دانشگاه ارومیه

دانشکده علوم

گروه زیست شناسی

پایان نامه جهت اخذ درجه کارشناسی ارشد

گرایش: فیزیولوژی گیاهی

عنوان :

بررسی تاثیرغلظت های مختلف عصاره آبی برگ گردو بر شاخص های بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی گیاه جعفری (*Petroselinum crispum* Mill.) تحت همزیستی سه گونه قارچ میکوریز آربوسکولار

استاد راهنما :

دکتر جلیل خارا

تنظیم و نگارش :

شکیبا عزیزبیگی

آذر ۱۳۹۲

« حق چاپ برای این اثر برای دانشگاه ارومیه محفوظ است. »

ماحصل آموخته هایم را تقدیم میکنم به:

خدایی که آفرید

جهان را، انسان را، عقل را، علم را، عشق را

و به کسانی که عشقشان را در وجودم دمید:

پدرم استوارترین تکیه گاهم

مادرم سبزترین نگاه زندگیم

همسرم همراه لحظه های خوشی و حامی اوقات سختیم

و خواهرانم نشانه های لطف الهی در زندگیم

و به مصداق ﴿من لم یشکر المخلوق لم یشکر الخالق﴾ سپاسگذارم از:

استاد راهنمایم، جناب آقای دکتر جلیل خارا که دلسوزانه مرا در راه به انجام رسانیدن رساله حاضر یاری

لطف حق بدرقه راهشان باد.

داوران محترم،

دکتر جامعی و دکتر عباسپور

سایر اساتید گرامی گروه زیست شناسی،

دکتر حیدری، دکتر حسینی و دکتر رحمانی

دوستان خوبم،

خانم صابونچیان، خانم عظیمی، خانم نجفی، آقای نوری و آقای عبدلی

و همه کسانی که بی لطف و صبر و زحمتشان تلاش اینجانب به ثمر نمی نشست.

فهرست مطالب

عنوان **صفحه**

چکیده ۱

فصل اول: کلیات

۱-۱ تعریف دگر آسیبی ۳
۱-۲ خاستگاه، آزاد شدن و سنتز آللوکمیکال‌ها ۴
۱-۳ نقش زیستی آللوکمیکال‌ها ۷
۱-۳-۱ اثر بر آنزیم‌ها ۷
۱-۳-۲ اثر بر ریخت شناسی سلول ۸
۱-۳-۳ اثر بر فتوسنتز ۸
۱-۳-۴ اثر بر کلروفیل ۸
۱-۳-۵ اثر بر تنفس ۹
۱-۳-۶ اثر بر عملکرد غشا ۹
۱-۳-۷ اثر بر دانه‌رست ۱۰
۱-۳-۸ اثر بر هورمون‌های گیاهی ۱۰
۱-۴ دگرآسیبی درختان ۱۱
۱-۴-۱ مهم‌ترین درختان دارای توانائی دگرآسیبی ۱۲
۱-۵ تعریف همزیستی میکوریزی ۱۵
۱-۶ طبقه‌بندی انواع همزیستی میکوریزی ۱۶
۱-۶-۱ اکتندو میکوریز ۱۶
۱-۶-۲ آربوتوئید میکوریز ۱۷
۱-۶-۳ اریکوئید میکوریز ۱۷
۱-۶-۴ مونوتروپوئید میکوریز ۱۷
۱-۶-۵ ارکید میکوریز ۱۷
۱-۶-۶ وزیکولار- آربوسکولار ۱۸
۱-۶-۷ اکتو میکوریز ۱۸
۱-۷ گیاهان میزبان ۱۹
۱-۸ وابستگی میکوریزی ۲۰
۱-۹ همزیستی وزیکولار- آربوسکولار ۲۱
۱-۹-۱ خصوصیات کلی و ساختار ۲۱
۱-۹-۲ ساختارهای قارچ وزیکولار- آربوسکولار در خاک ۲۲
۱-۹-۳ ساختارهای قارچ وزیکولار- آربوسکولار در ریشه ۲۲
۱-۱۰ جذب و انتقال فسفات به گیاه میزبان ۲۳

۱-۱۰-۱ مکانیسم‌های افزایش جذب فسفر ۲۳
۱-۱۰-۲ انتقال فسفات به گیاه میزبان ۲۴
۱-۱۰-۳ دو راه برای انتقال فسفر ۲۵
۱-۱۱ منافع همزیستی میکوریزی ۲۶
۱-۱۲ خصوصیات گیاه جعفری ۲۷
۱-۱۳ اهداف مطالعه ۲۹

فصل دوم: مواد و روش‌ها

۲-۱ تهیه مایه تلقیح قارچ میکوریز ۳۱
۲-۱-۱ آماده سازی بستر کشت ۳۱
۲-۱-۲ افزودن مایه تلقیح قارچ میکوریز ۳۱
۲-۱-۳ کاشت گیاه میزبان ۳۱
۲-۱-۴ شرایط رشد گیاه میزبان ۳۲
۲-۱-۵ برداشت گیاه میزبان ۳۴
۲-۲ طرح آزمایش و آماده سازی گلدان‌ها جهت کاشت جعفری ۳۴
۲-۳ تهیه عصاره آبی برگ گردو ۳۵
۲-۴ تعیین وزن تر و خشک ۳۵
۲-۵ اندازه‌گیری میزان رنگیزه‌ها ۳۶
۲-۶ اندازه‌گیری محتوای قندهای محلول ۳۶
۲-۷ اندازه‌گیری پروتئین محلول به روش فولن- لوری ۳۷
۲-۸ اندازه‌گیری محتوای پرولین ۳۹
۲-۹ اندازه‌گیری محتوای آمینو اسیدهای آزاد ۳۹
۲-۱۰ طرز تهیه عصاره گیاهی جهت تعیین میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان ۴۰
۲-۱۰-۱ اندازه‌گیری فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز (APX) ۴۰
۲-۱۰-۲ اندازه‌گیری فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز (GPX) ۴۱
۲-۱۱ اندازه‌گیری میزان پراکسیداسیون چربی‌ها ۴۱
۲-۱۲ رنگ‌آمیزی ریشه گیاهان میکوریزی ۴۱
۲-۱۳ تعیین درصد همزیستی ریشه گیاهان میکوریزی ۴۲
۲-۱۴ محاسبات آماری ۴۳

