دانشکده علوم

گروه زیست شناسی

پایان نامه جهت اخذ درجه کارشناسی ارشد در گرایش فیزیولوژی گیاهی

بررسی برخی شاخصهای مورفولوژیک، فیزیولوژیک و بیوشیمیایی ناشی از تاثیرات متقابل پرتو UV-B و برخی گونه های قارچ میکوریز در گیاه گوجه فرنگی (*Lycopersicum esculentum* Mill.)

پژوهشگر:

الهام کمرکی

استاد راهنما:

دکتر جلیل خارا

بهمن ماه ۱۳۹۰

حق چاپ و انتشار برای دانشگاه ارومیه محفوظ می باشد.

بسم الله الرحمن الرحيم

فهرست

عنوان صفحه

چکیده ۱

فصل اول: مقدمه .....

۱-۱- پرتوهای فرابنفش ۲

۱-۱- ۱- دامنه‌های طیفی ۲

۱-۱-۲- عوامل موثر بر شدت تابش ۳

۱-۲ گیاهان و تابش فرابنفش ۳

۱-۳- محل‌های هدف تابش‌های فرابنفش در سلولهای گیاهی ۳

۱-۳-۱- پرتوهای فرابنفش و اسیدهای نوکلئیک ۳

۱-۳-۲- پرتوهای فرابنفش و لیپیدها ٤

۱-۳-۳- پرتوهای فرابنفش و آمینواسیدها و پروتئین‌ها ٤

۱-٤- پرتوهای فرابنفش وترکیبات گیاهی ثانویه ٤

۱-٤-۱- آلکالوئیدها ٤

۱-٤-۲- اسید آسکوربیک ٥

۱-٤-۳-گلیکوزیدهای سیانوژنیک و گلوکوزینولات‌ها ٥

۱-٤-٤ پلی آمین‌ها ٥

۱-٤-٥- فلاوونوئیدها و آنتوسیانین‌ها ٥

۱-٥- پرتوهای فرابنفش و هورمون‌های گیاهی ٦

۱-٥-۱- ایندول ۳ استیک اسید (IAA) ٦

۱-۵-۲- آبسیزیک اسید ٦
۱-۵-۳- اتیلن ٦
۱-٦- قارچ ٦
۱-۷- قارچ‌های میکوریز ٦
۱-۷-۱- وابستگی میکوریزایی گیاهان ۷
۱-۷-۲- طبقه‌بندی میکوریز ۷
۱-۷-۳- نقش و فواید قارچ‌های میکوریز ۹
۱-۸- تاریخچه و منشا گوجه‌فرنگی ۱۱
۱-۹- گیاهشناسی گوجه‌فرنگی ۱۱
۱-۱۰- نیازهای اکولوژیکی گوجه‌فرنگی ۱۲
۱-۱۰-۱- آب ۱۲
۱-۱۰-۲- خاک ۱۲
۱-۱۰-۳- نور ۱۳
۱-۱۱- خواص دارویی گوجه‌فرنگی ۱۳
۱-۱۲- اهداف پژوهش ۱۳
فصل دوم: مواد و روش‌ها .....
۲-۱- نحوه‌ی تهیه‌ی مایه تلقیح ۱٤
۲-۱-۱- ترکیب شیمیایی محلول Rorison ۱۵
۲-۲- مراحل آماده سازی کشت گیاه گوجه‌فرنگی و اعمال تنش UV-B ۱۵
۲-۳- اندازه‌گیری طول اندام هوایی و ریشه ۱٦

۲-٤- اندازه‌گیری وزن تر و خشک ریشه و اندام هوایی ١٦
۲-٥- اندازه‌گیری میزان رنگیزه‌ها ١٦
۲-٦- اندازه‌گیری محتوای قندهای محلول ١٧
۲-۷- اندازه‌گیری پروتئین کل به روش فولن- لوری ١٧
۲-۸- اندازه‌گیری محتوای پرولین ١٨
۲-۹- اندازه‌گیری میزان پراکسیداسیون چربی‌ها ١٨
۲-١٠- اندازه‌گیری محتوای آنتوسیانین ١٩
۲-١١-استخراج عصاره‌ی گیاهی جهت تعیین میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانت ١٩
۲-١١-١- سنجش فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز (APX) ١٩
۲-١١-٢- اندازه‌گیری فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز (GPX) ١٩
۲-١١-٣- اندازه‌گیری فعالیت آنزیم کاتالاز (CAT) ٢٠
۲-١٢- رنگ آمیزی ریشه گیاهان میکوریزی ٢٠
۲-١٣- تعیین درصد کلونیزاسیون ریشه‌ها ٢٠
۲-١٤- آمار ٢١
فصل سوم: نتایج .....
۳-١- بررسی خصوصیات مورفولوژیک گیاهان گوجه‌فرنگی ٢٢
۳-٢- رشد طولی اندام‌هوایی و ریشه درگیاهان میکوریزی و غیرمیکوریزی تحت
پرتو UV-B ٢٢
۳-٣- وزن تر اندام هوایی و ریشه تحت پرتو UV-B ٢٣
۳-٤- وزن خشک اندام هوایی و ریشه تحت پرتو UV-B ٢٤

۳-۵- محتوای کلروفیل a، b و کاروتنوئیدها تحت پرتو UV-B ۲۶
۳-۶- محتوای قندهای محلول در اندام هوایی و ریشه تحت پرتو UV-B ۲۸
۳-۷- محتوای پروتئین در اندام هوایی و ریشه تحت پرتو UV-B ۲۹
۳-۸- محتوای پرولین در اندام هوایی و ریشه تحت پرتوUV-B ۳۱
۳-۹- محتوای مالون دی آلدئید در اندام هوایی و ریشه تحت پرتوUV-B ۳۲
۳-۱۰- محتوای آنتوسیانین در اندام هوایی تحت پرتوUV-B ۳۳
۳-۱۱- فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در اندام هوایی و ریشه تحت پرتوUV-B ۳۴
۳-۱۲- فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز در اندام هوایی و ریشه تحت پرتوUV-B ۳۶
۳-۱۳- فعالیت آنزیم کاتالاز در اندام هوایی و ریشه تحت پرتوUV-B ۳۷
۳-۱۴- درصد همزیستی ریشه تحت پرتوUV-B ۳۹
فصل چهارم: بحث .....
۴-۱- خصوصیات مورفولوژیک ظاهری گیاهان گوجه‌فرنگی ۴۰
۴-۲- رشد طولی اندام‌هوایی و ریشه ۴۰
۴-۳- وزن تر وخشک اندام‌هوایی و ریشه ۴۰
۴-۴- محتوای کلروفیل a، b و کاروتنوئیدها ۴۱
۴-۵- محتوای قندهای محلول در اندام هوایی و ریشه ۴۲
۴-۶- محتوای پروتئین در اندام هوایی و ریشه ۴۲
۴-۷- محتوای پرولین در اندام هوایی و ریشه ۴۳
۴-۸- محتوای مالون دی آلدئید (MDA) ۴۴
۴-۹- فعالیت آنزیم‌های پاداکساینده ۴۴
۴-۱۰- محتوای آنتوسیانین در اندام هوایی ۴۶

