



میکوریز

مرمز نقی زاده
دبیر زیست‌شناسی رودبار

اشاره

شاید شنیده باشید، در گذشته زمانی که شهرها در تسخیر یا محاصره‌ی دشمنان قرار می‌گرفتند، مردم شهر از برآورده شدن نیازهای عادی خود بی‌بهره می‌مانند. در آن زمان افرادی وجود داشتند که به صورت گروه‌های تشکل یافته، اما مخفی در خانه‌های زیرزمینی که گاه به خارج از شهر نیز راه پیدا می‌کردند، جمع می‌شدند و امور مربوط به رساندن مواد غذایی به مردم، مبارزه با دشمن و کمک به نیروی خودی و مانند آن‌ها را هدایت و سازماندهی می‌کردند. در ظاهر از وجود این نیروها و چگونگی عمل آن‌ها چیزی به چشم نمی‌خورد، اما نتایج اعمال آن‌ها یکی پس از دیگری آشکار می‌شد، دشمنان را شگفت‌زده می‌کرد و چه بسا به پیروزی بر دشمن می‌انجامید.

مثال این نیروهای مخفی در پوشش‌های گیاهی، قارچ‌هایی هستند که با ریشه‌های گیاهان وارد همزیستی می‌شوند. در گذشته تصور بر این بود که قارچ‌ها تنها با گروه معدودی از گونه‌های درختی از بازدانگان همزیست می‌شوند و تنها در جذب برخی یون‌ها به گیاه کمک می‌کنند. اما امروزه مشخص شده است که اکثریت قریب به اتفاق گیاهان میکوریزی می‌شوند و میکوریز نه تنها در جذب عناصر معدنی، بلکه در جذب آب مانند یک ریشه‌ی ثانوی، مقاوم‌سازی گیاه نسبت به شرایط دشوار اقلیمی، پاتوژن‌ها، سمیت فلزات سنگین و مانند آن‌ها دخالت دارد. در حال حاضر محققان درصدد هستند با تلقیح هاگ‌های قارچ‌ها به گیاهان آن‌ها را وادار به همزیستی کنند، تا در نتیجه علاوه بر صرفه‌جویی در مصرف کود، آب و آفت‌کش‌ها، بسیاری از خاک‌های نامطلوب، قابل بهره‌برداری و از پوشش گیاهی غنی شوند.

میکوریز

همزیستی باکتری و قارچ با گیاهان از حدود یک قرن پیش مشخص شده است و تا امروز اطلاعات فراوانی در مورد ویژگی‌های ساختاری، پراکنش، فیزیولوژی و بوم‌شناسی این همزیستی به دست آمده است. مطالعه روی ساختار میکوریز اولین بار توسط Unger در سال ۱۸۳۰ صورت گرفت و فرانک Frank، گیاه‌شناس آلمانی در سال ۱۸۸۵ کلمه‌ی یونانی Mycorrhiza را که به معنی ریشه‌ی قارچی است، به کار برد. Trappe (۱۹۷۷) تخمین زده است که حدود ۹۵ درصد از گونه‌های گیاهان آوندی موجود متعلق به خانواده‌هایی هستند که به طور مشخص میکوریزی هستند. تعداد محدودی از تیره‌های گیاهی مثل اسفناج^۱، شب‌بو^۲، میخک^۳، علف هفت‌بند^۴، جگن^۵، اویارسلام^۶، تاج خروس^۷، اسپند^۸، میکوریزی نمی‌شوند. این تیره‌ها تمایل به رویش در مناطق سخت و یا آبی را داشته و یا در مراحل اولیه‌ی توالی هستند. البته در خاک‌های بسیار فقیر از نظر مواد غذایی یا خشک هم اولین گونه‌های زنجیره‌ی توالی متمایل به میکوریزی شدن هستند. در گذشته میکوریز را به دو نوع اکتوتروفیک و اندوتروفیک تقسیم می‌کردند. اما به دلیل این‌که واژه‌ی تروفیک تنها بیان‌کننده‌ی رابطه‌ی غذایی بین دو موجود است، واژه‌ای مناسب و دقیق نبود. بعدها Peyronel و همکارانش در سال ۱۹۹۶ واژه‌های اکتومیکوریز و اندومیکوریز را ابداع کردند که علاوه بر رابطه‌ی غذایی به ویژگی‌های دیگر از جمله چگونگی نفوذ قارچ به داخل سلول میزبان و نیز ایجاد حالت‌های گوناگون قارچی در داخل سلول میزبان اشاره دارد (شکل ۱).

