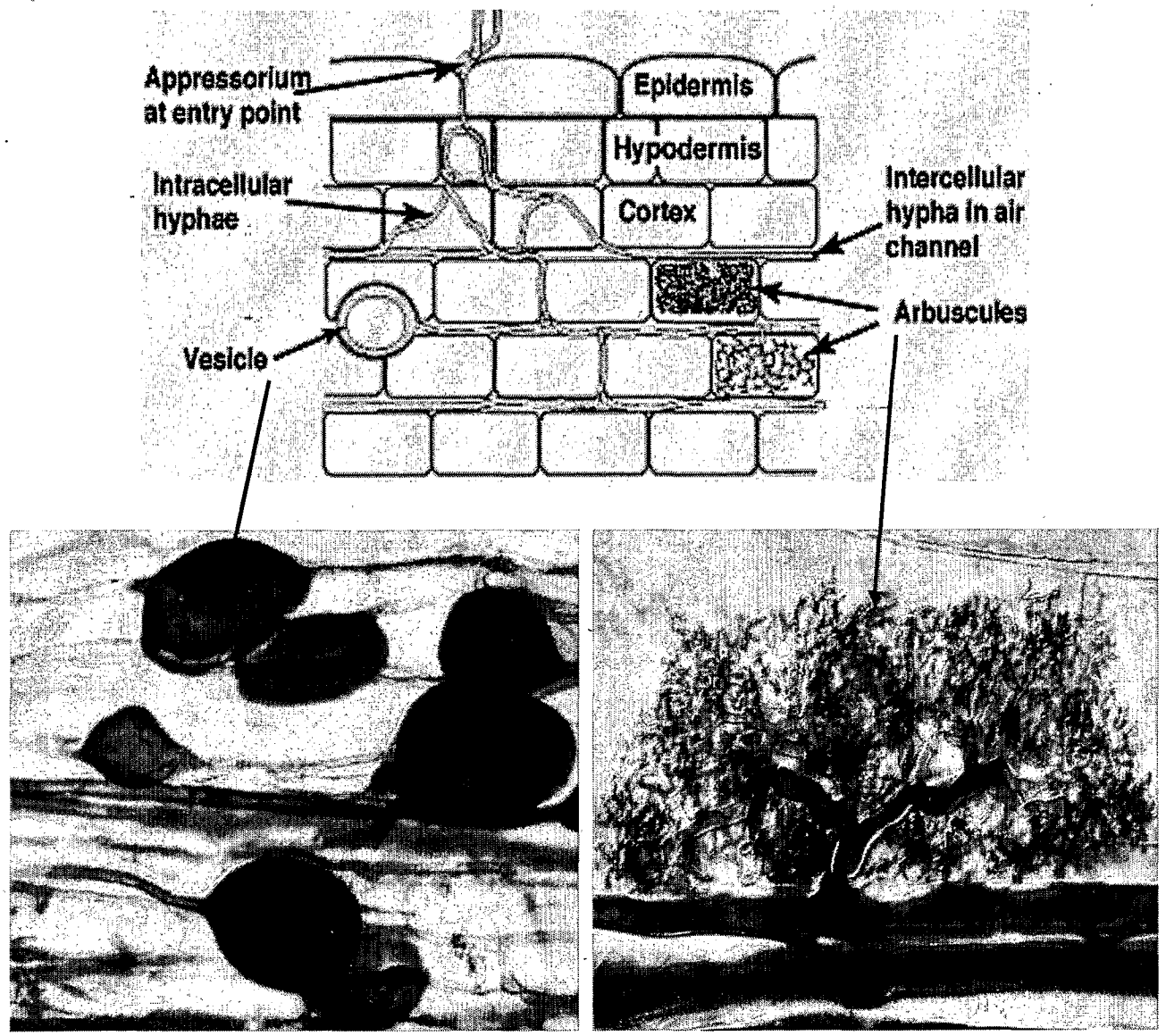
۱-۱ مقدمه ای بر میکوریزا

میکوریزا رابطه‌ای متقابل از نوع همزیستی میان قارچ موجود در خاک با ریشهٔ گیاه است (Sieverding, 1991). این واژه نخستین بار توسّط Frank گیاه شناس آلمانی در سال ۱۸۸۵ از ترکیب دو کلمهٔ یونانی Myco (قارچ) و Rhiza (ریشه) مطرح شد (Allen, 1991). ۹۵٪ گونه‌های حاضر در جهان از گیاهان آوندی متعلّق به تیره‌هایی هستند که میکوریزایی بودن اعضای آن‌ها آشکار شده است (Quilambo, 2000). امروزه میکوریزاها در دو گروه طبقه‌بندی می‌شوند: اکتومیکوریزا و اندومیکوریزا. اکتومیکوریزاها با رشد قارچی بیرون سلولی در پوست ریشه شناخته می‌شوند. گرچه برخی از درختان گرمسیری مانند گیاه اوکالیپتوس اجتماعات اکتومیکوریزایی تشکیل می‌دهند، اکتومیکوریزاها در درختان جنگلی معتدله و شمالی بسیار متداول هستند. بیش از ۵۰۰۰ گونهٔ گیاهی عمدتاً با قارچ‌های ردهٔ Basidiomycetes دارای این نوع از همزیستی هستند (Sieverding, 1991). اندومیکوریزاها با رشد قارچی درون و بین سلولی در پوست ریشه و تشکیل ساختارهای قارچی ویژه از نوع وزیکول و آرباسکول شناخته می‌شوند که علّت نامیده‌شدن این گروه به میکوریزاهای وزیکولار- آرباسکولار وجود همین ساختارها می‌باشد. این رابطه، گسترده‌ترین رابطهٔ همزیستی شناخته شده در گیاهان است. در حدود ۸۰٪ از تمامی گونه‌های خشکی‌زی، این نوع از همزیستی را تشکیل می‌دهند (Smith & Read, 1997). قارچ‌های میکوریزایی به کمک هیف‌های خود آب و مواد غذایی مورد نیاز گیاه را از خاک جذب کرده و در اختیار گیاه قرار می‌دهند و از این راه سبب بهبود رشد گیاهان میزبان می‌شوند و در عوض کربوهیدرات‌های مورد نیاز خود را از گیاه برداشت می‌کنند (Abbot & Robson, 1977).

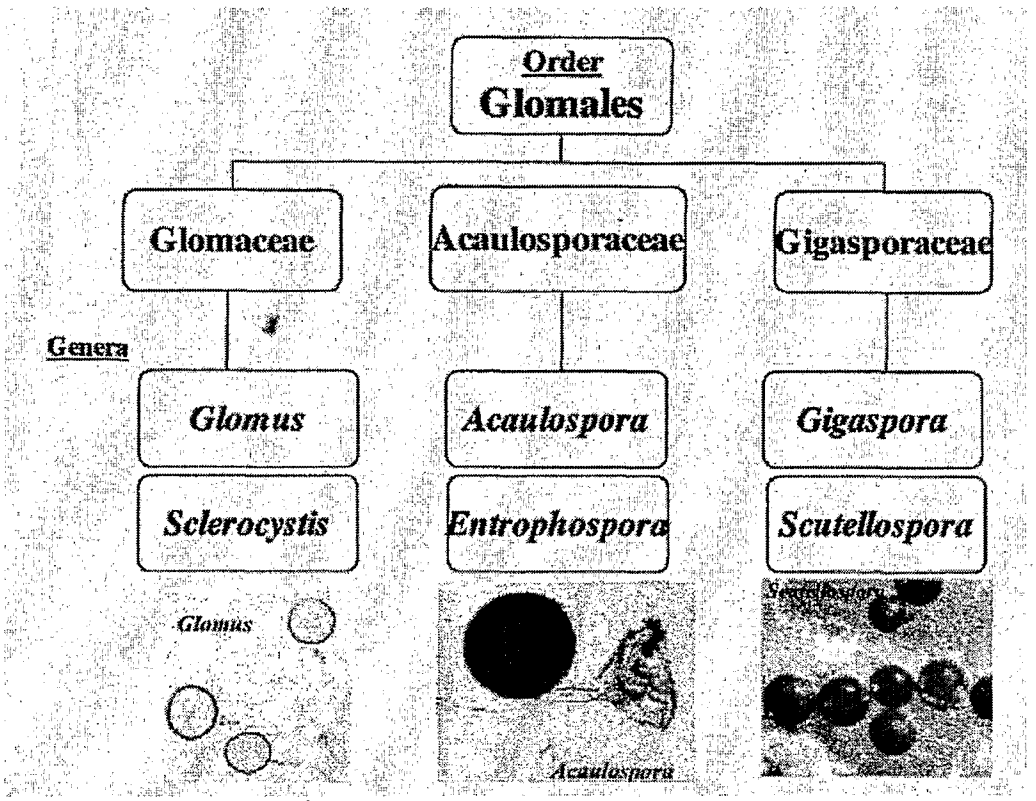
۱-۱-۱ میکوریزای وزیکولار- آرباسکولار (VAM)