فصل سوم: نتایج

۳-۱ علائم مورفولوژیکی گیاه جعفری تحت تاثیر عصاره آللوپات ۴۵
۳-۲ طول اندام هوایی و ریشه ۴۵
۳-۳ وزن تر اندام هوایی و ریشه ۴۷
۳-۴ وزن خشک اندام هوایی و ریشه ۴۸

۳-۵ محتوای کلروفیل a ۴۹
۳-۶ محتوای کلروفیل b ۵۰
۳-۷ محتوای کاروتنوئید کل ۵۱
۳-۸ محتوای قند های محلول ۵۲
۳-۹ محتوای پروتئین محلول ۵۴
۳-۱۰ محتوای پرولین ۵۵
۳-۱۱ محتوای آمینو اسیدهای آزاد ۵۶
۳-۱۲ میزان فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز ۵۷
۳-۱۳ فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز ۵۹
۳-۱۴ محتوای مالون دی آلدئید ۶۰
۳-۱۵ درصد آغشتگی ریشه با قارچ‌های میکوریز آربوسکولار ۶۱

فصل چهارم: بحث

۴-۱ علائم مورفولوژیکی گیاه جعفری در زمان برداشت ۶۴
۴-۲ تغییرات شاخص‌های رشدی (وزن تر، خشک و طول اندام هوایی و ریشه) ۶۴
۴-۳ تغییرات محتوای رنگیزه های فتوسنتزی ۶۷
۴-۴ تغییرات محتوای قند های محلول ۶۸
۴-۵ تغییرات محتوای پروتئین محلول، اسیدهای آمینه آزاد و پرولین ۷۰
۴-۶ تغییرات فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدان ۷۲
۴-۷ تغییرات میزان مالون دی آلدئید ۷۴
۴-۸ درصد آغشتگی (کلونیزاسیون) ریشه با قارچ‌های میکوریز آربوسکولار ۷۵
۴-۹ نتیجه گیری ۷۶
۴-۱۰ پیشنهاد ها ۷۷

منابع و ماخذ: ۷۸
منابع فارسی ۷۹

پیوست ها و ضمائم ۸۸

فهرست اشکال و نمودار

عنوان **صفحه**

شکل ۱-۱: برگ، ریشه و لاشبرگ، منابع اصلی آللوکمیکال ها ۵
شکل۲-۱: مسیرهای بیوشیمیایی سنتز گروه های اصلی آللوکمیکال ها..... ۷
شکل۳-۱: عوامل محیطی زیستی و غیر زیستی موثر بر پاسخ گیاه به آللوکمیکال ها..... ۱۱
شکل۴-۱: مسیر انتقال فسفات ۲۵
شکل۱-۲: گیاه میزبان (ذرت)، هفته سوم..... ۳۲
شکل۲-۲: گیاه میزبان (ذرت)، هفته چهارم ۳۳
شکل۳-۲: گیاه میزبان (ذرت)، هفته هشتم ۳۳
شکل ۱-۳: تغییرات طول اندام هوایی گیاهان جعفری غیر میکوریزایی و میکوریزایی تلقیح شده با سه گونه قارچ تحت غلظت های مختلف عصاره آللوپات..... ۴۶
شکل۲-۳: تغییرات طول ریشه گیاهان جعفری غیر میکوریزایی و میکوریزایی تلقیح شده با سه گونه قارچ تحت غلظت های مختلف عصاره آللوپات..... ۴۶
شکل۳-۳: تغییرات وزن تر اندام هوایی گیاهان جعفری غیر میکوریزایی و میکوریزایی تلقیح شده با سه گونه قارچ تحت غلظت های مختلف عصاره آللوپات..... ۴۷
شکل۴-۳: تغییرات وزن تر ریشه گیاهان جعفری غیر میکوریزایی و میکوریزایی تلقیح شده با سه گونه قارچ تحت غلظت های مختلف عصاره آللوپات..... ۴۸
شکل۵-۳: تغییرات وزن خشک اندام هوایی گیاهان جعفری غیر میکوریزایی و میکوریزایی تلقیح شده با سه گونه قارچ تحت غلظت های مختلف عصاره آللوپات..... ۴۹
شکل۶-۳: تغییرات وزن خشک ریشه گیاهان جعفری غیر میکوریزایی و میکوریزایی تلقیح شده با سه گونه قارچ تحت غلظت های مختلف عصاره آللوپات..... ۴۹
شکل۷-۳: تغییرات محتوای کلروفیل a در گیاهان جعفری غیر میکوریزایی و میکوریزایی تلقیح شده با سه گونه قارچ تحت غلظت های مختلف عصاره آللوپات..... ۵۰
شکل۸-۳: تغییرات محتوای کلروفیل b در گیاهان جعفری غیر میکوریزایی و میکوریزایی تلقیح شده با سه گونه قارچ تحت غلظت های مختلف عصاره آللوپات..... ۵۱
شکل۹-۳: تغییرات محتوای کاروتنوئید کل در گیاهان جعفری غیر میکوریزایی و میکوریزایی تلقیح شده با سه گونه قارچ تحت غلظت های مختلف عصاره آللوپات..... ۵۲
شکل۱۰-۳: تغییرات محتوای قندهای محلول اندام هوایی گیاهان جعفری غیر میکوریزایی و میکوریزایی تلقیح شده با سه گونه قارچ تحت غلظت های مختلف عصاره آللوپات..... ۵۳
شکل۱۱-۳: تغییرات محتوای قندهای محلول ریشه گیاهان جعفری غیر میکوریزایی و میکوریزایی تلقیح شده با سه گونه قارچ تحت غلظت های مختلف عصاره آللوپات..... ۵۳