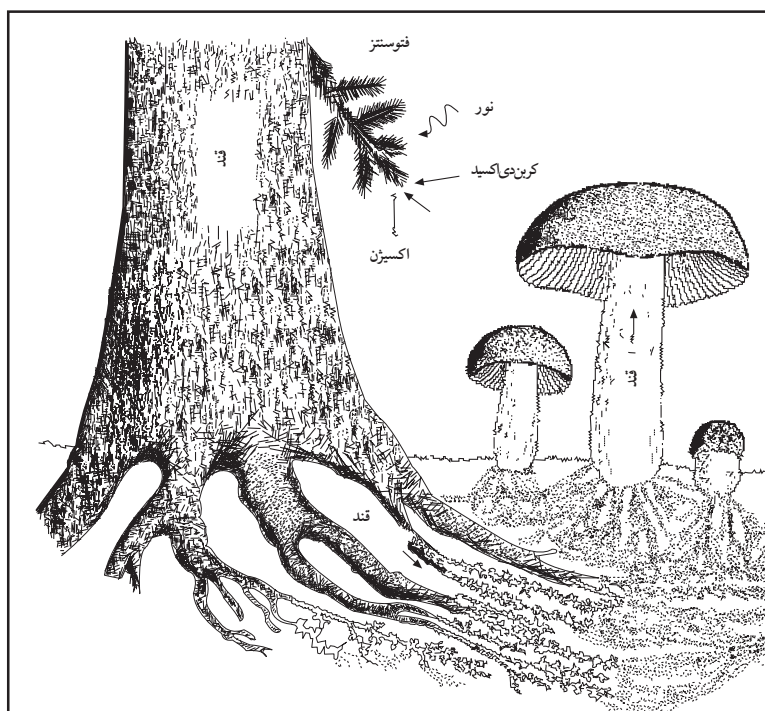
حدود ۹۵ درصد از گونه‌های گیاهان آوندی موجود متعلق به خانواده‌هایی هستند که به طور مشخص میکوریزی هستند. تعداد محدودی از تیره‌های گیاهی مثل اسفناج^۱، شب‌بو^۲، میخک^۳، علف هفت‌بند^۴، جگن^۵، اویارسلام^۶، تاج خروس^۷، اسپند^۸، میکوریزی نمی‌شوند. این تیره‌ها تمایل به رویش در مناطق سخت و یا آبی را داشته و یا در مراحل اولیه‌ی توالی هستند. البته در خاک‌های بسیار فقیر از نظر مواد غذایی یا خشک هم اولین گونه‌های زنجیره‌ی توالی متمایل به میکوریزی شدن هستند. در

داخل سلول می‌تواند ساختاری مشابه با مکنده ایجاد کند که از نظر شکل ظاهری درختچه مانند است و آرباسکول^۹ نامیده می‌شود و وظیفه‌ی آن تبادل مواد غذایی مابین قارچ و گیاه میزبان است. در این راسته، ۶ سرده شناخته شده‌اند: Entrophspora، Acaulospora، Scutellospora، Glomus، Giagaspora و Sclerocystis

وظیفه‌ی آرباسکول تبادل مواد غذایی بین قارچ و میزبان است. عمر هر آرباسکول بین ۷-۱۴ روز است و پس از این مدت، آرباسکول تخریب و جذب سلول گیاهی می‌شود. هر آرباسکول توسط غشای پلاسمایی سلول‌های میزبان احاطه شده است. به غیر از آرباسکول، وزیکول‌ها^{۱۱} که اندام‌هایی بیضوی یا تخم‌مرغی شکل و غنی از ترکیبات لیپیدی با دیواره‌ی نازک هستند، از متورم شدن سلول‌های میانی یا انتهایی هیف‌های درون ریشه‌ای تشکیل می‌شوند. احتمال می‌رود بعد از آن که اعمال متابولیسمی ریشه‌ی گیاه متوقف می‌شود، قارچ‌های میکوریزی با استفاده از منبع ذخیره شده در وزیکول رشد خود را از سر می‌گیرند.