میکوریزای وزیکولار- آرباسکولار متداول‌ترین نوع همزیستی میکوریزایی است که تقریباً در تمامی جوامع گیاهی، طبیعی و کاشته شده، یافت می‌شود. اندام‌های اصلی قارچ‌های این گروه شامل هیف (بیرون ریشه‌ای و درون ریشه‌ای)، وزیکول، آرباسکول، سلول‌های همراه و هاگ می‌باشد. وزیکول‌ها اندام‌هایی بیضی شکل یا تخم مرغی شکل با دیوارهٔ نازک و غنی از ترکیبات لیپیدی هستند که از متورّم شدن سلول‌های میانی یا انتهایی هیف‌های درون ریشه‌ای تشکیل می‌شوند (Bonfante, 1984). آرباسکول‌ها مجموعه‌ای از انشعابات هیفی شبیه به درختچه در داخل سلول هستند که در داخلی‌ترین لایهٔ پارانشیم پوست ریشه از نفوذ هیف‌های بین سلولی به داخل سلول‌های پوست ایجاد می‌شوند (Conway & Bagyaraj, 1984) (شکل ۱-۱). قارچ‌های VAM متعلّق به راستهٔ تاکسونومیکی Glomales از ردهٔ Zygomycetes هستند (Morton & Benny, 1990) که این راسته در بردارندهٔ ٦ جنس می‌باشد (شکل ۱-۲). قدمت این قارچ‌ها بسیار زیاد است، تا آن جا که توانسته‌اند آن‌ها را در فسیل‌های دورهٔ دونین زمین‌شناسی (٤٦٠-٤٠٠ میلیون سال قبل) شناسایی کنند (Werner, 1992). این قارچ‌ها در دامنهٔ گسترده‌ای از زیستگاه‌ها و به طور معمول همزیست با ریشهٔ نهاندانگان، بازدانگان و سرخس‌ها یافت می‌شوند. همچنین مشاهده شده است که این قارچ‌ها با گامتوفیت‌های برخی خزه‌ها که بدون ریشهٔ حقیقی‌اند نیز همزیست می‌شوند (Mosse et al., 1981; Pocock & Duckett, 1985). گزارش‌هایی نیز مبنی بر همزیستی این قارچ‌ها با گیاهان آبزی وجود دارد (Beck-Nielsen & Madsen, 2001). با این وجود نشان داده شده است که گیاهان برخی تیره‌های گیاهی بدون همزیستی

میکوریزایی هستند مانند گیاهان تیرهٔ Proteaceae (Nicholson, 1967; Brundrett et al., 1996)، Cruciferae و Zygophyllaceae (Varma, 1998)، Dipterocaceae، Betulaceae، Myrtaceae و Fagaceae (Nicholson, 1967)، Cactaceae، Chenopodiaceae، Amarantaceae، Cyperaceae و Juncaceae (Neeraj et al., 1991).



