بسم الله الرحمن الرحيم

دانشکده علوم

گروه زیست شناسی

پایان نامه جهت اخذ درجه کارشناسی ارشد گرایش فیزیولوژی گیاهی

عنوان:

تاثیرات همزیستی میکوریزی بر تحمل تنش تابش فرابنفش در دو رقم زراعی گیاه کتان

(*Linum usitatissimum* L.)

استاد راهنما:

دکتر جلیل خارا

استاد مشاور:

دکتر عبداله حسن زاده

پژوهش و نگارش:

شراره شیعتی

شهریور ۱۳۹۳

حق چاپ و تکثیر برای دانشگاه ارومیه محفوظ است

تقدیم به مادر عزیزم و روح پاک پدرم

به پاس تعبیر عظیم و انسانی شان از کلمه ایثار و از خودگذشتگان

به پاس عاطفه سرشار و گرمای امید بخش وجودشان که در این سردترین روزگاران بهترین پشتیبان است

به پاس قلب های بزرگشان که فریادرس است و سرگردانی و ترس در پناهشان به شجاعت می گراید

و به پاس محبت های بی دریغشان که هرگز فروکش نمی کند

و تقدیم به خواهر عزیز

و برادران گرامیم

که دعای خیرشان، همیشه بدرقه راهم بود و بی یاری آنان پیمودن این راه ممکن نبود.

با تشکر از

مشعلدارانی که چراغشان علم و افق نگاهشان خدمت به بشریت است

بر خود لازم میدانم تشکر ویژه و ارادتمندانه خویش را

از استاد راهنمای بزرگوارم، جناب آقای دکتر جلیل خارا که زحمت راهنمایی این پروژه را بر عهده گرفتند و همواره با گشاده رویی خویش مرا پذیرا بوده و در راه کمک به انجام بهینه کار از هیچ کوششی دریغ ننموده اند و از محضر پر فیض تدریسشان بهره ها برده ام.

همچنین از استاد مشاور گرامیم، جناب آقای دکتر عبداله حسن زاده قورت تپه به پاس زحمات بی شائبه و راهنمایی های ارزشمندشان

همچنین از اساتید داور، جناب آقای دکتر ناصر عباس پور و سرکار خانم دکتر فاطمه رحمانی که زحمت داوری این پایان نامه را بر عهده گرفتند کمال تشکر و قدردانی را دارم.

و در پایان

از دوستان عزیزم خانم پریوش صفری کاجی و خانم مریم حاجی لری از صمیم قلب سپاسگزارم.

فهرست مطالب

چکیده..... ۱

فصل اول: مقدمه

۱-۱- قارچ‌های میکوریز.....۳

۱-۱-۱- فواید همزیستی ٤

۱-۱-۲- طبقه بندی قارچ‌های میکوریز ٤

۱-۱-۳- شرایط لازم جهت تشکیل میکوریز..... ٦

۱-۱-٤- فیزیولوژی میکوریزهای وزیکولار- آربوسکولار ۸

۱-۲-اشعه فرابنفش.....۸

۱-۲-۱- تاثیر بر رنگیزه‌های فتوسنتزی.....۱۰

۱-۲-۲- تاثیر بر لیپیدها.....۱۱

۱-۲-۳- تاثیر بر اسیدهای نوکلئیک..... ۱۱

۱-۲-٤- تاثیر بر پروتئین‌ها ۱۱

۱-۲-٥- تاثیر بر آنزیم روبیسکو.....۱۱

۱-۲-٦- تاثیر بر آسیب پذیری گیاه نسبت به پاتوژن‌ها و حشرات ۱۲

۱-۳- گیاه شناسی کتان ۱۲

۱-۳-۱- شرح جنس کتان (*linum*).....۱۲

۱-۳-۲- گونه(*Linum usitatissimum* L.) ۱۲

۱-۳-۳- خواص درمانی ۱٤

۱-٤- هدف..... ۱٤

فصل دوم: مواد و روش‌ها

۲-۱- نحوه تهیه مایه تلقیح ۱۷

۲-۲- شرایط و نحوه کشت ۱۸

۲-۳- اعمال تیمار ۱۸

۲-٤- برداشت و نگهداری ۱۹

۲-۵- اندازه‌گیری طول ریشه و اندام هوایی ۱۹

۲-٦- اندازه‌گیری وزن تر و خشک ریشه و اندام هوایی ۱۹

۲-۷- اندازه‌گیری میزان کلروفیل a، b و کاروتنوئیدها ۱۹

۲-۸- اندازه‌گیری مقدار قند محلول ۲۰

۲-۹- اندازه‌گیری مقدارپروتئین محلول ۲۰

۲-۱۰- اندازه‌گیری مالون دی آلدئید ۲۱

۲-۱۱- سنجش فعالیت آنزیم‌ها ۲۱

۲-۱۱-۱- استخراج عصاره‌ی گیاهی برای سنجش فعالیت آنزیم‌های آسکوربات‌پراکسیداز و گایاکول‌پراکسییداز ۲۱