٤-١١- درصد همزیستی قارچ‌های میکوریز ٤٦

٤-١٢- نتیجه گیری ٤٨

٤-١٣- پیشنهادها ٤٨

فصل پنجم: منحنی‌های استاندارد .....

٢-١ منحنی استاندارد قندهای محلول ٤٩

٢-٢ منحنی استاندارد پروتئین‌های محلول ٤٩

٢-٣ منحنی استاندارد پرولین ٥٠

منابع ٥١

Abstract ٥٨

فهرست شکل‌ها .....

شکل ١-١ رابطه دو نوع قارچ میکوریز با قسمتی از ریشه گیاه ١٠

شکل ١-٢ همزیستی شماتیک میکوریز آربوسکولار ١١

شکل ١-٣ تصویر برگ، گل و میوه گوجه‌فرنگی ١٢

شکل ٢-١ گیاهچه‌ها در مرحله دو برگی ١٥

شکل ٤-١ همزیستی ریشه گوجه‌فرنگی با قارچ *G. intraradices* ٤٧

شکل ٤-٢ همزیستی ریشه گوجه‌فرنگی با قارچ *G. etunicatum* ٤٧

شکل ٤-٣ همزیستی ریشه گوجه‌فرنگی با قارچ *G. verusiforme* ٤٨

فهرست نمودارها .....

نمودار ٣-١ تغییرات طول اندام هوایی در گیاه گوجه‌فرنگی میکوریزی و غیرمیکوریزی

در معرض پرتو UV-B ٢٢

نمودار ۳-۲ تغییرات طول ریشه‌ی گیاه گوجه‌فرنگی میکوریزی و غیرمیکوریزی

در معرض پرتو UV-B ۲۳

نمودار ۳-۳ تغییرات وزن تر اندام هوایی در گیاه گوجه‌فرنگی میکوریزی و غیرمیکوریزی

در معرض پرتو UV-B ۲۳

نمودار ۳-٤ تغییرات وزن تر ریشه‌ی گیاه گوجه‌فرنگی میکوریزی و غیرمیکوریزی

در معرض پرتو UV-B ۲٤

نمودار ۳-۵ تغییرات وزن خشک اندام هوایی در گیاه گوجه‌فرنگی میکوریزی و غیرمیکوریزی

در معرض پرتو UV-B ۲۵

نمودار ۳-٦ تغییرات وزن خشک ریشه‌ی گیاه گوجه‌فرنگی میکوریزی و غیرمیکوریزی

در معرض پرتو UV-B ۲۵

نمودار ۳-۷ تغییرات محتوای کلروفیل a در گیاه گوجه‌فرنگی میکوریزی و غیرمیکوریزی

در معرض پرتو UV-B ۲٦

نمودار ۳-۸ تغییرات محتوای کلروفیل b در گیاه گوجه‌فرنگی میکوریزی و غیرمیکوریزی

در معرض پرتو UV-B ۲۷

نمودار ۳-۹ تغییرات محتوای کاروتنوئیدها در گیاه گوجه‌فرنگی میکوریزی و غیرمیکوریزی

در معرض پرتو UV-B ۲۷

نمودار ۳-۱۰ تغییرات محتوای قند در اندام هوایی گیاه گوجه‌فرنگی میکوریزی و غیرمیکوریزی

در معرض پرتو UV-B ۲۸

نمودار ۳-۱۱ تغییرات محتوای قند در ریشه‌ی گیاه گوجه‌فرنگی میکوریزی و غیرمیکوریزی

در معرض پرتو UV-B ۲۹

نمودار ۳-۱۲ تغییرات محتوای پروتئین در اندام هوایی گیاه گوجه‌فرنگی میکوریزی و غیرمیکوریزی
در معرض پرتو UV-B ۳۰
نمودار ۳-۱۳ تغییرات محتوای پروتئین در ریشه‌ی گیاه گوجه‌فرنگی میکوریزی و غیرمیکوریزی
در معرض پرتو UV-B ۳۰
نمودار ۳-۱٤ تغییرات محتوای پرولین در اندام هوایی گیاه گوجه‌فرنگی میکوریزی و غیرمیکوریزی
در معرض پرتو UV-B ۳۱
نمودار ۳-۱۵ تغییرات محتوای پرولین در ریشه‌ی گیاه گوجه‌فرنگی میکوریزی و غیرمیکوریزی
در معرض پرتو UV-B ۳۲
نمودار ۳-۱٦ تغییرات محتوای مالون‌دی‌آلدئید در اندام هوایی گیاه گوجه‌فرنگی میکوریزی
و غیرمیکوریزی در معرض پرتو UV-B ۳۳
نمودار ۳- ۱۷ تغییرات محتوای مالون‌دی‌آلدئید در ریشه‌ی گیاه گوجه‌فرنگی میکوریزی
و غیرمیکوریزی در معرض پرتو UV-B ۳۳
نمودار ۳-۱۸ تغییرات محتوای آنتوسیانین در اندام هوایی گیاه گوجه‌فرنگی میکوریزی
و غیرمیکوریزی در معرض پرتو UV-B ۳٤
نمودار ۳-۱۹ تغییرات فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در اندام هوایی گیاه گوجه‌فرنگی
میکوریزی و غیرمیکوریزی در معرض پرتو UV-B ۳۵
نمودار ۳-۲۰ تغییرات فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در ریشه‌ی گیاه گوجه‌فرنگی
میکوریزی و غیرمیکوریزی در معرض پرتو UV-B ۳۵
نمودار ۳-۲۱ تغییرات تغییرات فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز در اندام هوایی گیاه گوجه‌فرنگی
میکوریزی و غیرمیکوریزی در معرض پرتو UV-B ۳٦