شکل ۱-۱: نمایی از میکوریزای ایجاد شده در ریشهٔ گیاه توسّط گونه های جنس *Glomus* (http://mycorrhizas.info)

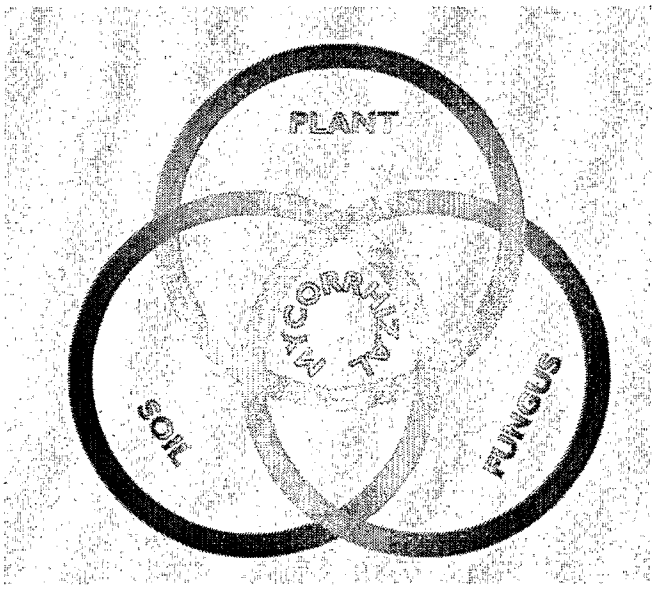


شکل ۱-۲: تاکسونومی رایج قارچ های VAM به همراه نمونه هایی از هاگ های تولید شده در خاک (Dodd, 2000)

۱-۱-۲ فواید همزیستی میکوریزایی

۱-۱-۲-۱ VAM و باروری خاک

همزیستی میکوریزایی دربردارندهٔ سه بخش اصلی خاک، قارچ و گیاه است (شکل ۱-۳). بخش قارچی شامل ساختار قارچی درون سلول ریشه و هیف بیرون ریشه‌ای در خاک می‌باشد که هیف می‌تواند در برخی شرایط کاملاً گسترش یابد امّا هیچ‌گونه ساختار رویشی‌ای تشکیل نمی‌دهد (Smith & Read, 1997). عملکرد اولیهٔ بخش قارچی جذب منابعی از راه خاک می‌باشد. کارآیی بالاتر ریشه‌های میکوریزایی در مقایسه با ریشه‌های غیر میکوریزایی به سبب جذب فعّال و انتقال مواد معدنی توسّط قارچ‌های همزیست می‌باشد. این قارچ‌ها به عنوان عامل بهبود دهندهٔ جذب تعدادی از عناصر معدنی در مطالعات مختلف گزارش شده‌اند (جدول ۱-۱).



شکل ۱-۳: اجتماع میکوریزایی، برهم کنش های میان قارچ، گیاه و خاک **(Brundrett et al., 1996)**

جدول ۱-۱: اثر VAM بر جذب عناصر معدنی

عنصر معدنی	منابع
فسفر	Harley and Smith (1983), Al-Karaki and Al-Raddad (1997), Chandreshekara et al. (1995)
نیتروژن	Harley and Smith (1983), Al-Karaki and Al-Radad (1997), Chandreshekara et al. (1995)
پتاسیم	Liu et al. (2002)
منیزیم	Liu et al. (2002)
مس	Gildon and Tinker (1983), Li et al. (1991)
روی	Faber et al. (1990), Gildon and Tinker (1983), Chen et al. (2003), Jamal et al. (2002)
کلسیم	Liu et al. (2002)
آهن	Caris et al. (1998)
کادمیم	Guo et al. (1996) Gonzalez et al. (2002)
نیکل	Jamal et al. (2002), Guo et al. (1996)
اورانیوم	Rufyikiri et al. (2002)

تلقیح قارچ *Glomus mosseae* به گیاه *Medicago sativa* نه تنها بر رشد گیاه و جذب عناصر معدنی توسّط آن تأثیرگذار است بلکه سبب افزایش فعّالیت *Rhizobium meliloti* هنگامی که به عنوان یک عامل تلقیح به کار برده می‌شود نیز می‌گردد (Azcón-G de Aguilar et al., 1979).