۲-۱۱-۱-۱- سنجش فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز ۲۲

۲-۱۱-۱-۲- سنجش فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز ۲۲

۲-۱۲- رنگ‌آمیزی گیاهان میکوریزی ۲۲

۲-۱۳- تعیین درصد آغشتگی ریشه ۲۳

۲-۱٤- آنالیز آماری ۲۳

فصل سوم: نتایج

۳-۱- شاخص‌های رشد ۲۵

۳-۱-۱- طول ریشه واندام هوایی ۲۵

۳-۱-۲- میزان وزن خشک اندام هوایی و ریشه ۲۷

۳-۱-۳- میزان وزن تر اندام هوایی و ریشه ۲۸
۳-۲- نتایج حاصل از مطالعات بیوشیمیایی ۳۰
۳-۲-۱- میزان کلروفیل a، کلروفیل b و کاروتنوئیدها ۳۰
۳-۲-۲- میزان مالون دی آلدئید ۳۲
۳-۲-۳- میزان پروتئین ۳٤
۳-۲-٤- میزان قند
محلول ۳٦
۳-۳- میزان فعالیت آنزیم‌های پاداکساینده ۳۷
۳-۳-۱- میزان فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز ۳۷
۳-۳-۲- میزان فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز ۳۹
۳-٤- تعیین درصد کلونیزاسیون (همزیستی) قارچ‌های میکوریز ٤۱

فصل چهارم: بحث

٤-۱- طول ریشه و اندام هوایی ٤۳
٤-۲- وزن تر و خشک ریشه و اندام هوایی ٤٤
٤-۳- میزان رنگیزه‌های فتوسنتزی ٤٤
٤-٤- میزان مالون دی آلدئید (MDA) ٤٦
٤-۵- میزان پروتئین محلول ٤۷
٤-٦- میزان قند محلول ٤۸
٤-۷- فعالیت آنزیم‌های پاداکساینده ٤۹
٤-۷-۱- میزان فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز ٤۹
٤-۷-۲- میزان فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز ۵۰
٤-۸- تعیین درصد کلونیزاسیون (همزیستی) قارچ‌های میکوریز ۵۱

٤-٩- نتیجه گیری ٥٣

٤-١٠- پیشنهادات ٥٤

پیوست ها ٥٥

منابع ٦٠

فهرست اشکال

عنوان **صفحه**

شکل ١-١- نمایش شاخه گلدار و ریشه در کتان (*Linum usitatissimum* L)..... ١٥

فهرست نمودارها

نمودار ٣-١- تغییرات طول اندام هوایی گیاه کتان (ارقام اراک و شاهین‌دژ) تحت تابش UV-B در نمونه‌های شاهد و همزیست با قارچ‌های میکوریز ٢٦

نمودار ٣-٢- تغییرات طول ریشه‌ی گیاه کتان (ارقام اراک و شاهین‌دژ) تحت تابش UV-B در نمونه‌های شاهد و همزیست با قارچ‌های میکوریز ٢٦

نمودار٣-٣- تغییرات وزن خشک اندام هوایی گیاه کتان (ارقام اراک و شاهین‌دژ) تحت تابش UV-B در نمونه‌های شاهد و همزیست با قارچ‌های میکوریز ٢٧

نمودار ٣-٤- تغییرات وزن خشک ریشه‌ی گیاه کتان (ارقام اراک و شاهین‌دژ) تحت تابش UV-B در نمونه‌های شاهد و همزیست با قارچ‌های میکوریز ٢٨

نمودار٣-٥- تغییرات وزن تر اندام هوایی گیاه (ارقام اراک و شاهین‌دژ) تحت تابش UV-B در نمونه‌های شاهد و همزیست با قارچ‌های میکوریز ٢٩

نمودار ٣-٦- تغییرات وزن تر ریشه گیاه کتان (ارقام اراک و شاهین‌دژ) تحت تابش UV-B در نمونه‌های شاهد و همزیست با قارچ‌های میکوریز ٢٩

نمودار ٣-٧- تغییرات میزان کلروفیل a درگیاه کتان (ارقام اراک و شاهین‌دژ) تحت تابش UV-B در نمونه‌های شاهد و همزیست با قارچ‌های میکوریز ٣٠

نمودار ۳-۸- تغییرات میزان کلروفیل b درگیاه کتان (ارقام اراک و شاهین‌دژ) تحت تابش UV-B در نمونه‌های شاهد و همزیست با قارچ‌های میکوریز.....۳۱

نمودار۳-۹- تغییرات میزان کاروتنوئید درگیاه (ارقام اراک و شاهین‌دژ) تحت تابش UV-B در نمونه‌های شاهد و همزیست با قارچ‌های میکوریز.....۳۲

نمودار ۳-۱۰- تغییرات میزان مالون دی آلدئید در اندام هوایی و ریشه‌ی گیاه کتان (ارقام اراک و شاهین‌دژ) تحت تابش UV-B در نمونه‌های شاهد و همزیست با قارچ‌های میکوریز.....۳۳

نمودار ۳-۱۱- تغییرات میزان مالون دی آلدئید در ریشه‌ی گیاه کتان (ارقام اراک و شاهین‌دژ) تحت تابش UV-B در نمونه‌های شاهد و همزیست با قارچ‌های میکوریز.....۳٤