میکوریز ارکیده‌ای

آندومیکوریزها در همه‌ی اعضای خانواده‌ی ارکیداسه (بیش از ۲۰ هزار گونه) حضور دارند. قارچ در سلول‌های پوست ریشه تولید ریشه‌های مارپیچی می‌کند و غلاف^{۱۱} یا شبکه‌ی هارتیگ^{۱۱} تشکیل نمی‌دهد. به نظر می‌آید که قارچ می‌تواند در بافت‌های گیاهی زنده، یک ترکیب پیچیده‌ی هیدرولیزکننده‌ی کربوهیدرات به وجود آورد و پس از هیدرولیز ترکیبات هیدراته، ترکیبات کربنی پرورده را به گیاه منتقل کند. ممکن است ارتباط همزیستی به نفع یکی از دو طرف تغییر کند به طوری که به مرگ یکی از آن‌ها منجر شود. جوانه‌های ارکیده نمی‌توانند فتوسنتز کنند و



شکل ۱- طرح کلی ارتباط قارچ و ریشه

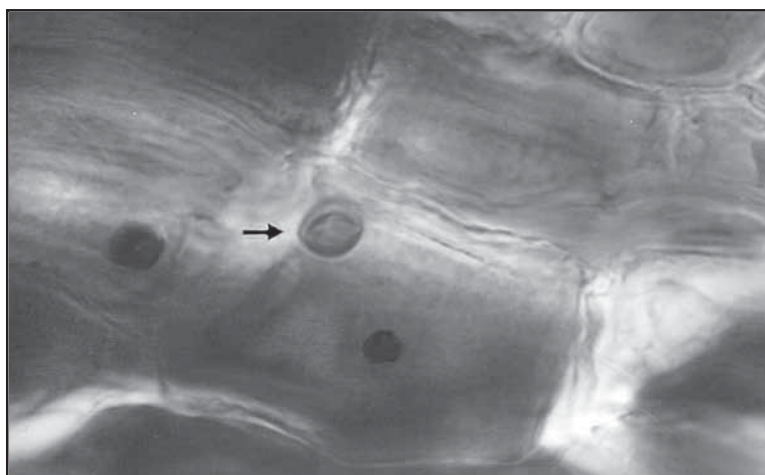
وزیکولار و آرباسکولار میکوریز

(VAM)

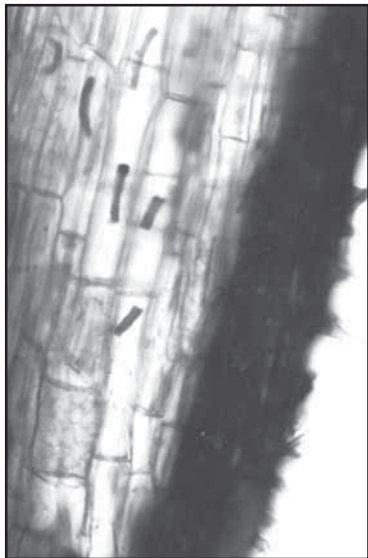
VAM معمول‌ترین نوع آندومیکوریز با انتشار گسترده و جهانی است. این نوع میکوریز را می‌توان در بین ۶۵ درصد گونه‌های گیاهی چون خزه‌ها، پنجه‌گرگیان، سرخس‌ها و بازدانگان و بیش‌تر نهان‌انگان دید. در این همزیستی ریشه‌ی گیاهان را قارچ‌های بدون دیواره‌ی عرضی، متعلق به راسته‌ی گلوبال‌آلوده می‌کنند. در همه‌ی قارچ‌های VAM هیف

آندومیکوریز

در این حالت میسلیم قارچ به داخل بافت ریشه و سلول‌های روپوست و پوست نفوذ می‌کند، ولی هیچ نوع میسلیمی بر سطح ریشه مشاهده نمی‌شود. در نتیجه هیف‌ها در داخل و یا در فضای سلول‌های میزبان قرار می‌گیرند. این قارچ به آندودرم و استوانه‌ی آوندی و مرستم‌های ریشه نفوذ نمی‌کند. آندومیکوریز خود شامل سه گروه فرعی وزیکولار آرباسکولار، اورکیده‌ای و اریکالی است (شکل ۲).