نشان داده شده است که قارچ‌های VAM سبب بهبود محصول در خاک‌هایی با حاصل‌خیزی پایین می‌شوند (Jeffries, 1987) و در افزایش جذب یون‌هایی با سرعت انتشار کم مانند PO_4^{3-} (Jacobsen et al., 1992)، عناصر معدنی غیر متحرّک مانند P، Zn و Cu (Lambert et al., 1979; George et al., 1994; George et al., 1996; Ortas et al., 1996; Liu et al., 2002) و دیگر عناصر معدنی مانند Cd (Guo et al., 1996) دارای اهمّیت و جایگاه ویژه‌ای می‌باشند. در شرایط خشکی جذب یون‌های معدنی بسیار متحرّک مانند NO_3^- نیز می‌تواند در جوامع میکوریزایی افزایش یابد (Azcón et al., 1996; Subramanian & Charest, 1999).

اهمّیت زیستی قارچ‌های VAM در گیاهان دارای لگوم، به هنگام نیاز بالا به فسفر در گرهک‌زایی و فرآیند تثبیت ازت (که نیازمند جذب بالای فسفر می‌باشد)، آشکار می‌شود (Barea & Azcón-Aguilar, 1983). شواهد بیانگر آن است که در مناطق گرمسیری بهبود تغذیهٔ گیاه با عنصر فسفر، موجب افزایش وجود خاک‌های تثبیت کنندهٔ فسفر و حاصل‌خیز شده است (Dodd, 2000). قارچ‌های میکوریزایی هم‌چنین می‌توانند سبب بهبود جذب نیتروژن از کودهای معدنی دارای آمونیوم (NH_4^+) و انتقال آن به گیاه میزبان شوند (Ames et al., 1983; Johanssen et al., 1993). به علاوه این انتقال و جذب می‌تواند تولید بیوماس را در خاک‌های دارای پتاسیم، کلسیم و منیزیم پایین افزایش دهد (Liu et al., 2002).

۱-۱-۲-۲ تأثیر VAM بر تنش های شوری و خشکی

تنش خشکی یکی از محدودیت‌های عمدهٔ کشاورزی در مناطق گرمسیری نیمه‌خشک می‌باشد که بر عملکرد گرهک‌ها تأثیر منفی قابل ملاحظه‌ای دارد (Sprent, 1971). خشکی از فرآیند فتوسنتز جلوگیری کرده و ساز و کار حساس کنترل اکسیژن در گرهک‌ها که امری اساسی در تثبیت نیتروژن فعّال است را بر هم می‌زند (Goicoechea et al., 1995).

همزیستی قارچ‌های VAM می‌تواند گیاهان میزبان را در برابر اثرات زیان‌آور تنش خشکی حفظ نماید (Sanchez-Diaz & Honrubia, 1994; Ruiz-Lozano et al., 1999). در هندوانه *Citrullus lunathus* نشان داده شده است که همزیستی میکوریزایی علاوه بر بهبود بازده گیاهی و کارآیی آب مورد استفاده منجر به کیفیت محصول می‌شود (Kaya et al., 2003).

چندین ساز و کار برای بیان نقش حفاظتی همزیستی قارچ‌های میکوریزایی پیشنهاد شده‌اند مانند تغییرات در هورمون‌های گیاهی (Allen et al. 1982; Barea & Azcón-Aguilar, 1982; Danneberg et al.,1992; Goicoechea et al., 1995)، افزایش مبادلات گازی برگ و میزان فتوسنتز (Ruiz-Lozano et al., 1996a)، جذب آب از راه هیف‌ها به صورت مستقیم از خاک و انتقال آن به گیاه میزبان (Hardie, 1985; Faber et al., 1991; Ruiz-Lozano & Azcón, 1996)، افزایش فعّالیت آنزیم‌های درگیر در دفاع آنتی‌اکسیدانی (Ruiz-Lozano et al., 1996b; Ghorbanli et al., 2004)، اسیمیلاسیون نیترات (Ruiz-Lozano & Azcón, 1996)، افزایش جذب آب از

راه بهبود هدایت هیدرولیکی و افزایش هدایت برگی و فعّالیت فتوسنتزی (Koide, 1985; Dell-Amico et al., 2002)، تنظیم اسمزی (Augé et al.,1986) و تغییرات در قابلیت ارتجاعی دیوارهٔ سلولی (Augé et al., 1987; Sanchez-Diaz & Honrubia, 1994).