نمودار ۳-۱۲- تغییرات میزان پروتئین محلول در اندام هوایی گیاه کتان (ارقام اراک و شاهین‌دژ) تحت تابش UV-B در نمونه‌های شاهد و همزیست با قارچ‌های میکوریز.....۳۵

نمودار ۳-۱۳- تغییرات میزان پروتئین محلول در ریشه‌ی گیاه کتان (ارقام اراک و شاهین‌دژ) تحت تابش UV-B در نمونه‌های شاهد و همزیست با قارچ‌های میکوریز.....۳۵

نمودار ۳-۱٤- تغییرات میزان قند محلول در اندام هوایی گیاه (ارقام اراک و شاهین‌دژ) تحت تابش UV-B در نمونه‌های شاهد و همزیست با قارچ‌های میکوریز.....۳٦

نمودار ۳-۱۵- تغییرات میزان قند محلول در اندام هوایی و ریشه‌ی گیاه کتان (ارقام اراک و شاهین‌دژ) تحت تابش UV-B در نمونه‌های شاهد و همزیست با قارچ‌های میکوریز.....۳۷

نمودار ۳-۱٦- تغییرات میزان فعالیت آنزیم GPX در اندام هوایی (ارقام اراک و شاهین‌دژ) تحت تابش UV-B در نمونه‌های شاهد و همزیست با قارچ‌های میکوریز.....۳۸

نمودار ۳-۱۷- تغییرات میزان فعالیت آنزیم GPX در ریشه‌ی (ارقام اراک و شاهین‌دژ) تحت تابش UV-B در نمونه‌های شاهد و همزیست با قارچ‌های میکوریز.....۳۹

نمودار ۳-۱۸- تغییرات میزان فعالیت آنزیم APX در اندام هوایی (ارقام اراک و شاهین‌دژ) تحت تابش UV-B در نمونه‌های شاهد و همزیست با قارچ‌های میکوریز ٤۰

نمودار ۳-۱۹- تغییرات میزان فعالیت آنزیم APX در ریشه‌ی گیاه کتان (ارقام اراک و شاهین‌دژ) تحت تابش UV-B در نمونه‌های شاهد و همزیست با قارچ‌های میکوریز.....۴۰

نمودار ۳-۲۰- تغییرات میزان همزیستی قارچ‌های میکوریز در گیاه کتان ارقام اراک و شاهین دژ تحت تابشUV-B ...۴۱

چکیده:

در بین انواع مختلف میکوریز، میکوریز آربوسکولار، رایج‌ترین نوع همزیستی مسالمت‌آمیز بین میکروارگانیسم‌های خاکزی و گیاهان می‌باشد که اهمیت اکولوژیک و اقتصادی فراوانی دارد. از سوی دیگر، تابش UV-B پر انرژی‌ترین ترکیب از نور خورشید است و در نتیجه‌ی کاهش لایه‌ی اوزون، میزان عبور و رسیدن این نوع اشعه به سطح زمین، افزایش می‌یابد. پرتوUV به واسطه‌ی افزایش تولید گونه‌های فعال اکسیژن به عنوان یک عامل ایجاد کننده‌ی تنش‌های اکسایشی شناخته شده است. موضوع تحقیق حاضر بررسی تاثیرات همزیستی میکوریز بر تحمل تنش تابش فرابنفش در دو رقم گیاه کتان (اراک و شاهین‌دژ) می‌باشد. گیاهان کتان در دو گروه میکوریزی و غیرمیکوریزی در شرایط ۱۶ ساعت روشنایی و ۸ ساعت تاریکی با دمای محیطی ۱۸ تا ۲۹ درجه سانتی‌گراد کشت داده شدند. گیاهان میکوریزی با مایه تلقیح حاصل از کشت *Glomus etunicatum* و *Glomus versiforme* آغشته شدند. بعد از ۲۱ روز کشت، یک سری از گلدان‌ها به عنوان شاهد انتخاب شده و بقیه به مدت ۱۴روز و هر روز به مدت ۱ ساعت تحت تنش UV-B (با طول موج ۳۱۲ نانومتر) قرار گرفتند. نتایج نشان داد که که طول اندام هوایی، طول ریشه، وزن تر و خشک اندام هوایی و ریشه، میزان رنگیزه‌های فتوسنتزی، میزان قند محلول و میزان پروتئین محلول درگیاهان تحت تیمار UV-B نسبت به شاهد کاهش یافت و این کاهش در نمونه‌های میکوریزی کمتر از نمونه‌های غیر میکوریزی بود. از سوی دیگر، فعالیت آنزیم‌های پاداُکسایشی مانند آسکوربات پراکسیداز و گایاکول پراکسیداز تحت تاثیر تابش فرابنفش افزایش یافت؛ به نحوی که این افزایش در گیاهان میکوریزی بیشتر از نمونه‌های غیرمیکوریزی بود. همچنین آنالیز داده‌ها نشان داد که میزان مالون‌دی‌آلدئید در گیاهان تحت تابش UV-B نسبت به شاهد افزایش یافت. این افزایش در نمونه‌های میکوریزی کمتر از نمونه‌های غیر میکوریزی بود. با بررسی مطالب فوق نتیجه‌گیری شد که پرتو UV-B اثرات زیانباری روی هر دو رقم گیاه کتان (رقم اراک و رقم شاهین دژ) دارد و همزیستی میکوریزی با دو گونه قارچی فوق می‌تواند از برخی جهات این تنش را تا حدودی تخفیف دهد. همچنین مشاهده شد تاثیر مثبت همزیستی در حضور گونه *Glomus versiforme* بهتر از گونه *Glomus etunicatum* می باشد.