شکل ۲- نفوذ ریشه‌های قارچ داخل سلول‌های ریشه



(شکل ۴)
برش عرضی ریشه‌ی اکتومیکوریزی

شکل (۵) مقایسه‌ی ساختاری اکتومیکوریز و اندومیکوریز را نشان می‌دهد.

اکتندومیکوریز

اکتندومیکوریز خصوصیات حد واسط اندومیکوریز و اکتومیکوریز دارد. در اکتندومیکوریز ریشه توسط غلاف نازکی پوشیده شده است یا ممکن است فاقد غلاف باشد. ضخامت این پوشش در صورت وجود در مقایسه با پوشش اکتومیکوریز کم‌تر است و این معیار مهمی برای تمایز ظاهری با اکتومیکوریز است. ریشه‌ها دارای دیواره‌ی عرضی هستند و شبکه‌ی هارتینگ وجود دارد. ریشه‌ها در حدود ۱۵ میکرون قطر دارند و می‌توانند بین سلولی و درون سلولی باشند. میزان آلودگی اکتندومیکوریزی تا قطر ریشه‌ی ۱/۶ میلی‌متر زیاد می‌شود و در بالاتر از این حد کاهش می‌یابد و بالاخره چندین بار تکرار می‌شوند. قارچ‌های تشکیل‌دهنده‌ی اکتندومیکوریز اغلب به بازیدیومیست و آسکومیست‌ها تعلق دارند.

شبکه‌های هارتینگ متشکل از ریشه‌های بین سلولی در اپیدرم و پوست ریشه است. در اکتومیکوریز ریشه از پوشش قارچی و از طریق بین سلولی به ناحیه‌ی پوست نفوذ می‌کند و ریشه‌های درون سلولی وجود ندارد. اکتومیکوریزها به طور شگفت‌آوری شبیه هم هستند. گرچه نوع میزبان، نوع قارچ، سن و ساختار میکوریز و دیگر فاکتورها ممکن است، متغیر باشد. رنگ اکتومیکوریز به فاکتورهای متعددی از قبیل طبیعت میزبان و قارچ، لایه‌ی تانن و غیره، بستگی دارد.

مورفولوژی ریشه‌های اکتومیکوریز در سرده‌های مختلف گیاهی متفاوت است و حتی بر اساس میزان رشد و سن ریشه نیز تغییر می‌کند؛ بدین شکل که ممکن است در ابتدا ساده و بدون انشعاب باشد، بعد به تدریج تغییرات مورفولوژیکی زیادی بکند و به صورت شاخه‌ای، دو شاخه‌ای، شانه‌ای یا مرجانی شکل درآید (شکل ۴). قارچ‌های تشکیل‌دهنده‌ی اکتومیکوریز اغلب به بازیدیومیست‌ها و آسکومیست‌ها و زیگومیست‌ها تعلق دارند.



(شکل ۳)
انشعابات انتهایی ریشه (وضعیت دیکتومی)

نسبت به کربن هتروتروف هستند. از این رو در محیط طبیعی، ارکیده‌ها نمی‌توانند در غیاب همزیست قارچی خود به زندگی ادامه دهند.

میکوریز اریکوئید

قارچ‌های این نوع میکوریز دارای ریشه‌هایی با دیواره عرضی هستند، ریشه‌ها به داخل سلول‌های ناحیه‌ی پوست گیاه میزبان نفوذ می‌کنند. این نوع میکوریز از لحاظ ساختاری به دو گروه تقسیم می‌شود. الف) اریکوئیدی^{۱۳}: در این نوع نازک‌ترین و انتهایی‌ترین ریشه‌ها که شامل چند ردیف سلول (۱ تا ۴ لایه‌ی پوستی) هستند و استوانه‌ی مرکزی باریکی را احاطه می‌کنند، مورد حمله‌ی ریشه‌ها قرار می‌گیرند و در سرده‌های *Vaccinium*, *Rhododendron*, *loiseleuria*, *Erica*, *Calluna* یافت می‌شوند.

ب) آربوتود^{۱۴}: در این نوع، ریشه‌های فرعی توسط پوشش قارچی پوشیده می‌شوند که ریشه‌ها از این پوشش به درون سلول پوست نفوذ می‌کنند و تشکیل شبکه‌ی ریشه‌ای می‌دهند. پس از مدتی این ریشه‌ها هضم می‌شوند و از بین می‌روند.