نقش همزیستی میکوریزایی در بهبود مقاومت گیاه به خشکی اغلب از راه دوری کردن از خشکی ایفا می‌شود که عمدتاً به صورت بهبود کسب فسفر، نیتروژن و سایر عناصر معدنی مفید در رشد توسّط گیاه همزیست با قارچ می‌باشد (Augé et al., 2001).

بر اساس گزارش Fitter (1988) تأثیر قارچ‌های VAM بر جذب آب و انتقال آن می‌تواند پیامد ثانویه‌ای از افزایش فسفر گیاه میزبان باشد، گرچه این تأثیر پایدار نیست (Davies et al., 2002).

قارچ‌های VAM همچنین می‌توانند اثر تنش‌های محیطی مانند شوری را کاهش دهند (Ruiz-Lozano et al., 1996a). Pande و Tarafadar (2002) نشان دادند که همزیستی میکوریزایی در گیاه *Azadirachta indica* سبب افزایش گیاه به تنش شوری می‌شود.

۱-۱-۲-۳ قارچ های VAM، آلوده کننده ها، علف کش ها و آفت کش ها

مقاومت گونه‌های VAM به فلزات سنگین بیانگر سازگاری سریع این قارچ‌ها با خاک‌های آلوده می‌باشد. Joner و Leyval (1997) دریافتند که قارچ میکوریزایی *Glomus mosseae* همزیست با گیاه مقاوم به کادمیم مسوول جذب، انتقال و ساکن نگه‌داشتن کادمیم می‌باشد. در آزمایشی مشابه با سه گونه قارچ از جنس *Glomus* مشاهده شد که عنصر مس (Cu) توسّط هیف‌های بیرون ریشه‌ای قارچ جذب و انباشته می‌شود (Gonzalez-Chavez et al., 2002). منابع دیگری نیز مقاومت قارچ‌های میکوریزایی وزیکولار- آرباسکولار را به آلومینیم نشان می‌دهند. آلومینیم خاک معمولاً سبب کاهش آشکار در غلظت کلسیم و منیزیم بافت می‌شود (Cumming & Ning, 2003).

به نظر می‌رسد که *Glomus caledonium* یک قارچ میکوریزایی مناسب برای پالایش زیستی فلزات سنگین در خاک‌های آلوده باشد (Liao et al., 2003). Rufyikiri و همکاران (2002) نشان دادند که قارچ VAM می‌تواند اورانیوم را جذب و به سمت ریشه منتقل کند. در سطوح مختلف روی (Zn) همزیستی میکوریزایی جذب عنصر روی و انباشتگی آن را در ریشه افزایش می‌دهد. این مسأله ممکن است پاسخی به کاهش سمّیت روی در غلظت‌های بالای آن باشد (Chen et al., 2003). مشاهده شده است که میکوریزا سمّیت عناصر کم مصرف (عناصری که نیاز فیزیولوژیکی گیاه به آن‌ها کم است) را در خاک‌های آلوده‌ای که در آن‌ها سویا و عدس کاشته شده کاهش می‌دهد (Jamal et al., 2002).

گرچه در آزمون های مزرعه‌ای با به کارگیری قارچ‌کش Benomyl در طی آبیاری خاک میزان همزیستی میکوریزایی کاهش نشان داد (O'Connor et al., 2002)، در *Cynara cardunculus* با به کارگیری آفت‌کش در گلخانه‌های صنعتی میکوریزا زنده ماند و میزان محصول گیاه افزایش یافت (Marin et al., 2002).