نمودار ۳- ۲۲ تغییرات فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز در ریشه‌ی گیاه گوجه‌فرنگی
میکوریزی و غیرمیکوریزی در معرض پرتو UV-B ۳۷
نمودار ۳-۲۳ تغییرات تغییرات فعالیت آنزیم کاتالاز در اندام هوایی گیاه گوجه‌فرنگی
میکوریزی و غیرمیکوریزی در معرض پرتو UV-B ۳۸
نمودار ۳-۲٤ تغییرات تغییرات فعالیت آنزیم کاتالاز درریشه‌ی گیاه گوجه‌فرنگی
میکوریزی و غیرمیکوریزی در معرض پرتو UV-B ۳۸
نمودار ۳-۲۵ درصد همزیستی قارچ‌های میکوریز در گیاه گوجه‌فرنگی در معرض پرتوUV-B
و عدم این پرتو ۳۹

چکیده

قارچهای میکوریزی بوجود آورنده‌ی یکی از همزیستی‌های مفید در ریشه‌ی اکثر گیاهان بوده و نقش کلیدی در چرخه‌ی عناصر غذایی و همچنین مقاومت گیاهان در برابر تنش‌های محیطی دارند. پرتو فرابنفش B به عنوان یک تنش عمده‌ی محیطی، آینده‌ی غذایی بشر را تحت تأثیر قرار خواهد داد. از سه گونه قارچ‌های میکوریز جنس ***Glomus***، شامل ***Glomus etunicatum*** ، ***Glomus intraradices*** و ***Glomus versiforme*** برای تلقیح نشاهای گوجه‌فرنگی استفاده شد. ٤٠ گرم مایه‌ی تلقیح هر کدام از این قارچ‌ها به عنوان تیمارهای میکوریزی در هر گلدان با خاک مخلوط شد. تیمارهای غیرمیکوریزی به همان میزان از مایه‌ی تلقیح استریل‌شده در اتوکلاو را دریافت کردند. هر تیمار سه بار تکرار شد. گیاهان با تغذیه از محلول غذایی هوگلند نیم غلظت در یک اتاقک رشد با محدوده‌ی دمایی ۲۳:۲۷ درجه‌ی سانتیگراد و دوره‌ی نوری ۸:١٦ (روز: شب) و رطوبت نسبی ٦٠ درصد رشد کردند. گیاهان ٥ هفته بعد از تلقیح نشاها پرتو فرابنفش را دریافت کردند. آنها به طور متناوب در دوره‌های ٤٥ دقیقه‌ای به مدت ٧ روز در معرض پرتو فرابنفش قرار گرفتند. در این بررسی، پرتو UV-B باعث کاهش رشد طولی ریشه و اندام هوایی، وزن تر و خشک در گیاهان میکوریزی و غیر میکوریزی شد که این کاهش در گیاهان میکوریزی کمتر از گیاهان غیر میکوریزی بود. تعیین محتوای رنگیزه‌های فتوسنتزی نشان داد که پرتو UV-B باعث کاهش کلروفیلa ،b و کاروتنوئید در گیاهان گوجه‌فرنگی میکوریزی و غیرمیکوریزی شده است. اما این کاهش در گیاهان میکوریزی پایین‌تر از گیاهان غیرمیکوریزی بود. درصد همزیستی، محتوای پروتئین و محتوای قند تحت پرتو UV-B کاهش یافت. فعالیت آنزیم‌های پاداکساینده شامل آسکوربات پراکسیداز، گایاکول پراکسیداز و کاتالاز در گیاهان تابش‌یافته میکوریزی بالاتر از نمونه‌های غیرمیکوریزی بود. مطالعه‌ی حاضر نشان داد که پرتوUV-B می تواند محتوای آنتوسیانین گیاهان گوجه‌فرنگی را افزایش دهد. محتوای پرولین و مالون دی‌آلدئید در گیاهان غیرمیکوریزی تیمار شده با پرتو فرابنفش در مقایسه با انواع میکوریزی افزایش یافت. نتایج به طور کلی نمایانگر بهبود شرایط رشدی، فیزیولوژیک و بیوشیمیایی گیاهان گوجه‌فرنگی تحت پرتوUV-B در اثر همزیستی میکوریزایی با قارچهای فوق می‌باشند.

کلمات کلیدی: میکوریزا، پرتوUV-B ، رنگیزه‌های فتوسنتزی، آنزیم‌های پاداکساینده

فصل اول

مقدمه

۱- مقدمه

۱-۱ پرتوهای فرا بنفش

کره‌ی زمین در اشعه‌ی الکترومغناطیس خورشید غوطه‌ور است، اشعه‌ای که محدوده‌ی وسیعی از طول موج‌ها و انرژی‌های مربوطه را دربرمی‌گیرد. در ناحیه‌ی فرابنفش (Ultra Violet) طیف، فوتون‌ها انرژی نسبتا زیادی داشته و می‌توانند باعث اتصال الکترون‌ها به بسیاری از مولکول‌های آلی و غیرآلی شوند. تصور می‌شود که تابش UV بیشترین انرژی مورد نیاز برای ساختن اولین مولکول‌های آلی زنده روی زمین را تامین می‌کرده است. تحریک الکترون‌های اسیدهای‌نوکلئیک، پروتئین‌ها و مولکول‌های بیوشیمیایی دیگر، می‌تواند به واکنش‌های بیوشیمیایی منجر شود و عمل بیولوژیکی این مولکول‌ها را مختل نموده و سلول‌ها، بافت‌ها و همه موجودات زنده را از بین ببرد یا به آنها صدمه وارد سازد. وجود اکسیژن و اوزون در جو، که بیشتر فوتون‌هایUV پرانرژی را از خورشید جذب می‌کنند، یکی از عواملی است که اجازه‌ی وجود حیات را در این سیاره می‌دهد. با وجود این، تابش فرابنفشی که به جَو نفوذ می‌کند به اندازه‌ی کافی نیرومند است تا حیات موجودات زنده را به طور زیان‌آوری تحت تاثیر قرار دهد (٦) .