به علت وجود پوشش قارچی گاهی اوقات این گروه را جزو اکتندومیکوریز قرار می‌دهند. این نوع میکوریز در گیاهانی از قبیل *Arctostaphylos* و *Arbutus* مشاهده می‌شود.

اکتومیکوریز

وجود یک ساختار صفحه‌ای به نام غلاف، ریشه‌های بین سلولی و داشتن دیواره‌ی عرضی و شبکه‌ی هارتینگ گسترده، مشخصات اصلی اکتومیکوریز هستند. ضخامت پوشش قارچی در اکتومیکوریز ۱۰۰-۲۰۰ میکرون است، ولی ضخامت ۳۰ الی ۴۰ میکرون معمول‌تر است

پژودومیکوریز

پژودومیکوریز توسط قارچ‌های بیماری‌زایی که قدرت ضعیفی دارند، ایجاد می‌شود. این قارچ‌ها اغلب در ریزوسفر گیاهان وجود دارند و نمایانگر توانایی بیماری‌زایی این‌ها در غیاب قارچ‌های میکوریزی یا هنگام وجود یک بی‌نظمی فیزیولوژیک در گیاهان است. به نظر می‌رسد قارچ‌هایی که در تشکیل پژودومیکوریز دخالت دارند، می‌توانند در شرایط طبیعی با قارچ‌های میکوریزی رقابت کنند. این باعث تغییرات مرفولوژیک شبیه یک اکتندومیکوریز در گیاه می‌شود. در پژودومیکوریز ریشه دارای دیواره‌ی عرضی است ریشه‌های درون سلولی هم دیده می‌شود و شبکه‌ی هارتیگ هم وجود دارد. آنچه این‌ها را از نظر ظاهری با

همچنین بخش‌های مرستمی پیش بروند. جدول (۱) ویژگی ساختاری انواع میکوریز را نشان می‌دهد.

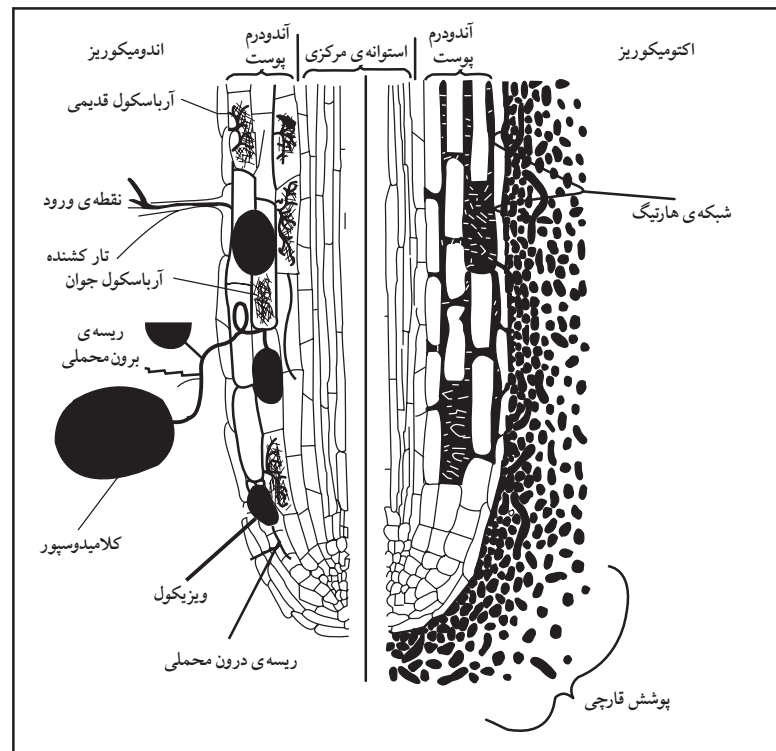
اهمیت همزیستی میکوریز

قارچ‌های همزیست میکوریز بر جذب آب و مواد معدنی از خاک اطراف در گیاهان

جدول (۱) مقایسه‌ی ویژگی‌های ساختاری انواع میکوریز

ویژگی / نوع میکوریز	پوشش قارچی	شبکه‌ی هارتیگ	ریشه‌ی بین سلولی	ریشه‌ی درون سلولی	وزیکول	آرباسکول
اکتومیکوریز	+	+	+	-	-	-
اندومیکوریز	-	-	+	+	+ و -	+
اورکید	-	-	+	+	-	؟
اریکوئید	-	-	+	+	+	-
آربوتود	+	+	+	+	-	-
اکتندومیکوریز	+	+	+	+	؟	-
پژودومیکوریز	+	+	+	+	؟	-