واژگان کلیدی: اشعه فرابنفش، کتان، گلوموس، میکوریز- آربوسکولار.

فصل اول:

مقدمه

۱- مقدمه

۱-۱- قارچ‌های میکوریزا:

واژه میکوریزا از دو کلمه myco به معنی قارچ و rhizo به معنی ریشه گرفته شده است. این واژه اولین بار در سال ۱۸۸۵ به وسیله‌ی یک گیاه‌شناس آلمانی به نام فرانک برای توصیف نوعی همکاری بین قارچ و ریشه گیاهان عالی به کار رفت (Al-Karaki *et al.*, 2001). میکوریزاها یا قارچ- ریشه‌ها شامل انواع مختلف به نام‌های میکوریزای آربوسکولار (AM)، اکتو میکوریزا، اکتندو میکوریزا، اریکوئید، آربوتوئید، مونوتروپوئید و ارکید میکوریزا می‌باشند. مشخص شده است که در بین ۳۶۱۷ گونه متعلق به ۲۶۳ خانواده از گیاهان خشکی‌زی، ۸۰ درصد گونه‌ها و ۹۲ درصد خانواده‌ها، میکوریزی هستند. این مقادیر در نهاندانگان، بازدانگان، سرخسیان و بریوفیت‌ها متفاوت می‌باشند (Wang and Qiu, 2006). در بین انواع مختلف میکوریزا، میکوریزا آربوسکولار، رایج‌ترین نوع همزیستی مسالمت‌آمیز بین میکروارگانیسم‌های خاکزی و گیاهان می‌باشد که اهمیت اکولوژیک و اقتصادی فراوانی دارد. قارچ‌های AM به دلیل اینکه می‌توانند ٤ تا ۲۰ درصد کربن تثبیت شده توسط گیاهان را مصرف کنند، به عنوان مهمترین تنظیم کننده‌های جریان کربن از گیاهان به خاک، به شمار می‌آیند (Zhu and Miller, 2003; Jakobsen and Rosendahl, 1990). این قارچ‌ها تقریباً ۵ تا ۳٦ درصد زیست توده خاک و ۹ تا ۵۵ درصد زیست توده میکروارگانیسم‌های خاک را در اراضی کشاورزی شامل می‌شوند (Olsson *et al.*, 1999). یک قطعه ریشه گیاه، ممکن است به وسیله مخلوطی از گونه‌های قارچی AM آغشته (کلنیزه) شود (Helgason *et al.*, 1999). از مهمترین مشخصات قارچ‌های AM همزیست اجباری بودن، تشکیل آربوسکول در ریشه گیاه، داشتن اسپورهای بزرگ چند هسته‌ای با دیواره یا دیواره‌های چند لایه‌ای و هیف‌های بدون دیواره عرضی (به جز در هیف‌های مسن ویا در محل اتصال هیف به اسپور) می‌باشد. این قارچ‌ها در داخل ریشه‌های گیاهان بدون ایجاد هیچ‌گونه علائم بیماری رشد و گسترش می‌یابند. انتقال مواد بین سلول‌های کورتکس ریشه کلنیزه شده با قارچ و آربوسکول‌های قارچ، مهمترین مشخصه همزیستی AM است. قارچ همزیست مواد کربوهیدراتی عمدتاً به شکل ساکارز را از گیاه دریافت می‌کند و در عوض آب، مواد غذایی (عمدتاً فسفر) و فاکتورهای رشد را در اختیار گیاه قرار می‌دهد (Helgason *et al.*, 1999). تاکسونومی این قارچ‌ها همواره مورد بحث و شبهه بوده و در طی صد ساله گذشته همواره

با تغییرات زیادی همراه بوده است. در ابتدا این قارچ‌ها در جنس اندوگون قرار داده می‌شدند، Gerdemann و Trappe (۱۹۷٤) با جدا کردن این قارچ‌ها از جنس اندوگون، Morton و Benny (۱۹۹۰) و Cavalier-Smith (۱۹۹۸) به ترتیب با قرار دادن این قارچ‌ها در راسته گلومال‌ها (Glomales) و رده گلومرومیست‌ها (Glomeromycetes) تمایزهایی را قائل شدند ولی آنها را در شاخه زیگومیکوتا قرار دادند. با افزایش یافتن نشانه‌هایی مثل عدم وجود زیگوسپور، همزیستی مسالمت‌آمیز اجباری زیر واحد کوچک DNA ریبوزومی که قارچ‌های AM را از زیگومیکوتا متمایز می‌کردند، مشخص شد که قارچ‌های AM می-توانند در داخل یک شاخه مجزا به عنوان گلومرومیکوتا (Glomeromycota) طبقه‌بندی شوند. در حال حاضر رده‌بندی قارچ-های AM بر اساس پیشنهاد Schussler و همکاران در سال ۲۰۰۱ بصورت شاخه گلومرومیکوتا در نظر گرفته می‌شود (Schussler *et al.*, 2001).