اوزون به‌عنوان یک مولکول بسیار فعال، سه اتم اکسیژن دارد. لایه‌ی اوزون در بخش استراتوسفر اتمسفر وجود دارد که فعالیت‌های صنعتی انسان‌ها سبب افزایش ترکیب‌های آلوده کننده‌ی اتمسفر به خصوص ترکیب‌های هالوژن‌دار و ترکیب‌های از بین برنده‌ی لایه اوزون (Ozone Depleting Substances) می‌شود. از جمله‌ی این مواد می‌توان کلروفلوروکربن‌ها (CFCs)، هیدروکلروفلوروکربن‌ها (HCFCs) و متیل بروماید (MeBr) را نام برد. این ترکیب‌ها به دلیل پایداری زیادی که دارند به سطح استراتوسفر رسیده و باعث تخریب لایه اوزون استراتوسفری می‌شوند. با توجه به اهمیت لایه‌ی اوزون در جلوگیری از رسیدن تشعشع پرتو UV به سطح زمین، کاهش ضخامت لایه اوزون سبب افزایش این تابش‌ها به سطح زمین می‌شود و مشکلاتی را برای موجودات زنده به‌وجود می‌آورد (۵۰).

۱-۱-۱ دامنه‌های طیفی

اشعه UV به‌طور قراردادی به سه باند تقسیم می‌شود که هر یک دارای انرژی و اهمیت فیزیولوژیک و اکولوژیک متفاوتی است:

UV-A (315-400nm)
UV-B (280-315nm)
UV-C (190-280nm)

UV-A به وسیله‌ی چند ترکیب بیولوژیکی شدیداً غیراشباع جذب می‌شود و می‌تواند بعضی از فرایندهای فیزیولوژیک را تحت تاثیر قرار دهد. UV-A سلول‌کش قوی نیست. به‌این علت و چون UV-A بخش نسبتا ثابت و زیادی از انرژی نور خورشید (همراه یا بدون لایه اوزون) را تشکیل می‌دهد مسئله‌ی مقاومت به این باند، به‌طور جدی مورد توجه قرار نگرفته است (٦).

بخش UV-B از نور خورشید در سال‌های اخیر بسیار مورد توجه بوده است؛ زیرا این ناحیه از طیف خورشیدی به ویژه در محدوده‌ی ۲۹۷ تا ۳۱۰ نانومتر همزمان با کاهش میزان لایه‌ی اوزون افزایش یافته است. گاز اوزون با جذب تابش UV-B

خورشیدی مانند یک فیلتر و سپر از رسیدن آن به سطح زمین جلوگیری می‌کند. در واقع اوزون تنها گاز شناخته شده در جذب UV-B است (۲۷).

UV-C دارای کوتاه‌ترین طول موج بوده و بیشترین میزان انرژی اشعه UV مربوط به این طول موج است. این پرتو غالبا با طول موج ۲۵٤ نانومتر برای ضدعفونی کردن در میکروبیولوژی استفاده می‌شود. UV-C به‌عنوان یک عامل جهش‌زا در گیاهان نیز به‌کار می‌رود. این باند به شدت کشنده است؛ اما UV-C خورشیدی به وسیله‌ی اکسیژن دواتمی و اوزون در اتمسفر بالایی جذب می‌شود. بنابراین عامل خطرناکی در محیط نیست (٦).

۱-۱-۲ عوامل موثر بر شدت تابش

زمان: بین ساعات ۱۰ تا ۱٤، ٦٥ درصد اشعه UV به زمین تابیده می‌شود.

ارتفاع: به ازای هر هزار متر حدود ٦ درصد اشعه بیشتری به زمین می‌رسد که ناشی از کاهش ذرات معلق در جو است.

عرض جغرافیایی: بیشترین تابش در استوا است. به ازای هر ۱۰۰۰ متر در عرض حدود ۱۰ درصد افزایش UV داریم.

فصل: بیشترین تابش در فصل تابستان است. پوشش ابری و مایل بودن راستای تابش نور از عوامل کاهش در سایر فصل‌ها می‌باشد.

اوزون: ۷۰ درصد تابشUV-B توسط اوزون جذب می‌شود (٤۹).

۱-۲ گیاهان و تابش فرابنفش

گیاهان از نور خورشید برای فتوسنتز استفاده می‌کنند و همراه با آن در معرض پرتوUV که در نور خورشید موجود می‌باشد قرار می‌گیرند. حساسیت گیاهان به تابش UV بسته به گونه و واریته، مراحل رشد و نمو، منبع نوری، مدت زمان برخورد و شرایط محیطی متفاوت است. در میان گونه‌های گیاهی، کاج‌ها به دلیل پوشیده شدن برگ‌هایشان با لایه موم خارجی و همچنین افزایش رنگدانه‌های محافظتی جاذب UV، بیشترین توان محافظت را در برابر UV دارا هستند، در حالیکه دولپه-ای‌های علفی به خاطر پهن‌برگ بودن، کمترین توان محافظت را در برابر UV دارند (۱۱).

۱-۳ محل‌های هدف تابش‌های فرابنفش در سلول‌های گیاهی

۱-۳-۱ پرتوهای فرابنفش و اسیدهای نوکلئیک

درجه‌ی آسیب DNA به شدت نور و طول موج پرتو UV بستگی دارد. پرتوها منجر به تولید بازهای تغییر شکل یافته می‌شوند که از همانندسازی یا نسخه‌برداری صحیح ممانعت می‌کنند. تشکیل دیمرهای پیریمیدینی تیپ سیکلوبوتان (CPDs)، دیمرهای پیریمیدینی ٤ و٦ پیریمیدین-پیریمیدین، شکستن زنجیره DNA و اتصال DNA به پروتئین و حذف نوکلئوتید در رشته‌ی DNA و تخریب بازها از مهمترین تاثیرات اشعه UV بر DNA می‌باشد. CPD ها در اثر جفت شدن پیریمیدین‌های مجاور (CC, CT, TC, TT) در یک زنجیره‌ی DNA ایجاد می‌شوند. دیمرهای پیریمیدین مستقیما جهش‌زا نیستند بلکه به عنوان مهارکننده‌های همانندسازی DNA عمل می‌کنند (٤۳). پس اگر یک دیمر پیریمیدین منفرد

ترمیم نشده رها شود کافی است تا بیان یک واحد نسخه‌برداری را کاملا حذف کند. مولکول‌های RNA طیف جذبی مشابه DNA دارند بنابراین تابش UV می‌تواند به مولکول‌های RNA نیز آسیب برساند و سنتز پروتئین‌ها را تحت تاثیر قرار دهد (۵۵).