شکل۱۲-۳: تغییرات محتوای پروتئین محلول اندام هوایی گیاهان جعفری غیر میکوریزایی و میکوریزایی تلقیح شده با سه گونه قارچ تحت غلظت های مختلف عصاره آللوپات ۵۴
شکل۱۳-۳: تغییرات محتوای پروتئین محلول ریشه گیاهان جعفری غیر میکوریزایی و میکوریزایی تلقیح شده با سه گونه قارچ تحت غلظت های مختلف عصاره آللوپات ۵۵
شکل۱۴-۳: تغییرات محتوای پرولین اندام هوایی گیاهان جعفری غیر میکوریزایی و میکوریزایی تلقیح شده با سه گونه قارچ تحت غلظت های مختلف عصاره آللوپات ۵۶
شکل۱۵-۳: تغییرات محتوای آمینواسیدهای آزاد در گیاهان جعفری غیر میکوریزایی و میکوریزایی تلقیح شده با سه گونه قارچ تحت غلظت های مختلف عصاره آللوپات ۵۷
شکل۱۶-۳: تغییرات فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز (APX) در اندام هوایی گیاهان جعفری غیر میکوریزایی و میکوریزایی تلقیح شده با سه گونه قارچ تحت غلظت های مختلف عصاره آللوپات ۵۸
شکل۱۷-۳: تغییرات فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز (APX) در ریشه گیاهان جعفری غیر میکوریزایی و میکوریزایی تلقیح شده با سه گونه قارچ تحت غلظت های مختلف عصاره آللوپات ۵۸
شکل۱۸-۳: تغییرات فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز (GPX) در اندام هوایی گیاهان جعفری غیر میکوریزایی و میکوریزایی تلقیح شده با سه گونه قارچ تحت غلظت های مختلف عصاره آللوپات ۵۹
شکل۱۹-۳: تغییرات فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز (GPX) در ریشه گیاهان جعفری غیر میکوریزایی و میکوریزایی تلقیح شده با سه گونه قارچ تحت غلظت های مختلف عصاره آللوپات ۶۰
شکل۲۰-۳: تغییرات محتوای مالون دی آلدئید (MDA) در اندام هوایی گیاهان جعفری غیر میکوریزایی و میکوریزایی تلقیح شده با سه گونه قارچ تحت غلظت های مختلف عصاره آللوپات ۶۱
شکل۲۱-۳: درصد همزیستی ریشه گیاهان جعفری تلقیح شده با سه گونه قارچ تحت غلظت های مختلف عصاره آللوپات ... ۶۲

چکیده:

آللوپاتی نوعی تداخل در رشد بوده که ناشی از تولید مواد شیمیایی توسط بافت‌های زنده یا مرده و یا بافت‌های در حال تجزیه می‌باشد. درخت گردو یکی از گیاهان مهم آللوپات به شمار می آید. آسیب به گیاهانی که در نزدیکی درختان گردو رشد می‌کنند به دلیل تولید ماده‌ی شیمیایی ژوگلون (Juglone) است. این تحقیق به مطالعه‌ی تأثیر آللوپاتیک عصاره‌ی آبی برگ گردو (*Juglans regia* L.) بر ویژگی‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاهان جعفری (*Petroselinum crispum* Mill.) تلقیح شده با سه گونه قارچ میکوریز (*Glomus etunicatum*، *G.versiforme* و *G. intraradices*) و گیاهان غیرمیکوریزی تحت شرایط گلخانه‌ای پرداخته است. آزمایش به صورت طرح کاملاً تصادفی با سه سطح غلظت عصاره‌ی آبی برگ گردو (کامل، نصف و یک چهارم) و با دو تیمار قارچی (با و بدون قارچ) در سه تکرار انجام گرفت. اندام هوایی و ریشه‌ی گیاهان ۴۰ روزه مورد بررسی قرار گرفتند. تلقیح با قارچ‌های میکوریز آربوسکولار باعث افزایش وزن تر و خشک ریشه و اندام هوایی شد و اثر بازدارنده‌ی ماده‌ی آللوپات را بر روی وزن تر و خشک ریشه و اندام هوایی کاهش داد. در این بررسی افزایش غلظت عصاره‌ی آبی برگ گردو باعث کاهش طول اندام هوایی و ریشه در گیاهان میکوریزی و غیرمیکوریزی شد که این کاهش در گیاهان میکوریزی کمتر از گیاهان غیرمیکوریزی بود. همچنین افزایش غلظت عصاره آبی برگ گردو باعث کاهش میزان کلروفیل a و b شد. این کاهش در حضور غلظت‌های کم ژوگلون در گیاهان میکوریزی کمتر از گیاهان غیرمیکوریزی بود؛ اما غلظت بالای ماده‌ی آللوپات مانع تأثیر میکوریز بر محتوای کلروفیل a و b شد. افزایش غلظت عصاره‌ی آبی برگ گردو باعث افزایش محتوای کاروتنویید شد و این افزایش در گیاهان میکوریزی بیشتر از گیاهان غیرمیکوریزی بود. محتوای قندهای محلول و محتوای پروتئین کل در ریشه و اندام هوایی گیاهان میکوریزی و غیرمیکوریزی در غلظت ۱/۴ افزایش و سپس در غلظت‌های بالا کاهش یافت. با افزایش غلظت عصاره‌ی آبی برگ گردو محتوای پرولین، آمینو اسیدهای آزاد و مالون دی‌آلدئید و همچنین فعالیت آنزیم‌های آسکوربات پراکسیداز و گایاکول پراکسیداز در گیاهان افزایش یافت که این افزایش در گیاهان غیرمیکوریزی بیشتر از گیاهان میکوریزی بود. درصد همزیستی در گیاهان تلقیح شده با قارچ *G.versiforme* در مقایسه با گیاهان تلقیح شده با دو گونه‌ی قارچ دیگر بیشتر بود. نتایج به طور کلی نشان دهنده‌ی بهبود شرایط فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاهان جعفری تحت تاثیر ماده آللوپاتیک موجود در عصاره آبی برگ گردو در اثر همزیستی میکوریزی با قارچ‌های نامبرده می‌باشند.