۱-۱-۱-فواید همزیستی میکوریز:

- باعث افزایش سطح فعال فیزیولوژیکی سیستم ریشه می‌شوند.
- توانایی گیاه برای جذب آب و مواد غذایی مثل ازت، فسفر، پتاسیم و کلسیم از خاک را افزایش می‌دهند.
- تحمل گیاه به خشکی، حرارت‌های بالای خاک و اسیدیته بالای ایجاد شده توسط فلزاتی مثل گوگرد، منگنز و آلومینیوم را افزایش می‌دهند.
- گیاه را در مقابل بعضی از عوامل بیمارگر قارچی و نماتد که به ریشه‌ها حمله می‌کنند حفظ می‌کنند.
- روابط هورمونی ایجاد می‌کنند که باعث می‌شود ریشه‌های تغذیه کننده برای دوره‌های طولانی در مقایسه با ریشه‌های بدون میکوریز از نظر فیزیولوژیکی فعال باقی بمانند (Marx, 1991).

۱-۱-۲- طبقه بندی قارچ‌های میکوریزا:

در حال حاضر طبقه‌بندی میکوریزاها بر اساس نوع رابطه‌ی قاچ و گیاه و چگونگی ارتباط بین میسلیوم قارچ با سلول ریشه صورت می‌گیرد و به این ترتیب سه گروه اصلی اکتومیکوریز، اکتندومیکوریز و اندومیکوریز مشخص می‌گردد. اختلاف این سه

گروه در چگونگی نفوذ قارچ به داخل سلول میزبان و ایجاد حالت‌های گوناگون قارچی و ساختمان آن در سلول میزبان است (مستاجران و ضوئی، ۱۳۷۸).

اکتومیکوریز:

این قارچ‌ها دارای ریسه‌هایی هستند که به داخل سلول رشد می‌کنند. بطور بالقوه انتهای ریشه آلوده به بیماری با ریسه‌هایی که از لایه تار مانند تا لایه پارانشیم مانند متغیر می‌باشند، پوشیده شده است. از این پوشش توری یک شبکه ریسه‌ای (Hartig net) به داخل چند لایه اول پوست و به ندرت عمیق‌تر گسترش یافته و بعد فقط تا آندودرم می‌رسد. رشته‌های گسترش یافته از پوشش توری، مواد غذایی خود را از خاک گرفته و آنها را به داخل ریشه از طریق شبکه ریسه هدایت می‌نماید. تارهای کشنده در قسمت آلوده ریشه، نمی‌توانند نمو کنند و ریشه از لحاظ ساختارشناسی دارای خصوصیات برجسته از جمله کوتاه شدن و منشعب شدن می‌گردد (Marx, 1991).

اکتندومیکوریز:

در بعضی از انواع اکتومیکوریز، آلودگی داخل سلولی در سلول‌های کورتکس ریشه به وجود می‌آید که این اکتومیکوریز را اکتندومیکوریز می‌نامند. در این نوع میکوریز، غلاف کاهش یافته و یا اصلاً وجود ندارد. شبکه هارتیگ معمولاً گسترش یافته و هیف‌ها به درون سلول میزبان نیز نفوذ می‌کنند. قارچ‌های تولید کننده اکتومیکوریز در شرایط متفاوت و یا بر روی میزبان‌های گوناگون، می‌توانند حالت اکتندومیکوریز ایجاد کنند. قارچ‌های این گروه دارای دیواره عرضی بوده و تولیدهیف داخل سلولی می‌نمایند. میزبان‌های این قارچ‌ها اکثراً درختی و درختچه‌ای هستند. از این قارچ‌ها با نام کلی E-Strain یاد می‌شود (مستاجران و ضوئی، ۱۳۷۸).

اندومیکوریز:

از خصوصیات این قارچ‌ها این است که دارای ریسه‌هایی هستند که به داخل سلول رشد می‌کنند، به تارهای کشنده گیاه و سلول‌های اپیدرمی دیگر و نیز سلول‌های پوست نفوذ پیدا می‌کنند. به دلیل تولید وزیکول‌ها و آربوسکول‌ها، این قارچ‌ها به قارچ‌های