۱-۳-۲ پرتوهای فرابنفش و لیپیدها

فسفولیپیدها و گلیکولیپیدها به‌عنوان اجزای اصلی غشای سلولهای گیاهی، شامل اسیدهای چرب غیراشباعی‌اند که در حضور اکسیژن و به واسطه‌ی UV-B پراکسیده شده و به رادیکالهای پراکسی وهیدروکسی تبدیل می‌شوند (۳۰). پرتوهای UV می‌توانند ترکیب لیپیدهای غشایی کلروپلاست مثل منو و دی گالاکتوزیل‌دی‌گلیسرید (DGDG, MGDG) را تغییر دهند و چون برای ثبات ساختمان غشایی کلروپلاست، میزان بالایی از MGDG غیراشباع لازم است، کاهش در میزان این ترکیبات به واسطه UV، پایداری و ثبات کلروپلاست را تحت تاثیر قرار می‌دهد و یکپارچگی غشای کلروپلاست و غشاهای تیلاکوئیدی کاهش می‌یابد (۷٦).

۱-۳-۳ پرتوهای فرابنفش وآمینواسیدها و پروتئین‌ها

پروتئین‌ها به خاطر وجود اسیدهای آمینه‌ی آروماتیک فنیل‌آلانین، تریپتوفان و تیروزین و همچنین اسیدهای‌آمینه‌ی هیستیدین، سیستئین و سیستین، اشعه UV را در طول‌موج ۲۸۰ نانومتر به شدت جذب می‌کنند؛ در نتیجه پروتئین‌ها یکی از اهداف اصلی تابشUV هستند و در ناحیه یUV-B جذب بالایی دارند.

اسیدآمینه‌ی سیستئین در شدت بالای تابشUV جذب بالایی دارد و دچار تخریب نوری می‌شود به طوریکه گروه دی-سولفید سیستئین تحت تاثیر اشعه UV شکسته شده و به گروههای سولفیدریل تبدیل می‌شود. از آنجا که پیوند دی‌سولفید برای ساختمان سوم پروتئین‌ها بسیار مهم است، آسیب دیدن این پیوند توسط اشعه UV به شدت بر روی ساختار و عملکرد پروتئین تاثیر می‌گذارد.

اگر آمینواسیدهای حلقوی یا گروههای دی‌سولفیدی که در آمینواسیدها قرار دارند در جایگاه فعال آنزیم قرار گرفته باشند، اشعه UV می‌تواند به طور مستقیم باعث غیرفعال شدن این آنزیم‌ها گردد (۲۸).

۱-٤ پرتوهای فرابنفش و ترکیبات گیاهی ثانویه

۱-٤-۱ آلکالوئیدها

آلکالوئیدها یک گروه از دگرگوهره‌های ثانویه را تشکیل می‌دهند که به عنوان داروها، سموم و ترکیبات دفاعی گیاه شناخته شده‌اند. یکی از آلکالوئیدهایی که به طور وسیع مطالعه شده، نیکوتین است که تولید این ترکیب جاذب UV در کالوس‌های تنباکو تحت تابش UV-B افزایش یافته است گرچه در مورد همه‌ی گیاهان تائید نشده است. نیکوتین‌آمید و تریگونلین دو آلکالوئید درگیاهان هستند و تجمع این ترکیبات در ارتباط با تنش‌های شدیدی است که باعث شکسته شدن زنجیره‌ی DNA می‌شوند. محتوای نیکوتین‌آمید و تریگونلین در گیاهان تحت تابش دوزهای کم UV-B بدون تغییر باقی می‌ماند.

آلکالوئید دیگری که تحت تابش UV-B در گیاهان تجمع می‌یابد براکی‌سرین (Brachycerine) است؛ یک آلکالوئید با حلقه‌ی ایندولی که در *Psychotria brachyceras* تولید می‌شود. تجمع براکی‌سرین با فعالیت‌های پاداکسایشی و جذب UV توسط آن در ارتباط است (٤۳).

۱-٤-۲ اسیدآسکوربیک

اسیدآسکوربیک به عنوان یکی از فراوان‌ترین دگرگوهره‌های گیاهی است که در جاروب کردن گونه‌های فعال اکسیژن نقش مهمی را ایفا می‌کند و سوبسترای مهمی برای آنزیم آسکوربات پراکسیداز جهت جاروب کردن پراکسید هیدروژن می‌باشد. همچنین در چرخه‌ی گزانتوفیل به عنوان یک کوفاکتور در تشکیل ویولاگزانتین از زاگزانتین عمل می‌کند. گیاهان در برابر تشعشعات UV و انرژی نورانی اضافی به واسطه‌ی چرخه‌ی گزانتوفیل، پراکنده‌سازی این تشعشعات را انجام می‌دهند. در چرخه‌ی گزانتوفیل، ویولاگزانتین در نور زیاد به زه‌آگزانتین تبدیل شده و زه‌آگزانتین در نور کم دوباره به ویولاگزانتین تبدیل می‌شود در این میان انرژی نورانی اضافی به حالت گرما آزاد می‌شود. آنزیم کلیدی این چرخه ویولاگزانتین دپوکسیداز است که به UV-B حساسیت نشان داده و فعالیت خود را شروع می‌کند (۳٤).

۱-٤-۳ گلیکوزیدهای سیانوژنیک و گلوکوزینولات‌ها

گلیکوزیدهای سیانوژنیک سمومی هستند که در دفاع از تنش‌های زیستی نقش دارند. سازش‌پذیری به UV-B در *Trifolium repens* نتیجه‌ی افزایش تولید سیانید است. گروه دیگر از ترکیبات دفاعی سمی، گلوکوزینولات‌ها هستند. گلوکوزیدهای ایزوتیوسیانات در غشای گیاهان خانواده‌ی Brassicaceae وجود دارند. در چندین گونه‌ی گیاهی تحت تابش UV-B، محتوای گلوکوزینولات‌ها کاهش یافته است. گزارش شده‌است که تحت تابش کوتاه‌مدت UV-B مسیرهای اسید جاسمونیک و اسیدسالسیلیک فعال می‌شود که با افزایش سنتز گلوکوزینولات ارتباط دارند. تحت تابش بلندمدت UV-B، گلیکوزیدهای سیانوژنیک و گلوکوزینولات‌ها کاهش می‌یابند. در آرابیدوپسیس تحت تابش شدید UV-B، بیان ژن‌های سنتزکننده‌ی چهار نوع گلوکوزینولات کاهش می‌یابد (٤۳).