کمک می‌کند. اهمیت این همزیستی در مورد جذب فسفر بسیار بارز است زیرا کارایی بالای اندومیکوریز در جذب فسفر، به ویژه در خاک‌هایی که میزان فسفر قابل جذب برای گیاه کم است، مشهود است. انتقال فسفات از طریق ریشه‌های خارجی قارچ درون‌زی و نیز رهاسازی آن به سلول‌های میزبان، در برگ‌گیرنده‌ی فرآیندهای فعال است. فسفات‌ها در دیواره‌ی سلولی یا غشای پلاسمایی قرار دارند و در اندومیکوریز فعالیت فسفات‌سازی بیش‌تر است. بعد از جذب فسفر افزایش جذب نیتروژن مهم‌تر است. قارچ‌های میکوریز نیتروژن آمونیاکی را بهتر جذب می‌کنند. جذب انتخابی کاتیون‌هایی مثل Ca^{2+} , NH_4^+ , K^+ , Rb^+ , Na^+ توسط ریشه‌های غان در شرایط میکوریزی دیده شده است. میکوریز هنگام کمی رطوبت خاک برای گیاه بسیار مفید است و تحمل گیاه میزبان را نسبت به تنش خشکی بالا می‌برد. گیاه به کمک میکوریز می‌تواند دما و pH نامناسب، مواد سمی و فلزات سنگین را تحمل کند.



(شکل ۵)

مقایسه‌ی ساختاری دو نوع میکوریز

اکتندومیکوریز متمایز می‌کند، این است که ریشه‌ها ممکن است تا استوانه‌ی مرکزی و میزبان اثر دارند. ریشه‌های قارچ که در اطراف و در داخل ریشه پخش می‌شوند،

همچنین میکوریز به بهبود ساختار فیزیکی خاک و همچنین چرخه ی مواد معدنی در خاک به وسیله ی تسریع در عمل تجزیه کمک می کند.

نقش میکوریز در جذب فلزات سنگین

در همزیستی های اندومیکوریزی، قارچ های وزیکولار-آرباسکولار نقش مهمی را در محافظت گیاهان میزبان در مقابل سمیت فلزات سنگین بازی می کنند. این قارچ ها از طریق افزایش جذب و ذخیره ی یون های فلزات سنگین از قبیل مس، نیکل، سرب و روی باعث افزایش رشد گیاه در مناطق آلوده می شوند. غلظت های بالای Zn در ریشه های غیر میکوریزی، نشانگر این است که قارچ ها Zn را در داخل میسلیم و یا روی آن نگه داری می کنند. همچنین معلوم شده است که تلقیح ذرت با قارچ میکوریزی مقاوم به فلز می تواند انتقال کادمیوم را نیز افزایش دهد. اثرات سمی فلزات سنگین عمدتاً مربوط به چهار فاکتور زیر است:

غیرفعال کردن گروه های فعال ضروری آنزیم ها، جانشین شدن به جای فلزات ضروری، القای تغییرات ساختاری پلیمرها و تأثیر بر تمامیت غشا و فرآیندهای انتقالی. تأثیر سمیت یون های فلزات سنگین بر قارچ ها را می توان به ترتیب زیر بیان نمود: $Ag > Hg > Cu > Cd > Cr > Ni > Pb > Co > Zn > Ca, Fe$ رشد کم و بیش طبیعی قارچ ها در حضور غلظت های زیاد عناصر سنگین می تواند به مکانیسم های زیر مربوط باشد. ۱. جلوگیری مثبت از خروج عنصر از سلول (نفوذناپذیری غشا و تغییر ترکیب غشا در جهت نفوذناپذیر شدن، تغییر ترکیب دیواره ی سلول و جلوگیری از جذب به وسیله ی رقابت پروتون در یک محیط اسیدی)

۲. یک سیستم انتقال فعال که یون های فلزی را به بیرون سلول انتقال دهد.