vesicular-arbuscular معروف هستند. اغلب قارچ‌های VAM از زیگومیست‌ها می‌باشند که به راسته Glomales تعلق دارند. تخمین زده شده که قارچ‌های VAM می‌توانند در ۷۰ درصد خانواده‌های گیاهی یافت شوند. افراد راسته‌ی گلومال‌ها روابط میکوریزی با نهاندانگان بسیار مهم زراعی، برخی بازدانگان، همچنین بعضی خزه‌ها و سرخس‌ها و حتی چند جلبک تشکیل می‌دهند. برخلاف قارچ‌های اکتومیکوریز، قارچ‌های VAM تغییرات قابل توجهی از نظر شکل ظاهری در ریشه‌ی گیاهان عالی همزیست خود ایجاد نکرده و پوشش خارجی و شبکه هارتیگ تولید نمی‌کنند. ریسه‌ها با نفوذ به دیوار سلول میزبان موجب تورفتگی غشای پلاسمایی آن شده و در داخل و همچنین در میان سلول‌های پوستی رشد می‌کنند. آنها اندام‌های مکینه مانندِ بسیار منشعب و مارپیچی شکلی به نام آربوسکول‌ها و در بعضی موارد غده‌های انتهایی به نام وزیکول‌ها را تولید می‌کنند. وزیکول‌ها در داخل یا میان دیوارهای سلولی میزبان تشکیل می‌شوند و گمان می‌رود وظیفه‌ی ذخیره‌ی انرژی را برای استفاده‌ی قارچ در زمانی که تهیه‌ی متابولیت‌های میزبان کم است به عهده دارند. آربوسکول‌ها، ریسه‌های بسیار منشعبی هستند که به دیوار سلول میزبان نفوذ کرده و موجب تورفتگی شدید غشای پلاسمایی سلول میزبان می‌شوند. انشعابات این ریسه‌های اختصاصی، سطح بزرگی در میان قارچ و غشای پلاسمایی سلول میزبان به وجود می‌آورند و به نظر می‌رسد که در انتقال دو طرفه‌ی متابولیت‌ها و مواد غذایی بین دو همزیست میکوریزی به کار می‌روند. قارچ‌های VAM در قبال منبع کربوهیدراتی، منافع قابل توجهی برای همزیست خود دارند. ریسه‌های آنها فراتر از ریشه‌ها به درون خاک توسعه یافته و پتانسیل جذب آب، فسفر و سایر مواد غذایی را برای گیاه به شدت افزایش می‌دهند (مستاجران و ضوئی، ۱۳۷۸).

۱-۱-۳- شرایط لازم جهت تشخیص میکوریز:

خصوصیات فیزیکی و شیمیایی خاک نظیر میزان رطوبت، نوع خاک، مقدار و نوع مواد آلی خاک و شرایط اقلیمی نظیر میزان نور، حرارت و نوع پوشش‌های گیاهی و همچنین فلور میکروبی خاک همگی بر روی نوع میکوریز و شدت رابطه آن موثر می‌باشند (مستاجران و ضوئی، ۱۳۷۸).

خاک:

از آنجا که اجتماعات میکوریزی در خاک به سر می‌برند لذا خصوصیات فیزیکی خاک نظیر تهویه و رطوبت از عوامل کنترل کننده این اجتماعات محسوب می‌شوند. به طور مثال چون قارچ‌های میکوریزی تنفس سریعی دارند در صورتی‌که در خاک‌های رسی با تهویه‌ی نامناسب قرار گیرند (به دلیل تراکم خاک و وجودرطوبت زیاد) فعالیت مجموعه‌ی میکوریزی متوقف می‌گردد. رشدگیاهان اغلب در خاک‌هایی که کمبود و یا محدودیت غذایی دارند، کاهش می‌یابد. اغلب شرایط محدودکننده مربوط به عناصر فسفر و نیتروژن است که این شرایط اغلب در خاک‌های شنی وجود دارد. در خاک‌های جنگلی نیز اغلب کمبود فسفر و نیتروژن دیده می‌شود. در این زیستگاه‌ها گیاهان میکوریزی و یا گیاهان تیره‌ی نخود که توانایی مشارکت با میکروارگانیسم‌ها را دارند اغلب تنها نمونه‌های گیاهی با رشد مطلوب می‌باشند. در این میان گیاهان اکتومیکوریزی نیز بیشتر از سایر گیاهان سود می‌برند. در مناطقی که ترکیبات معدنی سمی وجود دارد، بیشتر گیاهان میکوریزی دیده می‌شوند زیرا بسیاری از قارچ‌ها مخصوصاً میکوریزها این گونه فلزات سنگین را جذب کرده، ذخیره و تحمل می‌نمایند و اغلب این عناصر را به میزبان انتقال نمی‌دهند. از این رو این قارچ‌ها مانند فیلترهایی جهت کاهش مقدار فلزات سنگین در گیاهان عالی عمل می‌نمایند (مستاجران و ضوئی، ۱۳۷۸).

نور:

نور بر تشکیل میکوریز اثر دارد به طوری که کاهش نور روزانه به میزان ۲۰ درصد موجب کاهش تعداد ریشه‌های جدید می‌گردد. اثر نور مربوط به طول دوره‌های فتوپریودی نیست بلکه کل شدت نور در طول روز مورد نظر است. اگر مقدار نور به حدود ۸۵-۸۰ درصد کل نور روزانه برسد رشد ریشه متوقف خواهد شد. رشد ریشه پس از کاهش نور در بعضی از گونه‌ها به ذخیره کربوهیدرات در ریشه بستگی دارد. رشد ریشه نیاز به تحریک از جانب ساقه دارد؛ بنابراین تشکیل ریشه‌های جدید در اجتماعات میکوریزی توسط رابطه نور و ساقه کنترل می‌گردد (مستاجران و ضوئی، ۱۳۷۸).