۱-٤-٤ پلی‌آمین‌ها

پلی‌آمین‌ها آمین‌های کوچک و آلیفاتیکی هستند که در تنظیم فتوسنتز و فرایندهای نموی و به ویژه رشد و تقسیم سلولی در گیاهان نقش دارند. هنگامی که گیاهان در معرض تنش‌های زیستی و غیرزیستی قرار می‌گیرند پلی‌آمین‌ها در آنها انباشته می‌شوند. پلی‌آمین‌ها در گیاهان تحت تابش UV-B تحریک شده و با پوشاندن سطح غشاء از پراکسیداسیون چربیها جلوگیری می‌کنند (٤۳).

۱-٤-۵ فلاوونوئیدها و آنتوسیانین‌ها

فلاوونوئیدها گروهی از دگرگوهره‌های ثانویه هستند که در گیاهان مختلف یافت می‌شوند. فلاوونوئیدها نقش‌های مهمی را در گیاه به عهده دارند که شامل حفاظت در برابر پرتوUV ، دفاع بر علیه پاتوژن‌ها و آفات، رنگیزه‌دار کردن گل‌ها، میوه‌ها و دانه، نقش در باروری گیاه و جوانه‌زنی گرده، تنظیم انتقال اکسین، عمل به عنوان مولکول‌های علامت‌ده در واکنش‌های میکروبی گیاه می‌باشند. فلاوونوئیدها اغلب در سلول‌های اپیدرمی برگ‌ها و بافت‌هایی که نسبت به UV حساس می‌باشند مانند گرده و سلول‌های مریستمی یافت می‌شوند. گلیکوزیدهای کامفرول و کوئرستین در کلروپلاست یافت شده‌اند.

فلاوونوئیدها بر اساس ساختارشان به فلاوونول‌ها، فلاوون‌ها، ایزوفلاوون‌ها و آنتوسیانین‌ها طبقه‌بندی شده‌اند. آنتوسیانین‌ها بزرگ‌ترین گروه رنگدانه‌های محلول در آب، در گیاهان هستند که مسئول رنگ‌های قرمز، آبی و بنفش میوه‌ها، گل‌ها و سایر بافت‌های گیاهی می‌باشند. UV-B به واسطه‌ی تحریک بیان ژن‌های کد کننده‌ی آنزیم‌های مسیر بیوسنتز آنتوسیانین‌ها، باعث افزایش این ترکیبات می‌شوند (۳٦).

۱-۵ پرتوهای فرابنفش و هورمون‌های گیاهی

۱-۵-۱ ایندول ۳-استیک اسید (IAA)

ایندول ۳ استیک اسید (IAA) یکی از تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی است که در ناحیه UV جذب دارد و در اثر جذب این اشعه فتواکسیده می‌شود. کاهش میزان این هورمون باعث می‌شود تا رشد و توسعه برگها به طور کامل انجام نشود، زیرا انعطاف‌پذیری دیواره کاهش می‌یابد (٤٢).

۱-۵-۲ آبسیزیک اسید

هورمون گیاهی آبسیزیک اسید نیز در دامنه UV-B جذب زیادی دارد و با فتولیز شدن در برابر این اشعه غیرفعال می‌شود (٤٢).

۱-۵-۳ اتیلن

اتیلن هورمون گازی شکل است که تعدادی از فرآیندهای فیزیولوژیکی را، در طول رشد و نمو گیاهان تنظیم می‌کند و باعث تغییر رشد طولی به رشد عرضی می‌شود. سنتز اتیلن در شرایط طبیعی سلول پائین است اما قبل از فرآیندهایی مانند جوانه‌زنی دانه، رسیدن میوه، ریزش برگ و پیری بر مقدار آن به شدت افزوده می‌گردد. سنتز بیش از حد این هورمون در پاسخ به چندین تنش محیطی مثل خشکی، سرما، اوزون و UV گزارش شده‌است (٥١).

۱-٦ قارچ

قارچ‌ها گروه بزرگی از موجودات زنده را تشکیل می‌دهند، تعداد قارچ‌ها حدود ۸۰۰۰۰ گونه برآورد می‌شود که در میان جانداران از لحاظ تعداد گونه پس از حشرات، مقام دوم را دارند. اختلاف اساسی قارچ‌ها با گیاهان سبز و جلبک‌ها در این است که فاقد کلروفیل بوده و بنابراین نمی‌توانند به وسیله‌ی فرایند فتوسنتز مواد آلی مورد نیاز خود را از دی‌اکسیدکربن و آب بسازند. علاوه بر این، برخی قارچ‌ها با سایر موجودات زنده زندگی همزیستی دارند؛ بنابراین قارچ‌ها موجوداتی یوکاریوتیک، فاقد کلروفیل و تولیدکننده‌ی هاگ هستند که از طریق جذب مواد تغذیه می‌کنند. قارچ‌ها هم به روش جنسی و هم غیرجنسی تکثیر می‌شوند (٤).

۱-۷ قارچ‌های میکوریز

واژه‌ی میکوریز از دو اصطلاح "میکو" به معنی قارچ و "ریزو" به معنی ریشه شکل گرفته‌است. این واژه برای اولین بار توسط فرانک در سال ۱۸۸۵ میلادی به همکاری بین قارچ و ریشه‌ی گیاهان عالی اطلاق گردید. در این مشارکت، برخلاف حمله‌ی قارچ‌های بیماریزا به گیاهان هیچ نوع علامت بیماری مشاهده نمی‌گردد؛ بلکه با ایجاد روابط مطلوب بین آنها، بهره‌ی مشترک نیز می‌برند. اولین مثالی که فرانک از میکوریزها به آن اشاره کرد، مربوط به درختان جنگلی نواحی معتدله نظیر کاج بود که در بعضی شرایط، دارای ریشه‌هایی با اختلافات مورفولوژیکی زیاد بودند. فرانک در سال ۱۸۸۷ میلادی این حالت را