۱-۱-۲-۴ احیای مناطق تخریب شده به کمک قارچ های VAM

خاک‌های نواحی تخریب شده دسترسی بسیار پایینی به مواد مغذی داشته و از نظر باکتری‌های تثبیت کنندهٔ نیتروژن و قارچ‌های میکوریزایی که معمولاً در ریزوسفر ریشه حضور دارند نیز دچار کمبود می‌باشند (Cooke & Lefor, 1990). احیای زمین در نواحی نیمه‌خشک با گرفتاری‌های متعدّدی در رابطه با تخریب خاک و کمبود آب مواجه است (Whisenant, 1999; Vallejo et al., 2002a,b). از آن‌جا که میکوریزا می‌تواند توانایی گیاه برای سازگاری با تنش آب که همراه با خشکی و کاهش عناصر معدنی است را افزایش دهد (Schreiner et al., 1997)، تلقیح میکوریزایی با قارچ مناسب به عنوان یک ابزار نویدبخش برای بهبود پیشرفت احیای نواحی تخریبی نیمه‌خشک پیشنهاد شده است (Pigott, 1982).

به کارگیری گیاهان آلوده به VAM می‌تواند مقدار کود مورد نیاز برای استقرار پوشش گیاهی را کاهش و نیز سرعت استقرار آن را با برانگیختن گسترش میکروارگانیزم‌های سودمند در ریزوسفر افزایش دهد (Pennington, 1986). گزارش شده است که غنی‌سازی خاک ضایعات معدن سنگ آهک با قارچ *Glomus mosseae* آشکارا رشد گیاه و تولید بیوماس را در آن خاک افزایش می‌دهد (Rao & Tak, 2002).

۱-۱-۲-۵ مقاومت گیاه در برابر عوامل بیماریزای ریشه

هر چند گزارش‌های Larsen و Bodker (2001) و Ryan و همکاران (2002) بیانگر عدم محافظت ریشهٔ گیاه در برابر آسیب ناشی از عوامل بیماریزای (پاتوژن) ریشه توسّط قارچ‌های VAM است، پدیدهٔ مقاومت ریشهٔ گیاهان در برابر عوامل بیماریزا به واسطهٔ حضور قارچ‌های VAM در مطالعات متعدّدی بیان شده است. در بررسی اثر عوامل بیماریزای آلوده کنندهٔ ریشه مانند *Phytophthora parasitica*، *Fusarium* sp. و کرم‌های مهاجم به ریشه (Dodd., 2000) بر گونه‌های کشاورزی و باغبانی مانند گوجه‌فرنگی (*Lycopersicon esculentum* Mill.)، یونجه (*Medicago sativa* L.)، (Dehne & Schonebeck, 1979) و گندمیان (Newsham et al., 1995)، قارچ‌های VAM به عنوان محافظ گیاهان در برابر عوامل بیماریزای ریشه گزارش شده‌اند. نشان داده شده است که قارچ *Glomus mosseae* سبب القای مقاومت گیاه نسبت به *Phytophthora parasitica* شده و نیز در کاهش اثر حاصل از این عامل بیماریزا مؤثر می‌باشد (Pozo et al., 2002).

۱-۱-۲-۶ تنوع گیاهی و اجتماع ذرات خاک

شواهد بیانگر آن است که تنوع قارچ‌های VAM، ساختار جامعهٔ گیاهی را از طریق پاسخ هر فرد گونهٔ گیاهی به این تنوع تعیین می‌کند (Van der Heijden et al., 1998). تنوع قارچ‌های VAM عامل عمدهٔ نگهداری تنوع زیستی گیاهی و پایداری کارکرد اکوسیستم است. مطالعات متعدّدی نشان می‌دهند که قارچ‌های VAM ساختار جامعهٔ گیاهی را با اثر گذاشتن بر فراوانی نسبی و تنوع گونهٔ گیاهی بهبود می‌بخشند (Grime et al., 1987; Gang et al., 1990; Sanders & Koide, 1994). انتقال درون گیاهی اسیمیلات‌ها از گونه‌های تاج پوشش غالب از راه یک شبکهٔ میکوریزایی مشترک به گونه‌های گیاهی وابسته به عنوان ساز و کاری

پیشنهاد شده است که VAM به وسیلهٔ آن بر تنوع فلوریستیکی جوامع گیاهی اثر می‌گذارد (Grime et al., 1987). ساز و کار دیگری که توسّط آن قارچ‌های VAM می‌توانند بر ساختار جوامع گیاهی اثر بگذارند پاسخ رشدی متفاوت گونه‌های گیاهی به همزیستی با قارچ‌های VAM است که وابستگی میکوریزایی نامیده می‌شود (Gederman, 1975; Plenchete et al., 1983; Habate & Manjunath, 1991).