۳. رسوب فلزات به فرم سولفید یا

اکزالات ها

۴. تحرکات موجود و برهم کنش با یون های فلزات دیگر

۵. تغییر شکل آنزیمی یون های فلزی

۶. تولید درون سلولی ترکیبات پیوند شده با فلزات سنگین نظیر متالوتاتین ها و متیوکلاتین ها

۷. جذب و تقسیم داخل سلولی در واکوئل ها و اتصال با پلی فسفات ها

۸. کاهش جذب عناصر سنگین

۹. تولید داخل سلولی ترکیبات آلی با وزن مولکولی کم، نظیر گلیسرول، اریتریتول، آرابیتول، مانیتول، سوربیتول و ترهالوز.

قارچ های اکتومیکوریزی نقش مهمی در ارتباط ریشه ی گیاهان با خاک دارند. معلوم شده است که در ریشه های اکتومیکوریزی نسبت به ریشه های غیرمیکوریزی سرعت جذب فسفات بالاتر است و این ریشه ها نسبت به ریشه های غیرمیکوریزی تمایل بیش تری به فسفات دارند.

اثرات اصلاحی میکوریزی شدن گیاهان بر رشد آن ها در غلظت زیاد عناصر سنگین برای درختان اکتومیکوریزی شناخته شده است.

در سال ۱۹۶۸ Jones و Hutchinson نشان دادند که قارچ اکتومیکوریزی *Scleroderma flavidum* قادر به افزایش توان تحمل به نیکل در گیاه توسکا است. گونه های خاصی از قارچ های اکتومیکوریزی نیز بازدارنده ی ورود فلزات به داخل میزبان خود است. به این ترتیب که یون هایی نظیر Zn^{2+} در بخش مانتل جذب می شوند، قارچ ها قادرند فلز را به دیواره های سلولی یا پلی ساکاریدهای داخل سلولی متصل کنند. همچنین جذب داخل سلولی و تجمع در واکوئل نیز در این جا حائز اهمیت است.

پاره ای یون ها نظیر Pb^{2+} به علت خاصیت هیدروفوبی مانتل دارای تحرک آپوپلاستی کم تری می شوند. یون هایی از قبیل Cd^{2+} روی میسلیم های خارجی جذب

می شوند.

یک مقایسه روی خاک و محتوای فلزات سنگین در قارچ های اکتومیکوریز نشان داد که تقریباً تمام Cu خاک ممکن است در اکتومیکوریز ذخیره شود و این مقدار در توده ی قارچی برای Pb, Cd, Zn به ترتیب ۳۸٪ و ۳۳٪ و ۲٪ از مقدار این عناصر در خاک است.

زیرنویس

1. Chenopodiaceae
2. Cruciferae
3. Caryophyllaceae
4. Polygonaceae
5. Juncaceae
6. Cyperaceae
7. Ameranthaceae
8. Zygophyllaceae
9. Arbuscule
10. Vesicule
11. Mantle
12. Hartig
13. Ericoid
14. Arbutiod

منابع

1. Blain, F. and Metting, J., 1992. Soil microbial ecology, New York, basel-Hong Kong.
2. Brown, J. F. and Allen, S. J., 1990. Mycorrhiza and plant nutrition: long follow disorder and cotton. Proceeding of the fifth Australian cotton conference, 8-9 August.
3. Brown, J. F., 1992. Mycorrhizal symbiosis and plant Health, Plant Quarterly, 7: 30-34.
4. Korosshavn, M., Steinnes E., and Varskog, P., 1993. Binding of Cd, Cu, Pb, and Zn in soil organic matter with different vegetational background. Water, Air, Soil pollut, 71: 185-193.
5. Le P. N. W., 1992. Uptake and accumulation of metals in bacteria and fungi, in D. C. Adriano (Ed.), Advances in Trace Substances Research: Biogeochemistry of trace metals. Lewis publishers. USA., 283-289.
6. Tam, P. C. F., 1995. Heavy metal tolerance by ectomycorrhizal fungi and metal amelioration by *pisolithus tinctorius*. Mycorrhiza, 5: 181-187.
7. Yang, C. S., and Wilcox. H. E., 1989. An E-strain ectendomycorrhiza formed by a new species, *Tricharina mikolae*. Mycologia, 76: 675-684.