حرارت:

حرارت نیز اثراتی به‌مانند نور بر میکوریز دارد؛ به طوری که کاهش دما باعث کاهش رشد ریشه و در ۱۲ درجه سانتی‌گراد رشد ریشه متوقف می‌شود. افزایش دما نیز چنین حالتی دارد و در ۳۵ درجه رشد ریشه کاهش یافته و بلوغ و چوبی شدن ریشه افزایش

می‌یابد. تشکیل میکوریز احتیاج به حرارت مطلوب دارد و این حرارت بهینه برای قارچ‌های گوناگون متفاوت است. همچنین تغییرات جزئی درجه حرارت به طور مستقیم و یا غیرمستقیم بر ساختمان میکوریز اثر دارد. لازم به ذکر است که این تغییرات از قارچی به قارچ دیگر متفاوت است (مستاجران و ضوئی، ۱۳۷۸).

۱-۱-٤- فیزیولوژی میکوریزهای ویزیکولار- آربوسکولار:

پس از نفوذ هیف به دیواره سلولزی تغییراتی در قارچ و گیاه صورت می‌گیرد نظیر افزایش حجم سیتوپلاسم و سطح غشای پلاسمایی در سلول میزبان و یا فساد و تباهی آربوسکول‌ها در بافت گیاهی. یکی دیگر از تغییرات ایجاد شده پس از نفوذ قارچ، افزایش اندازه هسته و مناطق هستکی می‌باشد که احتمالاً نتیجه‌ای از افزایش RNA یا DNA سنتز شده می‌باشد. شاید افزایش سنتز اسیدهای هسته‌ای، در مورد دخالت آنزیم‌ها و یا پروتئین‌ها در تنظیم روابط همزیستی مداخله داشته باشد. در هر حال مشخص نیست که این آنزیم‌ها از طرف قارچ و یا از طرف گیاه ترشح می‌شود. در صورت از بین رفتن یکی از سمبیونت‌ها در طی همزیستی، سمبیونت دیگر به صورت یک انگل نکروتروفیک (مرده‌زی) به سر می‌برد (مستاجران و ضوئی، ۱۳۷۸).

۱-۲- اشعه فرابنفش:

امروزه فعالیت‌های صنعتی بشر باعث افزایش ترکیبات آلوده کننده اتمسفر به خصوص ترکیبات هالوژن‌دار شده است که این ترکیبات به دلیل پایداری زیادی که دارند به سطح استراتوسفر رسیده و باعث تخریب لایه اوزون استراتوسفری می‌شوند. با توجه به اهمیت لایه اوزون در جلوگیری از تشعشع اشعه‌ی ماورای بنفش به سطح زمین، کاهش لایه اوزون باعث افزایش میزان UV در سطح زمین شده و مشکلاتی را برای موجودات زنده بوجود آورده است (Buchholz *et al.*, 1995).

اشعه فرابنفش حدود ۹-۸ درصد طیف خورشید را شامل می‌شود و خود به سه نوار با طول موج‌های UV-C با طول موج ۲۲۰ تا ۲۸۰ نانومتر، UV-B با طول موج ۲۸۰ تا ۳۲۰ نانومتر و UV-A با طول موج ۳۲۰ تا ٤۰۰ نانومتر تقسیم می‌شود. طول موج باند B توسط لایه اوزون جذب شده و از رسیدن آن به سطح زمین جلوگیری می‌شود. کاهش لایه اوزون منجر به افزایش تابش این اشعه به سطح زمین شده است. باند A با وجودی که توسط لایه اوزون جذب نمی‌شود کمترین خسارت را به موجودات وارد می‌سازد. باندهای B و C اثرات زیانباری را برای موجودات زنده به‌خصوص گیاهان دربردارند (Hollosey, 2002;

(Mackerness, 2000; Paul and Gwynn-jones, 2003). کاهش لایه اوزون استراتوسفری توسط آلوده کنندگان ساخته دست بشر، موجب افزایش سطوح تابش UV به سطح زمین شده است و از این رو نگرانی برای اکوسیستم‌های طبیعی گیاهی به علت اثرات مضر تابش UV بر اندام‌های مختلف آنها افزایش یافته است (Musil *et al.*, 1998).

مقدار تابش اشعه فرابنفش به سطح زمین بستگی به تعدادی فاکتور از قبیل: ضخامت لایه اوزون، ساعاتی از روز، زمانی از سال، پوشش ابر، عرض جغرافیایی، ارتفاع، غبار، مه و دیگر آلوده کنندگان هوا دارد (Singh *et al.*, 2006).