"اکتوتروفی" نامید. زیرا بافت‌های قارچی صفحه یا غلافی را در اطراف ریشه میزبان ایجاد کرده‌بودند. در حالت دیگری که بعدها تشخیص داده‌شد، قارچ به درون ریشه نفوذ کرده بود. لذا آن را "آندوتروفی" نامیدند.
همزیستی وقتی شکل می‌گیرد که یک قارچ بتواند سلول‌های اولیه‌ی کورتکس زنده‌ی ریشه را تلقیح نماید. لذا این امر بستگی به شرایط فیزیولوژیک ریشه نیز دارد. اگر سلول‌های ریشه در حال مرگ باشند اجتماع میکوریزی اتفاق نمی‌افتد.
شکل‌گیری اجتماعات میکوریزی در قسمت‌های ریشه متفاوت است. به طور مثال همزیستی میکوریزی در انتهای ریشه شکل نمی‌گیرد؛ زیرا تا به حال گزارشی در مورد تلقیح درون‌سلولی در بافت مریستم گزارش نشده ولی به هر حال منطقه‌ای در ریشه وجود دارد که تلقیح و یا شکل‌گیری در آن انجام می‌شود و این منطقه که مقاومت کمتری در مقابل تلقیح دارد، در پشت ناحیه‌ی رأسی و همچنین در جلوی منطقه‌ای که کورتکس اولیه پس از شروع بلوغ ریشه تخریب می‌شود، قرار دارد. منطقه‌ی تلقیح میکوریزی که به اختصار MIZ (Mycorrhizal infection zone) گفته می‌شود ثابت نبوده و به صورت آکروپتال در حین رشد ریشه، حرکت می‌نماید. اندازه‌ی MIZ، میزان حرکت آکروپتالی و همچنین مدت زمانی که سلول‌های آن در حالت پذیرش باقی می‌مانند توسط عوامل موثر بر رشد ریشه و بافت‌زایی و تمایز آن تعیین می‌گردند (۸).

۱-۷-۱ وابستگی میکوریزایی گیاهان

گیاهان از نظر وابستگی به قارچ‌های میکوریز تفاوتهایی دارند. مشاهدات دلالت بر آن دارند که گونه‌های گیاهی به طور کلی یکی از حالات زیر را نشان می‌دهند:
۱) همواره و در همه جا میکوریزی می‌باشند.
۲) به طور متوسط میکوریزی هستند، اما همواره میکوریز ندارند.
۳) میکوریزی نیستند.
بر این اساس گیاهان در سه دسته‌ی زیر قرار می‌گیرند:
۱) *گیاهان میکوریز اجباری*: گیاهانی که ادامه رشدشان بدون ایجاد همزیستی با قارچ‌های میکوریزی در خاک زیستگاه طبیعی شان عملی نمی‌شود.
۲) *گیاهان میکوریز اختیاری*: گیاهانی که از رابطه‌های میکوریزی فقط در برخی از خاک‌های زیستگاهشان با کمترین حاصلخیزی سود می‌برند. در بررسی‌های زیست‌محیطی چنین گیاهانی به طور همیشگی میکوریزی نیستند یا میزان میکوریزشان کمتر از ۵٪ است و جزء گونه‌های میکوریزی غیراجباری به حساب می‌آیند.
۳) *گیاهان غیر میکوریزی*: گیاهانی که همواره در برابر میکوریز مقاومت می‌کنند، یا حداقل تا زمانی که جوان و سالم هستند مقاومت می‌کنند. میزان مواد غذایی و دیگر خصوصیات خاک و همچنین جمعیت‌های قارچ‌های میکوریزی هم می‌توانند تشکیل میکوریز را کاهش دهند، اما به طور کلی مانع آن نمی‌شوند (۸).

۱-۷-۲ طبقه‌بندی میکوریز

گرچه هارلی در سال ۱۹۶۱ همزیستی میکوریزی را به دو گروه اندوتروفیک و اکتوتروفیک تقسیم کرد؛ بعد از آن واژه‌های آندومیکوریز و اکتومیکوریز برای تقسیم‌بندی میکوریزها به کار برده شد. در حال حاضر، طبقه‌بندی میکوریزها بر اساس نوع رابطه‌ی قارچ و گیاه و چگونگی ارتباط بین میسیلیوم قارچ با سلول ریشه صورت می‌گیرد. بر این اساس سه گروه:

اکتومیکوریز ، اکتندومیکوریز و آندومیکوریز وجود دارد. اختلاف این سه گروه در چگونگی نفوذ قارچ به داخل سلول میزبان و ایجاد حالت‌های گوناگون قارچی و ساختمان آن در سلول میزبان است.

۱) اکتومیکوریز:

در نوع اکتومیکوریز، اسپور و یا هیف قارچ که در حالت طبیعی در خاک اطراف ریشه وجود دارد توسط ترشحات ریشه تحریک می‌شود و به کمک ترکیبات پلی‌ساکاریدی موسیلاژی به سطح ریشه می‌چسبد. سپس غلاف پارانشیمی کاذبی را در اطراف ریشه تشکیل می‌دهد. این غلاف اغلب رأس ریشه، کلاهک ریشه، سلول‌های کورتکس و تارهای‌کشنده را پس از کامل شدن در بر می‌گیرد. در این حالت آندودرم و حلقه آوندی مورد تهاجم قارچ قرار نمی‌گیرند و نفوذ میسلیوم قارچ به داخل سلول نیز مشاهده نمی‌گردد. بسیاری از قارچ‌های اکتومیکوریز قادر به رشد بر روی محیط کشت می‌باشند و به این ترتیب فیزیولوژی رشد آنها قابل بررسی است. اکثر آنها پارازیت اجباری نبوده و با اکثر گیاهان همکاری دارند.

میزبان‌های اکتومیکوریزی:

حالت اکتومیکوریزی بیشتر در نواحی گرمسیری دیده می‌شود، خصوصا در حالتی که فعالیت رویشی در یک دوره سال به علت عوامل آب و هوایی، محیطی متوقف گردد. علاوه بر درختان و درختچه‌ها، تعداد اندکی از گونه‌های علفی نیز اکتومیکوریز هستند.

۲) اکتندومیکوریز:

اکتندومیکوریز در واقع یک نوع همزیستی بین قارچ و ریشه تغذیه کننده یک گیاه چوبی است. این قارچ‌ها تماماً دارای دیواره‌ی عرضی هستند و تولید هیف داخل سلولی می‌نمایند و هیچ نوع وزیکول درون سلولی ایجاد نمی‌کنند. غلاف قارچی در بعضی موارد اصلاً وجود ندارد و فقط در بعضی موارد دیده می‌شود. این نوع میکوریزها در اوایل قرن بیستم در گونه‌های متعددی از درختان دیده شدند. اغلب در اعضای خانواده Pinaceae و به خصوص در جنس *Pinus* فراوانی بیشتری دارند.