فصل اول

کلیات

۱-۱ تعریف دگر آسیبی:

واژه‌ی «آللوپاتی»، نخستین بار به وسیله‌ی هانس مولیش ابداع شد و به برهم کنش‌های بیوشیمیایی(تحریکی یا بازدارنده) بین گیاهان و بین آن‌ها و میکروارگانیسم‌ها اطلاق گردید (Nelson, 1996). البته آللوپاتی از واژه‌ی یونانی «آللون» به معنی یکدیگر و پسوند «پاتو» یا «پاتوز» به معنی رنج بردن یا بیماری یا احساس منفی، مشتق شده است. بنابراین مفهوم تحت الفظی این واژه، بر هم کنش‌های مثبت را در بر نمی‌گیرد (Kohli *et al.*, 2001). Rice (۱۹۸۴) دگر آسیبی را به عنوان «اثرات مفید یا مضر مستقیم یا غیرمستقیم گیاهان بر یکدیگر به واسطه‌ی تولید ترکیبات شیمیایی که وارد محیط می‌گردند»، معرفی نمود. بنابراین، اثرات ممکن است مثبت یا منفی باشند و ماده‌ی شیمیایی مسئول این اثرات، به حالت مایع یا گازی است. مواد شیمیایی مسئول دگر آسیبی از گیاه زنده، برگ‌های جدا شده یا گیاه مرده تراوش و یا در نتیجه‌ی تجزیه‌ی میکروبی یا شیمیایی بقایای گیاه آزاد می‌گردند (Nelson and Coutts, 1997). Rice در سال‌های ۱۹۷۴، ۱۹۸۳، ۱۹۸۴ و ۱۹۹۵ مطالب قابل توجهی درباره‌ی دگر آسیبی گزارش داده است (Kohli *et al.*, 2001). تألیف وی در سال ۱۹۷۴ درباره‌ی دگر آسیبی، نخستین کتاب منتشر شده به زبان انگلیسی است. وی در چاپ دوم آن، دگر آسیبی را مشابه مولیش تعریف نمود.

تعاریف دیگر واژه‌ی دگر آسیبی که به وسیله‌ی محققان متعددی بیان شده، یا مفهوم کلی و روح تعریف مولیش هماهنگی دارد. اما عده‌ای از محققان، دگر آسیبی را فرایندی منفی معرفی می‌نمایند. البته، مواد شیمیایی باید به مقدار کافی آزاد گردند تا اثرات دگر آسیبی را نشان دهند. نتایج پژوهش‌های دگر آسیبی در زمینه‌ی علوم کشاورزی و جنگلداری، حفظ نباتات، تولید گیاه، شیمی، میکروبیولوژی، بیوشیمی، علوم خاک، شیمی فراورده‌های طبیعی، علوم طبیعی، آسیب‌شناسی گیاهی و حشره‌شناسی، کاربرد دارد. علاوه بر آن، دگر آسیبی به عنوان استراتژی کاهش آلودگی محیط و افزایش تولیدات کشاورزی در

کشاورزی پایدار، مطرح می‌گردد. بدین ترتیب این علم، اهمیت جهانی یافته و نزد متخصصان علوم کشاورزی و زیستی، مورد توجه روزافزونی قرار دارد (میقانی، ۱۳۸۲).

چون علف‌های هرز، مهارت زیادی در تداخل دارند، در دگر آسیبی، اثرات شیمیایی علف‌های هرز بر گیاهان زراعی مورد توجه ویژه‌ای قرار دارد. البته گیاهان زراعی نیز توانایی دگر آسیبی دارند (Lovett, 1990).

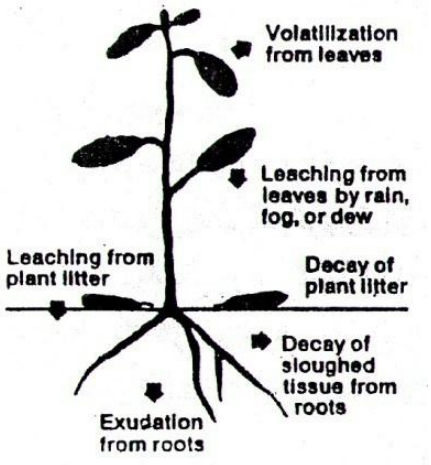
هدف اصلی پژوهش‌های آللوپاتی، ارائه‌ی دلیلی برای تداخل مواد شیمیایی در شرایط طبیعی و معرفی آللوکمیکال‌هایی است که رشد گیاهان دیگر و میکروارگانیسم‌ها را در اکوسیستم‌های طبیعی یا زراعی باز می‌دارند. هدف دیگر این علم، جداسازی و شناسایی آللوکمیکال‌های گیاهان یا میکروارگانیسم‌ها یا آللوکمیکال‌های موجود در محیط است. اثرات تحریکی آللوکمیکال‌ها نیز قابل توجه است، اما مورد بررسی محدودی قرار گرفته‌اند (Anaya, 1999).