تنوع و ترکیب گونه‌های قارچی جوامع VAM پتانسیل تعیین جمعیت و ساختار جامعهٔ گیاهی را دارد. این حقیقت که گونه‌های گیاهی در درجهٔ پاسخ به گونه‌های قارچ‌های VAM متنوعند دلالت مهمی بر رشد فردی هر گونهٔ گیاهی دارد. این به نوبهٔ خود، بر توانایی گیاه برای با هم زیستن با دیگر گونه‌های گیاهی در یک جامعه اثر می‌گذارد(Van der Heijden et al., 1998). به بیان دیگر، گیاهان میکوریزایی استقرار یافته می‌توانند به عنوان منابع مهمی از مایهٔ تلقیح برای همنوعان از ابتدا غیر میکوریزایی که توانایی اثر گذاشتن بر تجدید حیات را دارند به کار رفته و به پراکندگی‌های جور به جور گونه‌ها درون جامعه کمک کنند (Koide & Dickie, 2002).

۱-۱-۳ مدیریت VAM و چشم اندازهای آن

نواحی عمده‌ای که از افزودن قارچ‌های تلقیح شوندهٔ VAM به سیستم رشد گیاهی سودمند می‌شوند نواحی‌ای هستند که به طور ذاتی و طبیعی دچار کمبود این قارچ‌ها می باشند، این نواحی شامل خاک‌های استریل و مناطق تخریب شده هستند (Dodd, 2000). به طور گسترده‌ای پذیرفته شده است که گیاهان با سیستم ریشه‌ای بسیار منشعب (Gramineae) از انواعی با ریشه‌های به هم فشرده (مانند پیاز) وابستگی کمتری به قارچ‌ها برای رشد معمول خود دارند، بنابراین انشعابات ریشه می‌تواند در تعیین وابستگی گیاه به همزیستی با قارچ مؤثر باشد.

بقای قارچ‌های VAM در خاک می‌تواند تحت تأثیر بود یا نبود محصول و رشد محصول باشد. در این زمینه به تفاوت‌های مربوط به توالی محصول نیز اشاره شده است (Troeh & Loynachan, 2003). پس از کشت سویا آیش کردن زمین نسبت به کاشت ذرت به دنبال آن (جدای از ارقام سویا و ذرت به کار رفته) اسپورهای کمتری را نتیجه می‌دهد (Muthukumar & Udaiyan, 2002). تلقیح گیاه با قارچ VAM و افزودن کود گیاهی برای گیاهان سودمند است. این مسأله به عنوان نتیجه‌ای از افزایش جذب فسفر قارچ میکوریزایی از راه هیف‌های بیرون ریشه‌ای تعبیر می‌شود. چنین جذبی کارآیی عنصر معدنی مورد استفاده را افزایش می‌دهد (Linderman & Davis, 2002).

در برنامهٔ تجدید پوشش گونه‌های بوته‌ای و درختچه‌ای در نواحی نیمه‌خشک مدیترانه، افزودن زباله‌های شهری کود شده و تلقیح میکوریزایی ابزارهای مؤثری برای رسیدن به این هدف بوده‌اند (Caravaca et al., 2003a). استفاده از میکوریزای بومی و طبیعی به عنوان یک منبع بالقوّه ازمایهٔ تلقیح قارچ‌های VAM تدبیری ممتاز قلمداد می‌شود که تجدید استقرار موفّق گونه‌های بوته‌ای و درختچه‌ای طبیعی را در خاک‌های تخریبی نیمه‌خشک به دنبال دارد (Caravaca et al., 2003b). طبق نظر Bell و