۳)اندومیکوریز:

در این نوع میکوریز میسیلیوم قارچ به داخل بافت ریشه، سلولهای اپیدرم و کورتکس نفوذ می‌کند ولی هیچ نوع میسیلیومی بر سطح ریشه مشاهده نمی‌شود. پس هیف‌ها در داخل و یا در فضای سلولهای میزان قرار می‌گیرند. باید در نظر داشت که این قارچ‌ها به آندودرم و حلقه‌آوندی و مریستم‌های ریشه نفوذ پیدا نمی‌کنند. اندومیکوریز خود شامل سه گروه فرعی ارکیده‌ای، اریکالی و وزیکولار–آربوسکولار می‌باشد.

الف)میکوریزای ارکیده‌ای

این نوع همزیستی فقط در گیاهان خانواده *Orchidaceae*، یکی از بزرگترین خانواده‌های گیاهان گلدار دیده می‌شود. بعضی از گونه‌های ارکیده در ابتدا دوران رشد خود فاقد کلروفیل می‌باشند و بعضی دیگر از گونه‌ها نیز در تمام عمر فاقد کلروفیل بوده و اغلب به صورت پارازیت زندگی می‌کنند. تمام جنس‌های ارکیده (فاقد و یا واجد کلروفیل) بایستی مرحله گیاهچه‌ای را طی نمایند، این در حالی است که در این مرحله قادر به فتوسنتز نیستند. مواد ذخیره‌ای بذر ارکیده نیز دارای انواع محدودی از نشاسته و یا چربی است. از این رو در محیط طبیعی، گیاهان اعضای این خانواده نمی‌توانند در غیاب همزیست قارچی خود به زندگی ادامه دهند. در همزیستی بین قارچ و ارکیده، برخلاف سایر میکوریزها جهت حرکت ترکیبات کربن‌دار از قارچ به طرف میزبان گیاهی است در صورتی که در سایر انواع، مواد از گیاه میزبان به سمت قارچ حرکت می‌نمایند.

ب)میکوریزای اریکالی

در این نوع همزیستی میکوریزی هیف‌های قارچ دیواره‌دار، وارد کورتکس ریشه میزبان شده و تشکیل کمپلکس‌های هیف درون‌سلولی را می‌دهند. میکوریزهای راسته Ericales در سال ۱۹۵۹ توسط Harley به دو گروه اریکوئید و آربوتوئید تقسیم شدند:

۱)اریکوئیدی: میزبان این نوع از میکوریزها عمدتا درختان کوچک و یا درختچه‌های آتوتروفیک محدود به خاک‌های اسیدی می‌باشند. در اریکوئیدها سیستم ریشه‌ای شامل ریشه‌های فرعی کوتاه و کوچک به نام تارکشنده می‌باشد. تعداد سلول‌های کورتکس در این ریشه‌ها کم بوده و استوانه‌ی مرکزی باریکی را احاطه می‌نمایند. این سلولها توسط قارچ‌های میکوریزی مورد حمله قرار گرفته و کمپلکس قارچی در سلول‌های کورتکس ایجاد می‌گردد.

۲)آربوتوئید: در بسیاری از انواع آربتوئید دو نوع سیستم ریشه‌ای کوتاه و بلند دیده می‌شود که مشابه درختان تلقیح شده با اکتومیکوریز می‌باشد(۸).

ج)وزیکولار-آربوسکولار

قارچ‌های وزیکولار-آربوسکولار (VAM) در خانواده‌ی Endogonaceae ، راسته‌ی Glomales و رده‌ی Zygomycete قرار داده می‌شوند و سرده‌های معروف آنها *Glomus* ، *Acaulospora* ، *Scutellospora* ، *Gigaspora* و *Archaespora* می‌باشند.

از آنجائی‌که وزیکول‌ها در دو جنس *Gigaspora* و *Scutellospora* تشکیل نمی‌شوند، به‌جای استفاده از نام قارچ میکوریز وزیکولار- آربوسکولار از واژه‌ی صحیح‌تر قارچ میکوریز آربوسکولار (AM) استفاده می‌شود.

رایج‌ترین نوع همزیستی میکوریزی که تقریباً در تمامی جوامع گیاهی از عرصه منابع طبیعی تا اراضی کشاورزی حضوری چشمگیر دارد، رابطه میکوریزی نوع آربوسکولار می‌باشد. این نوع همزیستی، بین ریشه‌ی بازدانگان، نهاندانگان، سرخس‌ها، خزه‌ها و قارچ‌های میکوریز بوجود می‌آید.

در بین نهاندانگان تعدادی از خانواده‌ها از جمله Amaranthaceae ، Brassicaceae و Chenopodiaceae فاقد این نوع همزیستی می‌باشند. سایر خانواده‌های گیاهی و بخصوص آنهایی که دارای ارزش اقتصادی برای انسان می‌باشند، همگی از میزبان‌های این قارچ‌ها هستند. قارچ‌های میکوریز آربوسکولار بیوتروف‌های اجباری هستند بدین معنی که فقط در حضور گیاه میزبان مناسب، قادر به هاگزایی و تکمیل چرخه زندگی خود می‌باشند.

بر طبق شواهد دیرینه‌شناسی از عوامل اصلی استقرار گیاهان بر روی خشکی‌ها برقراری این نوع رابطه همزیستی میکوریزی بوده‌است و به این دلیل این قارچ‌ها تاثیر زیادی بر نحوه تکامل سیستم ریشه‌ای گیاهان داشته‌اند.

این قارچ‌ها اندام خاصی را به نام آربوسکول در پوست ریشه گیاه میزبان بوجود می‌آورند که در واقع محل تبادل عناصر غذایی بین دو همزیست می‌باشد. آربوسکول‌ها ساختارهای منشعب درختچه‌مانندی هستند که بین دیواره سلولی و غشای پلاسمایی تشکیل می‌شوند. زمان تشکیل آنها دو روز بعد از نفوذ به ریشه است. اندام خاص دیگری که در این نوع همزیستی بوجود می‌آید وزیکول نام دارد که در واقع مملو از مواد غذایی بوده و نقش ذخیره‌ای را ایفا می‌کند (٦٩).

۱-۷-۳ نقش و فواید قارچ‌های میکوریز

۱) افزایش تأمین تغذیه‌ی گیاه با توسعه‌ی حجم خاکی که کاوش و در اختیار گیاه گذاشته می‌شود.

۲) افزایش تولید

۳) گره‌زایی و تثبیت نیتروژن در گیاهان لگوم

٤) افزایش تأمین تغذیه‌ی گیاه با کسب فرم‌هایی از عناصر غذایی که قابل دسترس گیاه نمی‌باشند.