۲-۱ خاستگاه، آزاد شدن و سنتز آللوکمیکال‌ها:

منابع مولد آللوکمیکال‌ها در محیط گیاه زراعی شامل میکروارگانیسم‌ها، علف‌های هرز معین، گیاهان زراعی قبل یا کنونی است. میکروارگانیسم‌ها، علف‌های هرز یا گیاهان زراعی، تحت تأثیر این ترکیبات قرار می‌گیرند (Einhellig, 1996). آللوکمیکال‌ها در برگ، ریشه، ساقه، میوه، ریزوم، بذر، گل، دانه‌ی گرده و جوانه مستقرند (Narwal and Tauro, 1996). البته غلظت آن‌ها بر حسب نوع اندام، متفاوت است. پژوهش‌های متعددی، غلظت آن‌ها را در نوشاخه بیشتر از ریشه، گزارش داده‌اند و به طور کلی برگ‌ها را منبع اصلی آللوکمیکال‌ها می‌دانند (Narwal and Tauro, 1996). عده‌ای از محققان نیز برگ، ریشه و بذر را منابع اصلی آللوکمیکال‌ها می‌دانند. البته به نظر می‌رسد که برای حداکثر اثر روی گیاه هدف، این ترکیبات باید در ریشه، برگ یا ساقه (نه در گل و بذر) انباشته گردند.

این ترکیبات یا در واکوئل سلولی که دور از مرکز متابولیک است و یا در ساختارهای ذخیره‌ای نظیر کرک‌های مریم گلی مستقرند (Kohli *et al.*, 2001). به طور کلی، محل ذخیره‌ی آللوکمیکال‌ها را میزان چربی دوست بودن آن‌ها تعیین می‌نماید. ترکیبات چربی دوست نظیر بسیاری از ترپنوئیدها در ساختارهای ترشحی (نظیر کرک‌های غده‌ای و مجاری رزین) یا در موم کوتیکولی یافت می‌شوند. ترکیبات آبدوست، در دیواره‌ی سلولی یا واکوئل‌ها مستقر می‌شوند (Orcutt and Nilsen, 2000).

آللوکمیکال‌ها از طریق آبشوئی لاشبرگ و بخش‌های زنده‌ی گیاه، تراوش‌های ریشه، تبخیر از اندام‌های هوائی، تجزیه‌ی بقایای گیاه، فعالیت میکروب‌ها و عملیات زراعی نظیر شخم‌زدن بقایا، وارد خاک می‌گردند (Narwal and Tauro, 1996). هر چند آللوکمیکال‌ها در اندام‌های متعددی وجود دارند، اما حضور آن‌ها به معنی وقوع دگر آسیبی نیست (شکل ۱-۱).



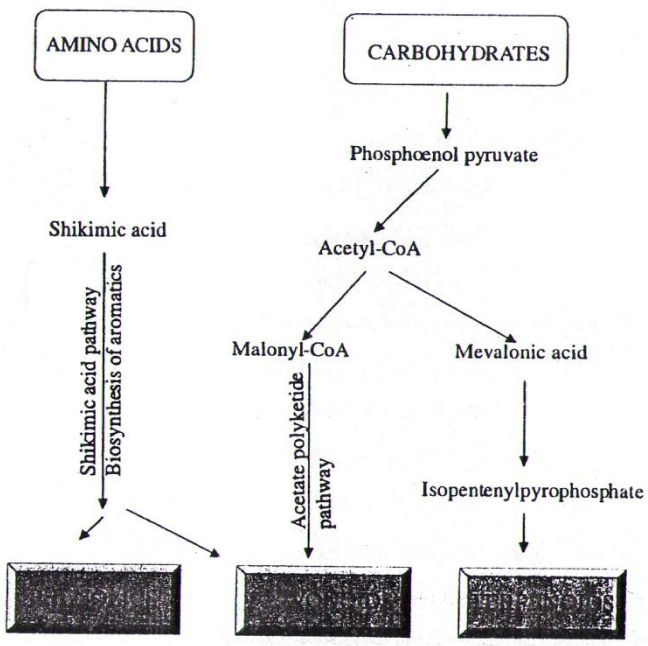
شکل ۱-۱: برگ، ریشه و لاشبرگ، منابع اصلی آللوکمیکال‌ها محسوب می‌گردند (Narwal and Tauro, 1996)

برای برقراری دگر آسیبی، باید آن‌ها از گیاه وارد محیط شوند، غلظت آن‌ها در خاک کافی باشد و پایداری مناسبی در خاک داشته باشند تا میکروارگانیسم‌ها و گیاهان دیگر را تحت تأثیر قرار دهند (Inderjit, 1996). برای این‌که دگرآسیبی واقعاً به وسیله‌ی آللوکمیکال‌ها روی دهد، روندهای زیر باید انجام گیرند: تولید موادشیمیایی ویژه به وسیله‌ی گیاه میزبان، انتقال این ترکیبات از میزبان به گیاه هدف،

تماس گیاه هدف با مقدار کافی از ترکیبات مورد نظر. آللوکمیکال‌ها به علت برهم کنش با اجزای خاک، ممکن است به گیاه هدف نرسند. بنابراین درک فرایندها و عوامل مؤثر بر انتقال آللوکمیکال‌ها از گیاه میزبان به گیاه هدف از راه خاک برای روشن شدن مکانیسم‌های دگرآسیبی، ضروری به نظر می‌رسد. بعضی از آللوکمیکال‌ها بعد از آزاد شدن، سمی هستند اما عده‌ای دیگر نظیر ژوگلان، پس از تغییری که در خاک می‌یابند، سمی می‌شوند (Kohli *et al.*, 2001).

دگرگوهره های ثانویه[1] با تغییر فراورده‌های متابولیسمی اولیه نظیر قند، لیپید، پروتئین، آمینواسید، پورین‌ها و پیریمیدین‌ها در طی چند مسیر بیوسنتزی اصلی، سنتز می‌شوند. سنتز فراوان‌ترین آللوکمیکال‌های مطالعه شده از مسیر اسیدهای شیکیمیک و موالونیک، می‌گذرد (شکل۲-۱). به عنوان مثال، بیوسنتز فنل‌ها از مسیر شیکمیک اسید انجام می‌گیرد. فلاوونوئیدها دارای گروه‌های ساختمانی هستند که هم از مسیرهای شیکیمیک (فنیل آلانین) و هم از استات، سرچشمه می‌گیرند. مسیرهای بیوسنتزی دیگری نیز برای آللوکمیکال‌ها وجود دارد. استروئیدها و ترپنوئیدها از استیل کوآنزیم A و موالونیک اسید، منشأ می‌گیرند. بسیاری از آللوکمیکال‌های معروف نظیر سیانوگلیکوزیدها از آمینواسیدها مشتق می‌شوند. سنتز آمینواسیدهای غیرپروتئینی به آمینواستیل- tRNA سنتتاز وابسته است که تعیین کننده‌ی نوع سمی یا غیرسمی آمینو اسیدها برای سنتز پروتئین می‌باشد (Orcutt and Nilsen, 2000).

[1] Secondary Metabolites



شکل ۲-۱: مسیرهای بیوشیمیایی سنتز گروه‌های اصلی آللوکمیکال‌ها (Orcutt and Nilsen, 2000)

۳-۱ نقش زیستی آللوکمیکال‌ها:

آللوکمیکال‌ها عملکردهای چندگانه‌ای دارند و بعنوان ترکیبات دارای فعالیت‌های ضدعلفخواری، ضدانگلی، ضدقارچی، ضدباکتری و از جمله سموم گیاهی معرفی می‌شوند (Muller and Scheepuns, 2000)

۱-۳-۱ اثر بر آنزیم‌ها:

بسیاری از آللوکمیکال‌ها قادرند عملکرد آنزیم‌های ویژه‌ای را تغییر دهند. به عنوان مثال، اسیدهای فنلی، فعالیت آنزیم اکسین اکسیداز را تنظیم می‌نمایند. تانن‌ها و بسیاری از ترکیبات فنلی دیگر، فعالیت آمیلاز، سلولاز، پلی گالاکتوروناز، پپیسین، دهیدروژنازها، دکربوکسیلازها و ... را باز می‌دارند. مشتقات سینامیک اسید، فعالیت فنیل آلانین آمونیالیاز (PAL) را باز می‌دارند و بنابراین در متابولیسم فنیل پروپانوئیدی نقش تنظیمی دارند (Kohli *et al.*, 2001).

۲-۳-۱ اثر بر ریخت شناسی سلول:

آلکالوئیدهائی نظیر مونوترپن‌های فرار، به ویژه سینئول و کامفور، تقسیم سلولی را کاهش می‌دهند و باعث افزایش قطر و کاهش طول سلول‌های ریشه و تشکیل هسته‌ی نامنظم در آن‌ها می‌گردند. کومارین‌ها علاوه بر این فعالیت‌ها، سلول‌های غنی از واکوئل ایجاد می‌نمایند. مطالعه با میکروسکوپ الکترونی گذاره (TEM)، نشان داده که تماس سلول‌های رأس ریشه با آلکالوئیدهای گرامین و هوردنین، باعث آسیب به دیواره‌های سلولی، عدم سازمانیابی اندامک‌ها، افزایش تعداد واکوئل‌ها و ظهور دانه‌های چربی می‌گردد و بیانگر کند شدن متابولیسم ذخائر غذایی است. آلکالوئیدهای اسکوپولامین و هیوسیامین، پاسخ‌های مشابهی را القا می‌نمایند (میقانی، ۱۳۸۲).

۳-۳-۱ اثر بر فتوسنتز:

فرولیک اسید با غلظت ۷۰۰-۵۰۰ میکرومول، فتوسنتز را در دانه‌رست‌های پنبه تا دو سوم میزان شاهد کاهش می‌دهد. این ترکیب باعث کاهش هدایت روزنه‌ای و افزایش مقاومت برگ نیز می‌گردد. سینامیک و بنزوئیک اسیدها، اسکوپولتین و کلروژنیک اسید، فتوسنتز را در گیاه کامل باز می‌دارند. سمی‌ترین ترکیب برای فتوسنتز، سالیسیلیک اسید است. اسیدهای فرولیک، p- کوماریک، کلروژنیک و وانیلیک با غلظت ۱۰۰ میکرومول، فتوسنتز را در سلول‌های جدا شده با آنزیم برگ گاوپنبه، ۳۳ تا ۶۵ درصد کاهش می‌دهند. بنابراین بازدارندگی فتوسنتز در سوسپانسیون سلولی، نسبت به گیاهان دست نخورده، با غلظت کمتری از آللوکمیکال‌ها روی می‌دهد که بیانگر اثرات بافری گیاه کامل بر فرایند فتوسنتز است. کاهش فتوسنتز باعث کاهش رشد می‌شود (Inderjit and Einhellig, 1993).

٤-۳-۱ اثر بر کلروفیل:

آللوکمیکال‌ها قادرند مقدار کلروفیل را تغییر دهند. اسیدهای وانیلیک، فرولیک و p- کوماریک، کلروفیل را در برگ سویا کاهش می‌دهند اما فتوسنتز سورگوم را تحت تأثیر قرار نمی‌دهند. روشن نیست که

کاهش مقدار کلروفیل ناشی از تخریب و یا به علت کاهش سنتز آن است. کاهش کلروفیل یک پاسخ عمومی به آللوکمیکال‌هاست که ممکن است پدیده‌ای ثانوی و ناشی از آسیب سلولی باشد (Inderjit and Einhellig, 1993).

۵-۳-۱ اثر بر تنفس:

مطالعه‌ی سوسپانسیون‌های میتوکندریائی نشان می‌دهد که آللوکمیکال‌های مختلف، به متابولیسم تنفس آسیب می‌رسانند و ترتیب سمیت آن‌ها عبارت است از: کوتینون‌ها > کومارین‌ها > اسیدهای فنلی. کومارین‌هائی نظیر سورگولئون و ژوگلان در غلظت‌های بسیار پایین در میتوکندری، فعالند. ژوگلان، شار الکترون را در طول سیتوکروم‌ها تغییر می‌دهد. اما نوعی مسیر فرعی برای اکسیژن ایجاد می‌نماید. سورگولئون، جریان الکترون را بین کمپلکس سیتوکروم b و c_1 باز می‌دارد. فلاوونوئیدها، اولین گروه آللوکمیکال‌های بازدارنده‌ی جذب اکسیژن میتوکندریائی‌اند. تعدادی از آن‌ها، تولید ATP را در میتوکندری متوقف می‌نمایند. تفاوت‌های ساختمانی جزئی بین فلاوونوئیدها، فعالیت آن‌ها را کاملاً تحت تأثیر قرار می‌دهد. مطابق جدول ۳، غلظت اسیدهای فنلی لازم برای بازدارندگی جذب اکسیژن میتوکندریائی، بسیار بیشتر از فلاوونوئیدهاست (Inderjit and Einhellig, 1993).

٦-۳-۱ اثر بر عملکرد غشا:

ترکیبات فنلی به ویژه مشتقات سینامیک و بنزوئیک اسیدها، اثر قابل توجهی بر غشا دارند. تیمارهای ۲۵۰ میکرومولی آن‌ها باعث کاهش سریع پتانسیل غشائی سلول‌های ریشه‌ی جو می‌گردد. شدت دِپلاریزه شدن بستگی به حلالیت لیپید آن‌ها دارد. سالیسیلیک اسید عملکرد غشا را تغییر می‌دهد و در غلظت ۱۰ میکرومول، پتانسیل غشای میتوکندری را بر هم می‌زند. بنابراین اسیدهای فنلی، باعث تغییر ساختار و نفوذپذیری غشا می‌گردند (میقانی، ۱۳۸۲).

۷-۳-۱ اثر بر دانه‌رست:

آللوکمیکال‌ها، آسیب ریخت‌شناسی مشابهی را بر دانه‌رست‌های علف‌های هرز و گیاهان زراعی، وارد می‌آورند. ریشه‌چه‌ها، کوتاه‌تر بوده رئوس قهوه‌ای خواهند داشت و میزان رشد دانه رست‌ها کندتر از گیاهان شاهد خواهد بود. حتی در صورت زنده ماندن، دانه رست‌ها در مراحل اولیه‌ی رشد تحت کنترل شدید این ترکیبات خواهند بود. این پدیده در مزرعه، توازن را به نفع گیاه مولد آللوکمیکال تغییر می‌دهد.

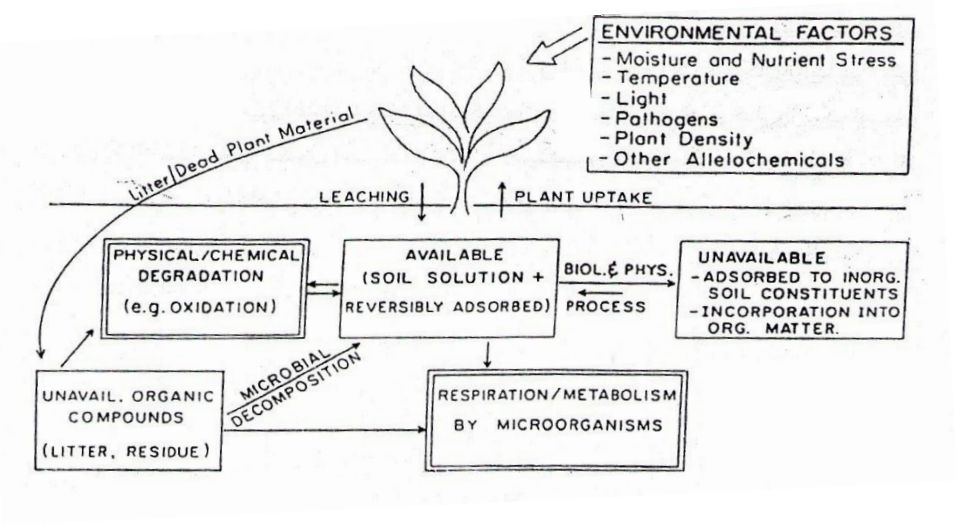
مطالعات میکروسکوپی نشان می‌دهند که سازمان‌یابی سلول‌ها تحت تأثیر آللوکمیکال‌ها قرار می‌گیرد. میتوکندری‌ها ظاهری غیرطبیعی نشان می‌دهند و ذخائر غذائی انباشته می‌گردند. بنابراین سلول‌ها قادر به استفاده‌ی کارا از ذخائر انرژی خود نخواهند بود. سلول‌های رأس ریشه‌ی دانه رست‌های تیمار شده با غلظت کم آلکالوئیدها، واکوئل‌های متعددی دارند که در آن‌ها مواد حاصل از تخریب سلول‌ها، انباشته می‌گردد. پاسخ مشابهی هنگام آسیب حاصل از قارچ‌ها، ویروس‌ها و فلزات سنگین مشاهده می‌گردد. بنابراین دگرآسیبی و پاسخ به آن، بخشی از سیستم عمومی ارتباط شیمیایی و پاسخ دفاعی موجودات زنده محسوب می‌گردد (Lovett, 1990).

۸-۳-۱ اثر بر هورمون‌های گیاهی:

نخستین علف‌کشی که کاربرد گسترده‌ای پیدا نمود، 2,4-D بود که مولکولی با فعالیت‌های مشابه اکسین است و در دهه‌ی ۱۹۴۰ معرفی شده است. بنابراین طبیعی است که ارزیابی اولیه‌ی آللوکمیکال‌ها با بررسی اثر آن‌ها بر فعالیت اکسین آغاز شده باشد. اسکوپولتین و ایزومرهای کلروژنیک اسید، بازدارنده‌ی اکسیداسیون اندول استیک اسید هستند و آللوکمیکال‌های فنلی قادرند غلظت این ترکیب را کاهش یا افزایش دهند. منوفنل‌هایی نظیر اسیدهای p- هیدروکسی بنزوئیک، وانیلیک، p- کوماریک و سیرینژیک، با تحریک بی‌کربوکسیل شدن اندول استیک اسید، آن را از دسترس دور می‌نمایند. هیدروکسامیک اسیدها

تمایل اتصال اکسین را به جایگاه‌های پذیرنده‌ی متصل به غشا، تغییر می‌دهند. این پدیده باعث بازدارندگی رشد کولئوپتیل یولاف زراعی می‌گردد. سمیت این ترکیبات به علت تداخل با فعالیت طبیعی اکسین‌هاست.

بعضی از آللوکمیکال‌های فنلی، پادکردار (آنتاگونیست) هورمون‌های گیاهی جیبرلین و آبسیزیک اسیدند. اثر ۱۰ ترکیب از جمله کومارینت و چند فلاوونوئید بر طویل شدن هیپوکوتیل، مخالف اثر آبسیزیک اسید است. تانن‌ها و ترکیبات فنلی دیگر از اثر تحریکی جیبرلین بر رشد طبیعی و سنتزآمیلاز، می‌کاهند. برهم زدن توازن هورمونی یکی از اثرات بازدارندگی ترکیبات فنلی مسئول دگرآسیبی به شمار می‌آید. بنابراین مواد اخیر، در تنظیم رشد و نمو مؤثرند (Inderjit and Einhellig, 1993).



شکل ۱-۳: عوامل محیطی زیستی و غیرزیستی مؤثر بر پاسخ گیاه به آللوکمیکال‌ها (Rizvi *et al.*, 1999)

۱-٤ دگرآسیبی درختان:

ثابت شده که درختان متعددی، رشد گیاهان مجاور خود را کاهش می‌دهند. این اثر کاهنده، عمدتاً رقابت برای کسب منابع رشد (نور خورشید، رطوبت خاک و مواد غذائی آن) و دگرآسیبی است. با وجودی که این پدیده در ظهور سیستم‌های جنگلی حاصلخیز حائز اهمیت است، اما پژوهش‌های معدودی روی آن انجام گرفته است (Narwal and Tauro, 1996). در اغلب موارد، لاشبرگ درختان، مانع رشد و استقرار

گیاهان مجاور می‌گردد. درک مکانیسم دگرآسیبی در سیستم زارعی- جنگلی قادر است باروری گیاهان زراعی را از طریق کنترل علف‌های هرز، عوامل بیماری‌زا، نماتودها و حشرات، افزایش دهد. بنابراین، دست‌ورزی و مدیریت صحیح سیستم‌های جنگلی- زراعی باعث ایجاد اکوسیستم‌های زراعی پایدار و بهبود کیفیت خاک می‌گردد (Amadioha, 2000). نخستین مقاله‌ی مروری معرفی گیاهان چوبی دارای توانائی دگرآسیبی، به وسیله‌ی Wooten و Elakovich (۱۹۹۵) ارائه شده است (Elakovich and Wooten, 1995).

۱-٤-۱ مهم‌ترین درختان دارای توانائی دگرآسیبی:

الف. گردو: گردو برای گیاهان اطراف خود، خطرناک می‌باشد. گردوی سیاه، کاج سفید و اقاقیا را از بین می‌برد. دانه رست‌های توس در مجاورت گردوی سیاه در طی ۳-۱ سال، از بین می‌روند. این پدیده به اثر دگرآسیبی گردوی سیاه، مربوط می‌گردد. عدم موفقیت در رشد گیاهان علفی مجاور و زیر درخت گردو را به وجود ژوگلان (۵- هیدروکسی ۱ و ۴- پنتاکوئینون) در برگ و میوه نسبت می‌دهند. هنگامی که تکه‌های پوست ریشه‌ی گردو در کشت هیدروپونیک گوجه فرنگی قرار می‌گیرند. گیاهان اخیر، پژمرده و ریشه‌هایشان طی ۴۸ ساعت، قهوه‌ای می‌گردند. افزودن پوست ریشه‌ی گردو به خاک گوجه فرنگی، مانع رشد آن می‌گردد. بنابراین ژوگلان «سمی» است. این ترکیب هنگام تزریق به ساقه‌ی گوجه فرنگی و یونجه، سمیت نشان می‌دهد. نشان داده شده عصاره‌های آبی لاشبرگ، نوشاخه، آبشویه‌های طبیعی باران و خاک زیر درخت گردو می‌توانند جوانه‌زنی، رشد اولیه‌ی دانه‌رست، وزن‌تر و خشک و مقدار رطوبت ذرت و لوبیا را کاهش می‌دهند. این یافته‌ها نشان می‌دهند که رشد ناجیز گیاهان مورد مطالعه، مربوط به اثر دگرآسیبی گردوست.