اشعه UV به صورت مستقیم و غیرمستقیم بر روی ارگانیسم‌ها اثر می‌گذارد. موجودات بطور طبیعی در برابر خسارت UV قرار دارند (Caldwell *et al.*, 1998; Jordan, 2002; Strid *et al.*, 1994). تولید رادیکال‌های آزاد اکسیژن علاوه بر اشعه UV در تنش‌های محیطی مانند گرما، سرما، شدت نور بالا، خشکی ، غرقابی، کمبود عناصر غذایی و سمیت فلزات سنگین دیده شده است (Costa *et al.*, 2002). این نوع اکسیژن بسیار فعال بوده و قادر است با ماکرومولکول‌های حیاتی مثل لیپیدها، پروتئین‌ها، اسیدهای نوکلئیک و سایر ترکیبات سلولی واکنش داده و اعمال طبیعی سلول را مختل نماید (Agrawal, 1992; Bischof *et al.*, 2002; Dai *et al.*, 1997; Santo, 1999). اشعه UV سبب ایجاد پاسخ‌های حفاظتی در گیاهان می‌شود و اثرات UV-B را در داخل بافت‌های گیاهی، از طریق حذف رادیکال‌های آزاد کاهش می‌دهد (Giordano *et al.*, 2003).

حساسیت گیاهان به اشعه UV بسته به گونه گیاهی، رقم کشاورزی، مراحل رشد و نمو، شرایط رشد و میزان نور UV متفاوت است. بیشتر گیاهان وقتی تحت تاثیر اشعه UV قرار می‌گیرند در ساختمان تشریحی برگشان تغییراتی ایجاد می‌شود که این تغییرات شامل کاهش سطح برگ و افزایش ضخامت آن است (Barnes *et al.*, 1990; Hollosy, 2002). UV-B باعث کاهش رشد گیاهان، تولید برگ‌های کوچک، ساقه‌هایی با انشعابات کم و تغییرات بیوشیمیایی در رنگیزه‌ها می‌شود (Kovacs and Kereszfes, 2002).

در بیشتر موارد دیده می‌شود که گیاهان تک‌لپه در مقایسه با دولپه‌ها نسبت به UV حساس‌ترند؛ بنابراین در جامعه‌ای که ترکیبی از تک‌لپه‌ای‌ها و دو لپه‌ای‌ها است، گونه‌های دو لپه‌ای به دلیل مقاومت به اشعه UV، غالب می‌شوند (Baenes *et al.*,1990; Caldwell *et al.*, 1998).

مطالعات زیادی اثرات زیانبار UV-B را بر روی گیاهان از طریق کاهش فتوسنتز و بیوماس نشان می‌دهند (Bianciotto *et al.*, 2003; Milchunas *et al.*, 2004). آسیب‌های ناشی از تابش UV-B بر گیاهان به دلیل نیاز آن‌ها به نور خورشید برای بقا و عدم توانایی گیاهان در حرکت باید بیشتر مورد توجه قرار گیرد (Mpoloka, 2008). بنابراین در گیاهان ساز و کارهای دفاعی شامل ساز و کارهای آنزیمی و غیر آنزیمی تکامل یافته است که آن‌ها را در مقابل این پرتو محافظت می‌کند (Hollosy, 2002). مکانیسم‌های آنزیمی شامل آنزیم‌های سوپراکسیددیسموتاز، پراکسیداز، کاتالاز، گلوتاتیون، ردوکتاز و غیره است (Mittler, 2002). در حفاظت غیرآنزیمی تولید آنتی‌اکسیدان‌های غیرآنزیمی مانند آسکوربیک‌اسید، کاروتنوئیدها، فلاونوئیدها، آنتوسیانین‌ها و آلکالوئیدها افزایش می‌یابد. موثرترین مکانیسم حفاظتی غیرآنزیمی، بیوسنتز فلاونوئیدها و ترکیبات فنلی جذب کننده UV-B است (Landry *et al.*, 1995).

تاثیر مستقیم اشعه فرابنفش بر رشد و تولید در گیاهان معمولاً منفی است و شامل تاثیر بر بیان ژنی، فتوسنتز، تولید رادیکال‌های آزاد سوپراکسید و هیدروکسیل و آسیب پذیری بافت‌های گیاهی نسبت به پاتوژن‌ها و حشرات است. محل‌های هدف این اشعه به طور عمده پروتئین‌ها، غشاهای زیستی، رنگدانه‌های فتوسنتزی، فتوسیستم‌ها و هورمون‌های گیاهی است (Ormrod and Hale, 2000; Wood *et al.*, 1992).

۱-۲-۱- تاثیر بر رنگیزه‌های فتوسنتزی:

تاثیر اشعه‌ی UV روی میزان رنگیزه‌های فتوسنتزی، علاوه بر نوع رقم و گونه، با توجه به فرم رویشی گیاهان متفاوت است. در حالت کلی، واکنش گیاهان در برابر اشعه‌ی UV با کاهش رنگیزه‌های فتوسنتزی همراه است. کاهش میزان کلروفیل در اثر تابش اشعه‌ی UV به دلیل ممانعت از سنتز آنها و یا تخریب پیش‌سازهای این رنگیزه‌ها می‌باشد (Agrawal, 1992). مطالعات نشان می‌دهد که افزایش سطح اتیلن در واکنش پراکسیداسیون لیپیدها یکی از دلایل کاهش کلروفیل است زیرا اتیلن تخریب کلروفیل را تشدید می‌کند (Zhang and Kirkham, 1996).

۱-۲-۲- تاثیر بر لیپیدها: