Comparison of effects of Iron Excess and Application of Silicon on Fluorescence of Chlorophyll in Shoot and Developmental Changes in Root of Rice seedlings

Pooyan MehrabanJoubani[1*], Ali Barzegar[1], Behrouz BarzegarGolchini[1], Ali Ramezani Sayyad[2], Ahmad Abdolzadeh[3]

[1.] Department of Basic Science, Faculty of Animal Science and Fisheries, Sari Agricultural Sciences and Natural Resources University, Sari, Iran

[2.] Department Of Tissue Culture, Branch of North Region of Iran (Rasht). Agriculture Biotechnology Research Institute of Iran (ABRII)

[3.] Department of Biology, Faculty of Science, Golestan University, Gorgan, Iran

Abstract

Induction of soil acidity in the condition of waterlogging in rice fields increases the solubility and uptake of silicon and iron. In this research, the effects of 1.5 mM silicon (in the form of sodium silicate) and extra iron (150 mgL^{-1} as Fe-EDTA) on physiological parameters of the rice plants were evaluated. After 7 days, in plants treated with 1.5 mM silicon, the minimum and maximum of chlorophyll fluorescence in dark conditions, variable fluorescence and non-photochemical quenching of PSII increased by 27, 20, 19 and 8 percent respectively, but application of silicon in seedling treated with 150 mgL^{-1} Fe reduced the maximum fluorescence by 23% in light conditions and increased about 55% in non-photochemical quenching of PSII. In plants treated with silicon, the amount of root and shoot Si, root and shoot iron and calcium of shoot were increased by 14, 20, 88, 33 and 8 percent, respectively, and the calcium content of root decreased by 11 percent. In the cross section of the root tip of plants treated with 150 mg L^{-1} iron, the ratio of cortex area to protoxylem area increased significantly compared to the control plants. This study showed that Si induced growth of plants by increasing of photosynthesis capacity and improving relative water content, however, Fe excess decreased growth due to the reduction of quantum yield, decline in water equilibrium and increase of cell wall components in younger parts of roots. Silicon application did not decrease the Fe accumulation in plants and could not mitigate effects of iron toxicity on plant growth.

Keywords: Rice seedling; Iron excess; Silicon; Chlorophyll Fluorescence

* Corresponding Author: pooyan.mehraban@gmail.com

Copyright©20199, University of Isfahan. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (http://creativecommons.org/licenses/BY-NC-ND/4.0), which permits others to download this work and share it with others as long as they credit it, but they cannot change it in any way or use it commercially.

DOI: 10.22108/ijpb.2019.110931.1099

زیست‌شناسی گیاهی ایران، سال یازدهم، شمارهٔ چهل و یکم، پاییز ۱۳۹۸، صفحهٔ ۳۲-۱۷
تاریخ دریافت مقاله: ۱۳۹۷/۰۲/۲۴
تاریخ بررسی مجدد: ۱۳۹۷/۰۶/۲۴ و ۱۳۹۸/۰۲/۱۵
تاریخ پذیرش نهایی: ۱۳۹۸/۰۲/۲۸

مقایسهٔ اثر زیادی آهن و کاربرد سیلیکون بر فلورسانس کلروفیل بخش هوایی و تغییرات تکوینی ریشهٔ دانه‌رست‌های گیاه برنج

پویان مهربان جوبنی[1*]، علی برزگر[1]، بهروز برزگر گلچینی[1]، علی رمضانی صیاد[2]، احمد عبدلزاده[3]
[1] گروه علوم پایه، دانشکدهٔ علوم دامی و شیلات، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری، ایران
[2] گروه کشت بافت، پژوهشکدهٔ بیوتکنولوژی کشاورزی منطقهٔ شمال (رشت)، ایران
[3] گروه زیست‌شناسی، دانشکدهٔ علوم، دانشگاه گلستان، ایران

چکیده
افزایش اسیدیته در شرایط کشت غرقابی زمین‌های برنج سبب افزایش حلالیت و جذب سیلیکون و آهن می‌شود. پژوهش حاضر با هدف مقایسهٔ آثار کاربرد سیلیکون (۱/۵ میلی‌مولار به‌شکل سیلیکات‌سدیم) و آهن اضافی (۱۵۰ میلی‌گرم‌در لیتر به‌شکل Fe-EDTA) بر تغییرات صفت‌های فیزیولوژیکی گیاه برنج انجام شد. پس‌از ۷ روز در گیاهان تیمارشده با ۱/۵ میلی‌مولار سیلیکون، کمترین و بیشترین میزان فلورسانس کلروفیل a در شرایط تاریکی، فلورسانس متغیر و خاموشی غیرفتوشیمیایی فتوسیستم II به‌ترتیب ۲۷، ۲۰، ۱۹ و ۸ درصد افزایش یافت، اما کاربرد سیلیکون در دانه‌رست‌های برنج تیمارشده با ۱۵۰ میلی‌گرم‌درلیتر آهن باعث کاهش ۲۳ درصدی بیشترین فلورسانس کلروفیل a در شرایط نوری و افزایش حدود ۵۵ درصدی خاموشی غیرفتوشیمیایی فتوسیستم II شد. در گیاهان تیمارشده با سیلیکون نسبت به گیاهان شاهد، مقدار سیلیکون ریشه و بخش هوایی، آهن ریشه و بخش هوایی و کلسیم بخش هوایی به‌ترتیب ۱۴، ۲۰، ۸۸، ۳۳ و ۸ درصد افزایش و مقدار کلسیم ریشه ۱۱ درصد کاهش یافت. در برش عرضی نوک ریشهٔ گیاهان تیمارشده با آهن اضافی نیز نسبت مساحت پوست به پروتوزایلم افزایش معناداری نشان داد. سیلیکون با افزایش ظرفیت فتوسنتزی و بهبود درصد آب نسبی سبب تحریک بیشتر رشد گیاهان شد؛ درحالی‌که زیادی آهن با کاهش عملکرد کوآنتومی، کاهش موازنهٔ آب و افزایش ترکیبات دیواره‌ای در مناطق جوان‌تر ریشه، مقدار رشد گیاهان را کاهش داد. کاربرد سیلیکون در کاهش میزان انباشتگی آهن در گیاهان اثری نداشت و نتوانست آثار سمیت آهن در کاهش رشد را تخفیف دهد.

واژه‌های کلیدی: دانه‌رست گیاه برنج، زیادی آهن، سیلیکون، فلورسانس کلروفیل

* نگارندهٔ مسؤول: نشانی پست الکترونیک: p.mehraban@sanru.ac.ir، شمارهٔ تماس: ۰۱۱۳۳۶۸۷۶۵۵

Copyright©2017, University of Isfahan. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (http://creativecommons.org/licenses/BY-NC-ND/4.0), which permits others to download this work and share it with others as long as they credit it, but they cannot change it in any way or use it commercially.

مقدمه

کنترل هم‌ایستایی و بخش‌بندی آهن به‌وسیلهٔ سیستم‌های انتقالی در سلول‌های گیاهان بسیار مهم است. آهن به کمک ریشهٔ گیاه از محلول خاک به دست می‌آید و به حالت پیوندشده با برخی از اسیدهای آلی و فسفات‌های غیرآلی بین بخش‌های مختلف گیاه در مسافت‌های طولانی توزیع می‌شود. در شرایط آهن کافی، تمام گیاهان شلات-Fe^{3+} واردشده به درون گیاه را احیا می‌کنند و درنتیجه، Fe^{2+} از طریق سیستم انتقال با تمایل کم آهن از میان غشای پلاسمایی منتقل می‌شود (Bienfait, 1988). در گیاهان برنج به‌علت شرایط غرقابی و احیای آهن فریک (Fe^{3+}) به فرو (Fe^{2+})، سمیت آهن یکی از متداول‌ترین مشکلات تغذیه‌ای کشت برنج است (Sahrawat, 2010). تغییرات آهن دردسترس (Fe^{2+}) برای ریشهٔ گیاه برنج با اکسیدشدن ریزوسفر (فضای ۱ میلی‌متری اطراف ریشه که به‌طور مستقیم با خاک ارتباط دارد) به‌واسطهٔ اکسیژن ازدست‌رفته از فضای آئرانشیم ارتباط مستقیم دارد؛ ازاین‌رو برای اینکه سمیت آهن اتفاق بیافتد، باید Fe^{2+} پیش‌از جذب توسط ریشه از مانع اکسیداسیون ریزوسفر عبور کند. بخشی از این آهن جذب‌شده در ریشه باقی می‌ماند و بخش دیگر آن از طریق آوندهای چوبی و پس‌از عبور از سد نوار کاسپاری وارد ساقه می‌شود (Marschner, 2011). آزمایش‌های Kampfenkel و همکاران (۱۹۹۵) روی گیاه توتون نشان دادند در همان ساعت‌های اولیهٔ تنش زیادی آهن، فعالیت کاتالاز دو برابر می‌شود، میزان تنفس افزایش می‌یابد و فعالیت گلوکز-۶-فسفات‌دهیدروژناز سیتوزولی بیشتر از دو برابر می‌شود؛ هم‌زمان مقدار هگزوزهای آزاد کاهش و فعالیت آسکوربات‌پراکسیداز در کمتر از ۱۲ ساعت دو برابر می‌شود. Caro و Puntarulo (۱۹۹۶) مشاهده کردند اضافه‌کردن Fe-EDTA تا غلظت ۰/۵ میلی‌گرم به محیط‌کشت باعث افزایش مقدار آهن در بافت‌ها و تنش اکسیداتیو در ریشهٔ سویا می‌شود. در سطح سلولی، مقدار آهن و میزان احیای Fe-EDTA در میکروبادی‌های جداشده از ریشه‌های گیاهان تیمارشده با آهن در مقایسه با شاهد افزایش می‌یابد.

اگرچه سیلیکون فراوان‌ترین عنصر معدنی در پوستهٔ زمین است، غلظت آن در محلول خاک در مقایسه با عناصر دیگر کم است. همهٔ گیاهانی که در خاک رشد می‌کنند، سیلیکون را جذب می‌کنند، اما مقدار سیلیکون در بافت‌های گیاهی بسیار متفاوت است و بین ۰/۱ تا ۱۰ درصد وزن خشک گیاهان را تشکیل می‌دهد. گیاهانی مانند برنج، جو و چغندرقند مقادیر زیادی از سیلیکون را جذب می‌کنند که باعث افزایش عملکرد گیاه می‌شود (Lavinsky *et al*., 2016). نتایج گزارش‌های مختلف نشان می‌دهند حضور سیلیکون در شرایط سمیت آهن به افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز ریشه، آنزیم پلی‌فنل‌اکسیداز بخش هوایی و آنزیم پراکسیداز محلول (پراکسیداز سیتوزولی) ریشه و بخش هوایی گیاه برنج منجر می‌شود (Chalmardi *et al*., 2014)؛ همچنین کاربرد سیلیکون سبب پلاک‌های آهن در سطح ریشه، افزایش طول ریشه و انتقال آهن از ریشه به بخش هوایی می‌شود (You-Qiang *et al*., 2012). از سویی، Savant و همکاران (۱۹۹۶) گزارش کردند سیلیکون به‌واسطهٔ ارتقای تأمین اکسیژن از ساقه به ریشه، ظرفیت اکسیدشدن ریشه‌ها را افزایش می‌دهد که به اکسیداسیون آهن فرو (محلول) به آهن

فریک (نامحلول) در سطح ریشه منجر می‌شود و به‌این‌ترتیب، جذب بیشتر آهن و انتقال آن از ریشه به ساقه را متوقف می‌کند.

در سال‌های اخیر، روش فلورسانس کلروفیل به‌طور گسترده در بسیاری از مطالعه‌های اکوفیزیولوژی به کار گرفته شده است؛ آثار تنش‌های بلندمدت و کوتاه‌مدت و آسیب به اجزای فتوسنتزکننده را می‌توان از طریق فلورسانس کلروفیل تشخیص داد (Lichtenthaler and Rinderle, 1988). جریان الکترون در فتوسنتز، شاخصی برای میزان کلی فتوسنتز است و اندازه‌گیری فلورسانس کلروفیل، تخمین میزان جریان الکترون و شیوهٔ عمل فتوسنتز را امکان‌پذیر می‌کند؛ از سویی، فلورسانس کلروفیلی بازتاب واکنش‌های اولیهٔ فتوسنتز و شاخص فیزیولوژیکی معتبری برای مشخص‌کردن تغییرات القایی محیط در دستگاه فتوسنتزی است که ارزیابی آن بدون تخریب بافت گیاهی و در کمترین زمان انجام می‌شود. بیشترین فلورسانس کلروفیل (Fv/Fm) در برگ‌های سالم اکثر گونه‌های گیاهی مطالعه‌شده نزدیک به ۰/۸ است؛ کم‌شدن این مقدار نشان می‌دهد بخشی از مراکز واکنش فتوسیستم II آسیب دیده و مهارسازی نوری اتفاق افتاده است (Björkman and Demmig, 1987).

گزارش‌هایی دربارهٔ اثر زیادی آهن و کاربرد سیلیکون بر افزایش مقدار ترکیبات دیواره‌ای مانند لیگنین در ریشهٔ برنج وجود دارند (Fang and Kao, 2000; Fleck *et al*., 2010; Chalmardi *et al*., 2014)؛ همچنین گزارش شده است کاربرد سیلیکون به افزایش کمپلکس لیگنین-کربوهیدرات در دیوارهٔ سلولی سلول‌های اپیدرمی برنج منجر می‌شود که جایگاه‌های جذب فراوانی را برای فلزات سنگین (ازجمله آهن) ایجاد می‌کند (da Cunha and do Nascimento, 2009). تغییرات اجزا و چگونگی تکوین دیوارهٔ سلولی به‌آسانی با دستگاه FTIR اندازه‌گیری می‌شود. پیک خروجی دستگاه FTIR به‌شکل طیف است و قله‌های هر پیک نشان‌دهندهٔ وجود گروه‌های عملکردی یک ترکیب ساختاری‌اند. اصلی‌ترین طول موج‌های FTIR ترکیبات دیوارهٔ سلولی گیاهان در محدودهٔ طول موج‌های ۵۰۰ تا ۲۰۰۰ بر سانتی‌متر واقع شده‌اند (Alonso-Simón *et al*., 2011)؛ هرچه قلهٔ پیک‌ها در نمودار اسپکتروم نمونه‌های تیمارشده در محدودهٔ مقدار جذب بیشتر قرار گیرد، افزایش گروه‌های عملکردی و افزایش مقدار ترکیبات دیواره‌ای را نشان می‌دهد. ارزیابی‌های FTIR نیز تأییدی بر مطالعه‌های کمّی و کیفی سازوکارهای برهم‌کنش بین مولکول‌های دیواره از طریق باندهای هیدروژنی‌اند. Zeier و Schreiber (۱۹۹۹) از طریق طول موج‌های به‌دست‌آمده از FTIR، گروه‌های عملکردی موجود در دیوارهٔ سلولی را مشخص کردند که شامل نسبت مشخصی از پلیمرهای زیستی مانند لیگنین و سوبرین به همراه کربوهیدرات‌ها و پروتئین‌ها بودند و از طریق تغییرات همین گروه‌های عملکردی، تغییرات مراحل تکوینی دیوارهٔ سلولی گیاهان را بررسی کردند.

هدف مطالعهٔ حاضر باتوجه‌به سمیت آهن اضافی در مزارع برنج، ارزیابی برهم‌کنش سیلیکات‌سدیم بر سمیت ناشی از زیادی آهن بر میزان رشد، انباشتگی عناصر سیلیکون، آهن، پتاسیم و کلسیم در ریشه و بخش هوایی دانه‌رست‌های گیاه برنج و ارزیابی

شاخص‌های فلورسانس کلروفیل است؛ همچنین تغییرات تمایزی نوک ریشه متأثر از زیادی آهن و کاربرد سیلیکون به کمک دستگاه FTIR و رنگ‌آمیزی مضاعف ارزیابی می‌شود.

مواد و روش‌ها

آزمایش حاضر در تابستان سال ۱۳۹۵ در اتاقک کشت آزمایشگاه زیست‌شناسی گیاهی دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری با دورهٔ نوری ۱۶ ساعت روشنایی/۸ ساعت تاریکی، دمای ۲۴ درجهٔ سانتی‌گراد و رطوبت نسبی ۵۰ درصد انجام شد. در پژوهش حاضر از بذرهای گیاه برنج، رقم فجر (*Oryza sativa* L. cv Fajr) استفاده شد. بذرها با هیپوکلریت‌سدیم ۳ درصد و یک قطره توئین ۲۰ به‌مدت ۲۰ دقیقه استریل سطحی شدند. جوانه‌زنی بذرها روی کاغذ صافی به‌مدت ۱۰ روز در دمای ۲۵ درجهٔ سانتی‌گراد انجام شد و سپس دانه‌رست‌ها به محیط‌کشت حاوی محلول یوشیدا منتقل شدند. آزمایش در قالب طرح کاملاً تصادفی با چهار تکرار و به‌شکل فاکتوریل انجام شد؛ فاکتور اول، سیلیکون در دو سطح صفر و ۱/۵ میلی‌مولار به‌شکل سیلیکات‌سدیم و فاکتور دوم، آهن در دو سطح صفر و ۱۵۰ میلی‌گرم‌درلیتر به‌شکل شلات آهن (Fe-EDTA) بود. گیاهان پس‌از ۷ روز تیماردهی، به‌منظور مطالعهٔ مقدار وزن، تغییرات فلورسانس بخش هوایی، مقدار عناصر سیلیکون، آهن، پتاسیم و کلسیم و نیز تغییرات تشریحی نوک ریشه برداشت شدند.

پس‌از گذشت ۷ روز از تیمارهای اعمال‌شده، صفت‌های فلورسانس کلروفیل با دستگاه فلورومتر (PAM 2500-Walz, Germany) روی آخرین برگ توسعه‌یافته (برگ چهارم از بالا) اندازه‌گیری شد. با استفاده از صفت‌های تعیین‌شده در برگ‌های سازگار به تاریکی و روشنایی، میزان فلورسانس متغیر (Fv)، بیشترین کارایی کوآنتومی فتوسیستم II (Fv/Fm)، کارایی کوآنتومی فتوشیمیایی مؤثر فتوسیستم II (Y(II))، کارایی کوانتومی غیرفتوشیمیایی تنظیم‌شدهٔ فتوسیستم II (Y(NPQ))، کارایی غیرفتوشیمیایی تنظیم‌نشدهٔ فتوسیستم II (Y(NO))، خاموشی غیرفتوشیمیایی (NPQ) و کارایی کمپلکس تجزیه‌کنندهٔ آب در سمت دهندهٔ فتوسیستم II محاسبه شد. کمترین فلورسانس کلروفیل a یعنی سطح فلورسانس زمانی که کوئینون A (نخستین پذیرندهٔ الکترون از فتوسیستم II) در بیشترین حالت اکسید خود قرار دارد. بیشترین فلورسانس کلروفیل a در برگ سازگارشده با تاریکی یعنی سطح فلورسانس زمانی که کوئینون A در بیشترین حالت احیا قرار دارد (مرکز واکنش فتوسیستم II بسته است). فلورسانس متغیر از برگ سازگارشده با تاریکی، توانایی فتوسیستم II را برای عملکرد فتوشیمیایی نشان می‌دهد. بیشترین عملکرد کوآنتومی فتوسیستم II در شرایط سازگارشده با تاریکی نشان‌دهندهٔ بیشترین کارایی جذب نور توسط کمپلکس‌های جمع‌کنندهٔ نوری فتوسیستم II است که به انرژی فتوشیمیایی تبدیل می‌شود (احیای کوئینون A). عملکرد کوآنتومی فتوسیستم II در شرایط سازگارشده با نور تخمینی از کارایی آنتن‌های جمع‌آوری‌کنندهٔ نور (LHC) فتوسیستم II است که برای عملکرد فتوشیمیایی (احیای کوئینون A) استفاده می‌شود؛ همچنین خاموشی غیرفتوشیمیایی، اتلاف حرارتی توسط چرخهٔ زانتوفیل و خاموشی فتوشیمیایی الکترون برانگیختهٔ اکسیداسیون کوئینون A و بازبودن مرکز واکنش فتوسیستم II را نشان می‌دهد.

استخراج سیلیسیم به روش هضم اتوکلاوی انجام شد. مقدار ۲ میلی‌لیتر آب‌اکسیژنه (H_2O_2) ۵۰ درصد (حجمی) و ۴/۵ میلی‌لیتر هیدروکسیدسدیم (NaOH) ۵۰ درصد (وزنی) به ۱۰۰ میلی‌گرم پودر خشک‌شدهٔ ریشه و بخش هوایی گیاه اضافه و به‌مدت ۱ ساعت در اتوکلاو با فشار ۱۳۸ کیلوپاسکال قرار داده شد؛ درنهایت، محلول به‌دست‌آمده با کاغذ صافی واتمن شمارهٔ ۱ صاف شد. به‌منظور استخراج عناصر پتاسیم، آهن و کلسیم، باقیماندهٔ وزن خشک بخش هوایی و ریشهٔ گیاهان آزمایش‌شده پس‌از پودرشدن، درون بوتهٔ چینی ریخته و برای حذف ترکیبات آلی به‌مدت ۴ ساعت درون کوره با دمای ۵۷۵ درجهٔ سانتی‌گراد سوزانده شد. خاکستر به‌دست‌آمده در ۱ میلی‌لیتر کلریدریک‌اسید ۶ نرمال محلول و به‌مدت یک شبانه‌روز به حالت سکون رها شد. ترکیب حاصل باکاغذ صافی واتمن صاف و درنهایت با آب مقطر به حجم ۱۰ میلی‌لیتر رسانده شد. اندازه‌گیری مقدار پتاسیم با دستگاه Jenway Flame photometer مدل PFP7 و اندازه‌گیری عناصر سیلیکون، آهن و کلسیم با دستگاه Microwave plasma atomic emission spectroscopy مدل Agilent MP-AES4100 انجام شد. برای به‌دست‌آوردن نمودارهای اسپکتروم طیف FTIR از دستگاه Perkin Elmer Spectrum RX1 FT-IR استفاده شد. مقدار ۰/۰۰۵ گرم از نمونه‌های پودرشدهٔ ریشهٔ گیاهان که به‌مدت ۷۲ ساعت در دمای ۵۰ درجهٔ سانتی‌گراد کاملاً خشک شده بود، به‌خوبی با ۰/۱ گرم پودر برمایدپتاسیم (KBr) ساییده شد و برای قرارگیری در دستگاه در فشار ۱/۵ مگاپاسکال به‌شکل قرص درآمد. محدودهٔ طول موج دستگاه برای نمونه‌ها از ۴۰۰ تا ۲۰۰۰ بر سانتی‌متر و با شفافیت طول‌موجی ۴ بر سانتی‌متر و ۳۲ بار اسکن بود.

به‌منظور بررسی‌های تشریحی، نمونه‌برداری از ناحیهٔ ۱ سانتی‌متری نوک ریشه انجام شد. برای بررسی ویژگی‌های تشریحی ریشه، پس‌از تثبیت نمونه‌ها در محلول .F.A.A (محلول تثبیت‌کننده برای رنگ‌آمیزی بافت‌های گوناگون گیاهی که نام آن مخفف حرف اول ترکیبات فرمالین، الکل اتیلیک ۵۰ درصد و استیک‌اسید است) به‌مدت ۴۸ ساعت، برش‌های عرضی به ضخامت ۱۳ میکرومتر با میکروتوم (DIA PATH) تهیه شدند. رنگ‌آمیزی نمونه‌ها با رنگ‌آمیزی مضاعف سافرانین O- فست گرین انجام شد (Ruzin, 1999). عکس‌برداری از برش‌ها با میکروسکوپ نوری و فلورسانس SMART CANADA DIGITAL CAMERA DXM 1200 انجام و مقدار آئرانشیم، نسبت پوست به استوانهٔ مرکزی و مساحت بزرگ‌ترین پروتوزایلم در فاصلهٔ ۱ سانتی‌متری نوک ریشهٔ دانه‌رست‌های برنج با نرم‌افزار Digimizer 4.1.1.0 اندازه‌گیری شد.

نتایج

زیادی آهن سبب کاهش مشخص رشد دانه‌رست‌های برنج و کاربرد سیلیکون سبب افزایش معنادار رشد به‌ویژه در بخش هوایی دانه‌رست‌ها نسبت به تیمار شاهد شد. در دانه‌رست‌های تیمارشده با ۱/۵ میلی‌مولار سیلیکون، مقدار وزن تر و خشک بخش هوایی، وزن تر و خشک کل و میزان آب نسبی به ترتیب ۸، ۶، ۳، ۷ و ۵ درصد افزایش یافت؛ اما در دانه‌رست‌های تیمارشده با ۱۵۰ میلی‌گرم‌درلیتر آهن، کاربرد سیلیکون سبب کاهش معنادار صفت‌های رویشی دانه‌رست‌های برنج شد (جدول ۱).

جدول ۱- درصد تغییرات بین میانگین تیمارهای آهن اضافی و کاربرد سیلیکون بر صفات رویشی دانه‌رست‌های برنج

تیمار	وزن تر ریشه	وزن تر بخش هوایی	وزن خشک ریشه	وزن خشک بخش هوایی	وزن تر کل	وزن خشک کل	مقدار آب نسبی
	گرم						درصد
شاهد	۰/۱۸^{a}	۰/۲۴^{b}	۰/۰۱^{a}	۰/۰۳۲^{b}	۰/۴۳۵^{b}	۰/۰۴۲^{b}	۹۰/۱۸^{b}
سیلیکون	۰/۱۸^{a}	۰/۲۷^{a}	۰/۰۱^{a}	۰/۰۳۴^{a}	۰/۴۴۵^{a}	۰/۰۴۵^{a}	۹۴/۸۶^{a}
آهن	۰/۱۱^{b}	۰/۲۵^{b}	۰/۰۰۸^{b}	۰/۰۳۰^{b}	۰/۳۶۶^{c}	۰/۰۳۸^{c}	۸۴/۴۰^{c}
آهن+سیلیکون	۰/۰۹^{b}	۰/۲۴^{b}	۰/۰۰۷^{b}	۰/۰۲۹^{b}	۰/۳۶۳^{c}	۰/۰۳۶^{c}	۹۰/۲۳^{b}
خطا*	۰/۰۰۰۲	۰/۰۰۰۵	۰/۰۰۰۰۵	۰/۰۰۰۰۱	۰/۰۰۱	۰/۰۰۰۰۲	۰/۶۵

*میانگین هر ستون که در یک حرف مشترک باشند، در سطح احتمال ۵ درصد با آزمون دانکن تفاوت معناداری ندارد.

ارزیابی فلورسانس کلروفیل در تنش آهن اضافی (۱۵۰ میلی‌گرم‌درلیتر) و کاربرد سیلیکون (۱/۵ میلی‌مولار) در دانه‌رست‌های گیاه برنج: مقایسهٔ میانگین صفت‌های فلورسانس کلروفیل برگ‌های دانه‌رست‌های گیاه برنج نشان داد در گیاهان تیمارشده با ۱/۵ میلی‌مولار سیلیکون، کمترین و بیشترین میزان فلورسانس کلروفیل a در شرایط تاریکی، فلورسانس متغیر و خاموشی غیرفتوشیمیایی فتوسیستم II به‌ترتیب ۲۷، ۲۰، ۱۹ و ۸ درصد افزایش می‌یابد؛ اما در دانه‌رست‌های برنج تیمارشده با ۱۵۰ میلی‌گرم‌درلیتر آهن، کاربرد سیلیکون باعث کاهش ۲۳ درصدی بیشترین فلورسانس در شرایط نوری و افزایش حدود ۵۵ درصدی خاموشی غیرفتوشیمیایی فتوسیستم II می‌شود (جدول ۲). در دانه‌رست‌های بدون تغذیهٔ سیلیکون، زیادی آهن سبب کاهش معنادار کمترین و بیشترین فلورسانس کلروفیل در شرایط تاریکی و نوری و بیشترین عملکرد کوآنتومی گیاهان رشدیافته در محلول یوشیدا شد؛ اما در تیمار آهن اضافی، خاموشی غیرفتوشیمیایی فتوسیستم II نسبت به گیاهان شاهد به‌طور معناداری کاهش یافت. در گیاهان شاهد بدون تیمار زیادی آهن، تیمار سیلیکون باعث افزایش معنادار خاموشی غیرفتوشیمیایی فتوسیستم II نسبت به گیاهان شاهد شد (جدول ۲).

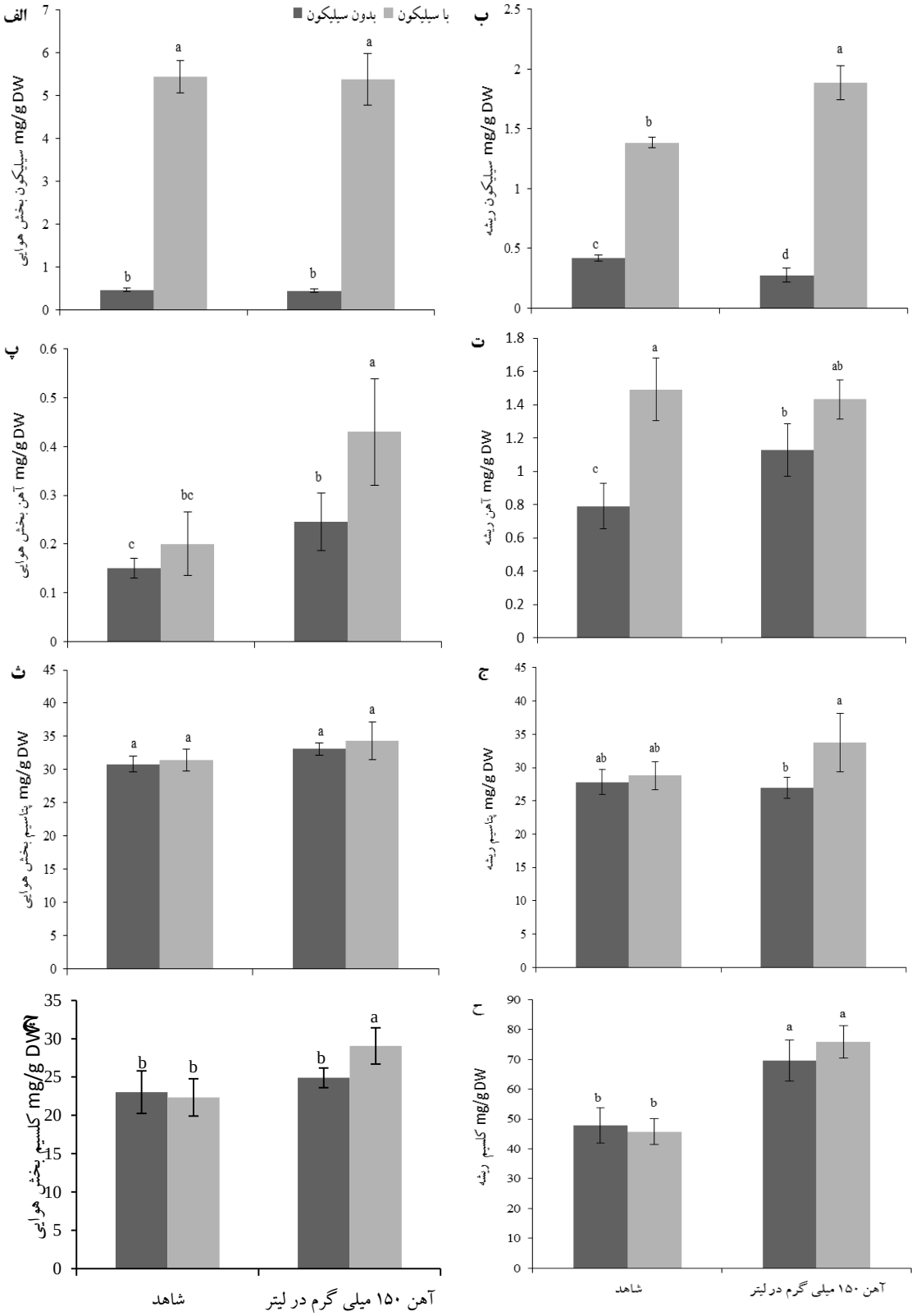
جدول ۲- درصد تغییرات اختلاف میانگین تیمارهای کاربرد سیلیکون در شرایط شاهد و تیمار آهن اضافی بر صفت‌های فلورسانس کلروفیل دانه‌رست‌های گیاه برنج

تیمار	فلورسانس حداقل (تاریکی)	فلورسانس حداکثر (تاریکی)	حداکثر عملکرد کوآنتومی فتوسیستم II	فلورسانس متغیر	فلورسانس حداکثر (روشنایی)	خاموشی فتوشیمیایی فتوسیستم II	خاموشی غیرفتوشیمیایی فتوسیستم II	انتقال الکترون پایه فتوسیستم II
	F0	Fm	Fv/Fm	Fv	Fm'	qP	qN	ETR
شاهد	۱/۱۴^{b}	۴/۶۹^{b}	۰/۷۵۵^{b}	۳/۵۵^{b}	۱/۷۸^{b}	۱/۰۴۸^{b}	۰/۷۲۹^{b}	۲۲/۰۵^{a}
سیلیکون	۱/۴۵^{a}	۵/۶۶^{a}	۰/۷۶۲^{a}	۴/۲۱^{a}	۱/۸۲^{b}	۱/۰۰۹^{c}	۰/۷۸۹^{a}	۲۱/۵۷^{b}
آهن	۱/۰۳^{c}	۴/۳۸^{c}	۰/۷۳۸^{c}	۳/۲۷^{c}	۱/۹۴^{a}	۱/۰۹^{b}	۰/۵۱^{c}	۲۲/۴۱^{a}
آهن+سیلیکون	۱/۱۶^{b}	۴/۸۱^{b}	۰/۷۵۷^{b}	۳/۶۴^{b}	۱/۵۰^{c}	۱/۱۹^{a}	۰/۷۹۲^{a}	۲۰/۳۹^{c}
خطا*	۰/۰۳۷	۰/۷۶	۰/۰۰۰۴	۰/۴۸	۰/۱۴	۰/۱۵	۰/۰۵۹	۸۱/۵۶

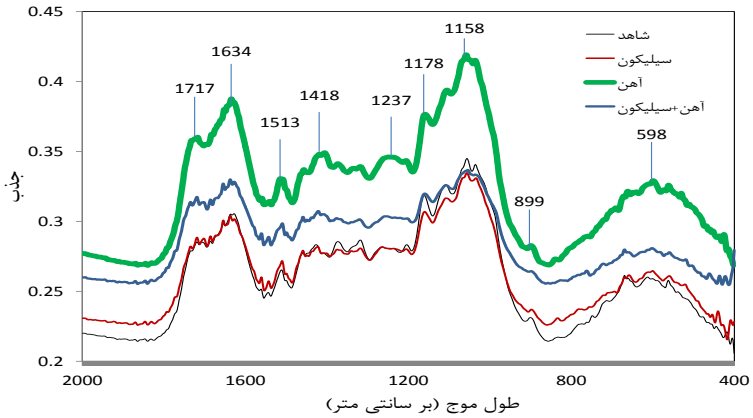
* میانگین هر ستون که در یک حرف مشترک باشند، در سطح احتمال ۵ درصد با آزمون دانکن تفاوت معناداری ندارد.

ارزیابی مقدار عناصر آهن، سیلیکون، پتاسیم و کلسیم در تنش آهن اضافی (۱۵۰ میلی‌گرم‌درلیتر) و کاربرد سیلیکون (۱/۵ میلی‌مولار) در دانه‌رست‌های گیاه برنج: در گیاهان تیمارشده با ۱/۵ میلی‌مولار سیلیکون، مقدار سیلیکون ریشه و بخش هوایی، آهن ریشه و بخش هوایی و کلسیم بخش هوایی به‌ترتیب ۱۴، ۲۰، ۸۸، ۳۳ و ۸ درصد افزایش و مقدار کلسیم ریشه ۱۱ درصد کاهش یافت. در دانه‌رست‌های برنج تیمارشده با ۱۵۰ میلی‌گرم‌درلیتر آهن، کاربرد سیلیکون به‌ترتیب باعث افزایش ۱۲۹، ۲۰، ۲۷، ۷۵، ۲۵، ۸ و ۱۶ درصدی مقدار سیلیکون ریشه و بخش هوایی، آهن ریشه و بخش هوایی، پتاسیم ریشه و کلسیم ریشه و بخش هوایی شد (شکل ۱). مقدار سیلیکون در ریشهٔ گیاهان تیمارشده با ۱۵۰ میلی‌گرم‌درلیتر آهن کاهش معناداری نشان داد؛ اما در بخش هوایی، تفاوت معناداری نسبت به گیاهان شاهد دیده نشد. کاربرد ۱/۵ میلی‌مولار سیلیکون در محیط‌کشت سبب افزایش معنادار سیلیکون در ریشه و بخش هوایی هر دو گیاه شاهد و تیمارشده با ۱۵۰ میلی‌گرم‌درلیتر آهن شد؛ به‌طوری‌که این افزایش در گیاهان تیمارشده با ۱۵۰ میلی‌گرم‌درلیتر آهن چشمگیرتر بود (شکل ۱، الف و ب). مقایسهٔ میانگین مقدار عناصر ریشه و بخش هوایی دانه‌رست‌های گیاه برنج نشان داد در گیاهان تیمارشده با ۱۵۰ میلی‌گرم‌درلیتر آهن، مقدار آهن هم در ریشه و هم در بخش هوایی نسبت به گیاهان شاهد افزایش معناداری داشته است. سیلیکون در ریشه سبب افزایش معنادار مقدار آهن در گیاهان شاهد و تیمارشده با ۱۵۰ میلی‌گرم‌درلیتر آهن شد؛ اما این افزایش در بخش هوایی معنادار نبود (شکل ۱، پ و ت). مقدار پتاسیم با تیمار ۱۵۰ میلی‌گرم‌درلیتر آهن تغییر معناداری نسبت به گیاهان شاهد نشان نداد. سیلیکون در گیاهان شاهد سبب تغییر معنادار مقدار پتاسیم در ریشه و بخش هوایی نشد؛ اما در ریشهٔ گیاهان تیمارشده با ۱۵۰ میلی‌گرم‌درلیتر آهن، سیلیکون سبب افزایش معنادار مقدار پتاسیم شد (شکل ۱، ث و ج). همراه با تیمار ۱۵۰ میلی‌گرم‌درلیتر آهن، مقدار کلسیم در ریشه افزایش معناداری نسبت به گیاهان شاهد نشان داد؛ اما در بخش هوایی تفاوت معناداری مشاهد نشد. سیلیکون در بخش هوایی گیاهان تیمارشده با ۱۵۰ میلی‌گرم‌درلیتر آهن سبب افزایش معنادار کلسیم شد (شکل ۱، چ و ح).

ارزیابی ترکیبات دیواره‌ای ریشه با دستگاه FTIR: تفاوت مشخصی در طیف اسپکتروم گیاهان برنج تیمارشده با سیلیکون در مقایسه با گیاهان برنج رشدیافته در محلول یوشیدا مشاهده نشد. در گیاهان برنج تیمارشده با ۱۵۰ میلی‌گرم‌درلیتر آهن و بدون کاربرد سیلیکون، افزایش محسوسی در مقدار جذب گروه‌های عملکردی ترکیبات دیواره‌ای نسبت به محلول یوشیدا مشاهده شد. قلهٔ طول موج فنل‌های استری (طول موج ۱۷۲۰) و حلقه‌های فنلی (طول موج ۱۵۱۵ و ۱۶۳۰) در تیمار زیادی آهن نسبت به دیگر تیمارهای اعمال‌شده افزایش مشخصی داشت. کاربرد سیلیکون در گیاهان برنج تغییر محسوسی در این ترکیبات نسبت به گیاهان شاهد ایجاد نکرد؛ همچنین در تیمار زیادی آهن، اسیدهای اورونیک غیراستری (۱۴۲۰)، زایلوگلوکان (۱۱۲۰) و پکتین (۹۵۲، ۱۰۱۴، ۱۰۹۷، ۱۱۰۴، ۱۱۴۶، ۱۲۴۳) نیز افزایش درخور توجهی نسبت به دیگر تیمارهای اعمال‌شده داشتند؛ در تمام تیمارهای اعمال‌شده، مقدار سلولز (۹۰۰) تفاوت مشخصی نشان نداد (شکل ۲).

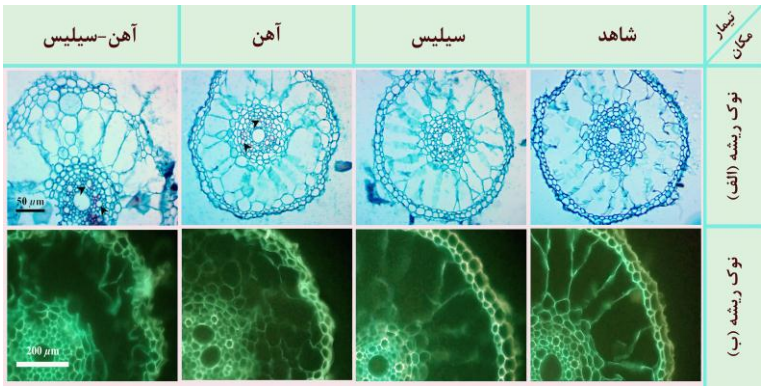


شکل ۱- برهم‌کنش آهن و سیلیکون پس‌از ۷ روز از آغاز تیمار بر مقدار سیلیکون، آهن، پتاسیم و کلسیم ریشه و بخش هوایی دانه‌رست‌های گیاه برنج در تیمارهای شاهد و سیلیکون ۱/۵ میلی‌مولار رشدیافته در محلول یوشیدا و آهن اضافی (۱۵۰ میلی‌گرم در لیتر). مقادیر حاصل ۳ تکرار±انحراف معیار هستند.



شکل ۲- ارزیابی تغییرات ترکیبات دیواره‌ای دانه‌رست‌های گیاه برنج در تیمارهای شاهد و سیلیکون ۱/۵ میلی‌مولار رشدیافته در محلول یوشیدا و آهن اضافی (۱۵۰ میلی‌گرم‌درلیتر) با دستگاه FTIR

ارزیابی تغییرات ریخت‌شناختی نوک ریشهٔ دانه‌رست‌های گیاه برنج در تنش آهن اضافی (۱۵۰ میلی‌گرم در لیتر) و کاربرد سیلیکون (۱/۵ میلی‌مولار): برش عرضی از فاصلهٔ ۱ سانتی‌متری نوک ریشهٔ دانه‌رست‌های برنج در شکل ۳ مشاهده می‌شود. مقاطع رنگ‌آمیزی‌شده با سافرانین O- فست گرین ، افزایش ضخامت دیواره (رنگ قرمز) در تیمارهای آهن و آهن به‌علاوهٔ سیلیکون را در فاصلهٔ ۱ سانتی‌متری نوک ریشه نشان می‌دهند (شکل ۳، الف). فضای آئرانشیمی نوک ریشهٔ گیاهان تیمارشده با ۱۵۰ میلی‌گرم‌درلیتر آهن کاهش مشخصی در مقایسه با گیاهان شاهد نشان داد (شکل ۳، ب)؛ اما در سایر تیمارها، تغییری در فضای آئرانشیمی مشاهده نشد (جدول ۳). نسبت پوست به قطر استوانهٔ آوندی در نوک ریشهٔ گیاهان تیمارشده با ۱۵۰ میلی‌گرم‌درلیتر آهن کاهش نشان داد (جدول ۳)؛ اما مساحت پروتوزایلم در فاصلهٔ ۱ سانتی‌متری از نوک ریشهٔ گیاهان تیمارشده با آهن اضافی افزایش معناداری نسبت به گیاهان شاهد داشت. کاربرد سیلیکون ۱/۵ میلی‌مولار سبب افزایش مساحت پروتوزایلم نسبت به گیاهان شاهد شد (جدول ۳).



شکل ۳- اثر تیمارهای آهن و سیلیکون پس‌از ۷ روز از آغاز تیمار بر تغییرات ریخت‌شناختی نوک ریشهٔ دانه‌رست‌های برنج با رنگ‌آمیزی سافرانین O- فست گرین (مقیاس ۵۰ میکرومتر) و میکروسکوپ فلورسانس (مقیاس ۲۰۰ میکرومتر). پیکان‌های روی مقطع افزایش لیگنینی‌شدن را می‌دهند.

جدول ۳- تغییرات اثر تیمارهای سیلیکون و آهن اضافی بر مقدار فضای آئرانشیمی (شکل ۳، ب)، نسبت پوست به قطر استوانهٔ آوندی و مساحت بزرگ‌ترین پروتوزایلم (شکل ۳، الف) در فاصلهٔ ۱ سانتی‌متری از نوک ریشهٔ دانه‌رست‌های برنج

تیمار	فضای آئرانشیمی	نسبت قطر پوست به قطر استوانهٔ آوندی (میکرومتر)	مساحت بزرگ‌ترین پروتوزایلم (میکرومترمربع)
شاهد	وجود دارد	۱/۱۵±۰/۰۲	۷/۶۶±۰/۰۶
سیلیکون	وجود دارد	۱/۱۸±۰/۰۲	۸/۶۷±۰/۰۴
آهن	بسیار کم شده است	۱/۱۲±۰/۰۱	۱۱/۲۱±۰/۰۹
آهن+سیلیکون	وجود دارد	۱/۴۲±۰/۰۶	۱۳/۰۱±۰/۰۴

±نشان‌دهندهٔ خطای استاندارد است.

بحث

زیادی آهن در دانه‌رست‌های برنج سبب کاهش مشخص رشد ریشهٔ دانه‌رست‌ها شد. پس‌از آغاز سمیت آهن اضافی، قدرت اکسیداسیون ریشه کم و سطح ریشه با رسوب قهوه‌ای تیره تا سیاه‌رنگ $Fe(OH)_3$ پوشیده می‌شود و بسیاری از ریشه‌ها از بین می‌روند (Becker and Asch, 2005). درون سلول نیز مقادیر آهن اضافی ممکن است سبب تولید رادیکال‌های آزاد اکسیژن مانند سوپراکسید، رادیکال‌های هیدروکسیل و پراکسیدهیدروژن شود؛ همچنین آهن می‌تواند به رادیکال‌های فریل با واکنش‌پذیری زیاد تبدیل شود که میل ترکیبی زیادی با اسیدهای چرب دارند (Becker and Asch, 2005). نتایج پژوهش Mehraban و همکاران (۲۰۰۸) نشان دادند زیادی آهن در گیاه برنج سبب ازدیاد غلظت پراکسیدهیدروژن و تشدید پراکسیداسیون لیپیدهای غشایی می‌شود که به کاهش پروتئین‌ها و کلروفیل و درنتیجه، کاهش رشد گیاه منجر می‌شود.

کاربرد سیلیکون سبب افزایش مشخص رشد به‌ویژه در بخش هوایی تمام دانه‌رست‌ها نسبت به شاهد شد. اگرچه سیلیکون هنوز مادهٔ غذایی غیرضروری برای بیشتر گیاهان تلقی می‌شود، یافته‌های پژوهشگران آثار مفید آن را در بهبود رشد نشان می‌دهند (Kiani *et al.*, 2013). در شرایط کشت هیدروپونیک با اسیدیته‌ای که سیلیکون به‌شکل محلول است، این عنصر مستعد انتقال از محلول کشت به بخش‌های هوایی است و بنابراین، گیاهان توانایی انتقال مقادیر زیادی از سیلیکون محلول در آب را دارند؛ این مقدار جذب در گیاهان برنج و گندم به‌علت وجود انتقال‌دهنده‌های سیلیکون بیشتر است (Motomura *et al.*, 2004). نتایج پژوهش Polanco و همکاران (۲۰۱۲) در گیاه لوبیا نشان دادند افزایش مقدار سیلیکون در برگ‌های تیمارشده با سیلیکون باعث افزایش جذب کربن خالص، سرعت هدایت روزنه‌ای، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و درنتیجه افزایش رشد در مقایسه با گیاهان شاهد می‌شود. باوجود افزایش رشد گیاهان شاهد در معرض تیمار سیلیکون، سیلیکون در گیاهان تیمارشده با ۱۵۰ میلی‌گرم‌درلیتر آهن سبب کاهش صفت‌های رشدی شد. به نظر می‌رسد در دانه‌رست‌های برنج، کاربرد سیلیکون برهم‌کنش منفی با زیادی آهن برقرار کرده است.

زیادی آهن (۱۵۰ میلی‌گرم‌درلیتر) سبب کاهش درصد آب نسبی شد و با کاربرد سیلیکون، درصد آب نسبی نسبت به گیاهان شاهد افزایش معناداری نشان داد. به نظر می‌رسد سیلیکون از طریق کاهش میزان تعرق سبب افزایش مقدار آب نسبی گیاه می‌شود و بهبود وضعیت آب گیاه ممکن است به افزایش فتوسنتز منجر شود (Farshidi *et al.*, 2012). سیلیکون از طریق رسوب روی دیوارهٔ سلول‌ها به‌ویژه سلول‌های اپیدرمی، ازدست‌رفتن آب از این بخش‌ها را کاهش می‌دهد و حرکت آب از مسیر غیرآوندی را کند می‌کند (Chen *et al.*, 2011). افزایش محتوای نسبی آب در گیاهان تیمارشده ممکن است ناشی از افزایش توسعهٔ سیستم ریشه‌ای یا کاهش ازدست‌رفتن آب از طریق تعرق باشد. داده‌های Kafi و همکاران (۲۰۱۱) نشان دادند گیاهان سورگوم تیمارشده با سیلیکون، مقدار آب نسبی و وزن خشک بیشتری دارند.

باتوجه‌به نقش آهن در زنجیرهٔ انتقال الکترون و واکنش‌های اکسیداسیون و احیای فتوسنتز، اندازه‌گیری صفت‌های فلورسانس کلروفیل شاخص خوبی برای نشان‌دادن عملکرد اجزای فتوسنتزکننده و توانایی گیاه در تحمل تنش آهن است. نتایج پژوهش حاضر نشان دادند در دانه‌رست‌های بدون تغذیهٔ سیلیکون، زیادی آهن تأثیر معناداری بر بیشترین و کمترین فلورسانس کلروفیل در شرایط تاریکی و نوری و حداکثر عملکرد کوآنتومی گیاهان رشدیافته در محلول یوشیدا ندارد؛ اما در دانه‌رست‌های برنج تیمارشده با ۱۵۰ میلی‌گرم‌درلیتر آهن، کاربرد سیلیکون سبب کاهش ۲۳ درصدی بیشترین فلورسانس در شرایط نوری و افزایش حدود ۵۵ درصدی خاموشی غیرفتوشیمیایی فتوسیستم II می‌شود. در اثر تنش آهن و کاهش ظرفیت QA، انتقال الکترون به فتوسیستم I کاهش می‌یابد و باعث اتلاف انرژی نورانی جذب‌شده به‌شکل فلورسانس می‌شود؛ درحقیقت در جریان برانگیختگی کلروفیل، خاموش‌شدن غیرفتوشیمیایی الکترون برانگیخته (qN) بر خاموش‌شدن فتوشیمیایی الکترون برانگیخته (qP) غلبه می‌یابد و ازاین‌رو، عملکرد کوانتومی فتوسنتز کاهش و تلفات انرژی به‌شکل نور و گرما افزایش می‌یابد.. در آزمایش‌های Kampfenkel و همکاران (۱۹۹۵) روی گیاه توتون مشاهده شد در ۱۲ ساعت اول تنش آهن، فتوسنتز بیشتر می‌شود و پس‌ازآن، میزان فتوسنتز تا ۴۰ درصد کاهش می‌یابد؛ کم‌شدن فتوسنتز همراه با ادامهٔ احیای فتوسیستم II و افزایش‌یافتن انرژی تیلاکوئیدها محرک تنفس نوری و نشان‌دهندهٔ تنش در گیاه است. در سیستم اپیدرم برگی، اجزای سیلیکایی ممکن است به‌عنوان دریچه (روزنه) عمل و انتقال نور به بافت مزوفیل فتوسنتزکننده را آسان کنند. آثار مفید سیلیکون در رشد گیاهان، قوی‌ترین نشانه برای سودمندبودن ویژگی‌های تجمع ژل سیلیکا در بافت‌های اپیدرمی است؛ به‌علاوه، انباشتگی سیلیکون در گیاه سبب افراشتگی بهتر ساقه و برگ‌های گیاه می‌شود و امکان سایه‌شدن برگ‌های پایینی به‌وسیلهٔ برگ‌های بالایی را کم می‌کند که ممکن است بهبود دریافت نور و افزایش فتوسنتز را سبب شود (Chen *et al.*, 2011). نتایج برخی پژوهشگران نشان می‌دهند سیلیکون با افزایش فعالیت فتوسنتزی، بهبود وضعیت آب و تحریک سیستم آنتی‌اکسیدانی

تحمل به تنش‌هایی مانند شوری را افزایش می‌دهد (Zare *et al*., 2015).

در شرایط کاربرد ۱/۵ میلی‌مولار سیلیکون نسبت به گیاهان شاهد، مقدار سیلیکون ریشه و بخش هوایی، آهن ریشه و بخش هوایی و کلسیم بخش هوایی افزایش معناداری یافت. بررسی مقدار سیلیسیم در بیش از ۴۰۰ گونهٔ گیاهی مشخص کرده است برخی گونه‌های گیاهان توانایی انباشته‌کردن سیلیکون را در بافت‌های خود دارند (Ma and Takahashi, 2002). همچنین Ma و Takahashi (۲۰۰۲) نشان دادند تفاوت‌های زیادی در شیوهٔ توزیع سیلیکون در بخش هوایی و ریشه‌های گیاهان مختلف وجود دارد؛ در گندمیان، سیلیکون بیشتر در دیوارهٔ سلولی رسوب می‌کند و ازاین‌رو، جایگزین عناصر دیگر دیوارهٔ سلولی نظیر کلسیم می‌شود. مقدار تجمع سیلیکون در ریشهٔ گیاهان بسیار کمتر از بخش هوایی (۲ تا ۳ درصد) و متفاوت از رسوب سیلیکون در بخش هوایی گیاه به‌شکل سیلیکاژل است. پس‌از جذب سیلیکون توسط گیاه، مقدار کمی سیلیکون در اپیدرم و نوار کاسپاری ریشه رسوب می‌کند (Shi *et al*., 2005)؛ اما همین مقدار کم، آثار زیادی در تکوین ریشه دارد. نتایج پژوهش Polanco و همکاران (۲۰۱۲) در گیاه لوبیا نشان دادند افزایش مقدار سیلیکون در برگ‌های گیاهان تیمارشده با سیلیکون در مقایسه با گیاهان شاهد به میزان ۳۳ درصد افزایش می‌یابد. نتایج پژوهش حاضر نشان دادند افزایش آهن در محیط ریشهٔ گیاهان، جذب بیشتر آهن و افزایش غلظت آن را در گیاه موجب می‌شود که این امر سبب ایجاد سمیت آهن و کاهش رشد ریشهٔ گیاه می‌شود. غلظت بیشتر آهن در ریشه‌ها در مقایسه با برگ‌ها ممکن است به‌علت رسوب آهن در سطح ریشه یا انباشتگی آهن در سلول‌های ریشه باشد (Becker and Asch, 2005).

تیمار سیلیکات‌سدیم به‌طور معناداری مقدار تجمع و جذب آهن را در دانه‌رست‌های گیاه برنج افزایش داد. Liang و همکاران (۲۰۰۶) گزارش کردند سیلیکون باعث بهبود سیالیت غشا و افزایش فعالیت پروتون- ATPآز می‌شود که ممکن است سبب تبدیل آهن فریک به فرو و تشدید حلالیت آهن محلول شود؛ این امر ممکن است به افزایش میزان آهن در ریشه و بخش هوایی گیاهان تغذیه‌شده با سیلیکون منجر شود؛ از سوی دیگر، داده‌های You-Qiang و همکاران (۲۰۱۲) نشان دادند سیلیکون می‌تواند از طریق پیوند به آهن در سطح ریشه، مقدار آهن ریشه را افزایش دهد؛ بنابراین، افزایش مقدار آهن در سطح ریشه ممکن است سبب افزایش آثار سمی آهن در ریشه شود.

افزایش مقدار آهن در ریشهٔ گیاهان شاهد تغذیه‌شده با سیلیکون، افزایش مقدار آهن در بخش هوایی را در پی نداشت؛ هرچند در تیمار زیادی آهن، کاربرد سیلیکون در بخش هوایی نیز میزان آهن را زیاد کرد؛ ازاین‌رو، بیشترشدن آثار سمی آهن و کاهش رشد، باوجود بهبود درصد آب نسبی و ازدیاد بیشترین عملکرد کوآنتومی ممکن است ارتباط مستقیمی با مقدار آهن بخش هوایی داشته باشد.

در ریشهٔ دانه‌رست‌های برنج، مقدار جذب کلسیم همراه با کاربرد سیلیکات‌سدیم تا حدودی کاهش یافت. Ca^{2+} اغلب در مقادیر میلی‌مولار

محلول و دردسترس است و بیشتر در بخش‌های جوان‌تر ریشه جذب می‌شود (White, 2001). توضیح قابل‌قبولی که White (۲۰۰۱) ارائه کرده است گویای اینست که سمیت و متعاقب آن فعالیت بسیار کم Ca^{2+} در سیتوزول، سیم‌پلاست را مسیری غیرمحتمل برای جذب Ca^{2+} در حد میلی‌مولار (مادهٔ تغذیه‌ای پُرمصرف و ضروری در دیوارهٔ سلولی) می‌کند. او پیشنهاد کرده است Ca^{2+} از طریق آپوپلاست از خاک به‌سمت بخش هوایی حرکت می‌کند و در این میان، تنها یک مرحله جذب سیم‌پلاستی منفرد توسط سلول‌های آندودرمی انجام می‌شود؛ از این‌رو، بخش خارجی سلول‌های آندودرمی برای جذب Ca^{2+} و بخش داخلی برای بیرون‌راندن آن تخصصی شده‌اند؛ باوجوداین در بسیاری از گونه‌ها، نوار کاسپاری به‌شکل نوار منفرد سوبرینی تنها در بخش‌های جوان‌تر ریشه وجود دارد و در ریشه‌های بالغ برای پوشش کامل غشای سلول‌های آندودرمی گسترش یافته است تا از انتقال غشایی سلول‌های آندودرمی جلوگیری و جذب مواد را به خارج سلول‌های آندودرمی محدود کند (Chen *et al*., 2011). در تیمار سیلیکون، جذب Ca^{2+} از میان سلول‌های آندودرمی به بخش‌هایی از ریشه که نوار کاسپاری وجود دارد، محدود می‌شود (Mehrabanjoubani *et al*., 2015).

نتایج طیف FTIR تأیید کردند در نوک ریشهٔ دانه‌رست‌های برنج، بیشترین افزایش طول موج فنل‌های استری (طول موج ۱۷۲۰) و حلقه‌های فنلی (طول موج ۱۶۳۰ و ۱۵۱۵) در تیمار زیادی آهن نسبت به دیگر تیمارهای اعمال‌شده وجود دارد؛ هرچند این طیف‌ها تغییر مشخصی را در مقدار فنل‌ها در شرایط کاربرد سیلیکون نسبت به گیاهان بدون تیمار سیلیکون نشان ندادند.

بیشترین اثر آهن در نزدیک به نوک ریشه دیده شد. در فاصلهٔ ۱ سانتی‌متری نوک ریشهٔ گیاهان تیمارشده با ۱۵۰ میلی‌گرم‌درلیتر آهن، مساحت پروتوزایلم افزایش معناداری نسبت به گیاهان شاهد داشت. زیادی آهن یکی از تنش‌های غذایی در گیاهان است که از طریق تسریع مسیرهای تبدیل اکسیژن‌های غیرفعال به رادیکال‌های آزاد اکسیژن سبب افزایش بیان و فعالیت آنزیم‌های مرتبط با پیری می‌شود؛ در این حالت، مسیرهای مرتبط با سنتز مواد دیواره‌ای به‌ویژه لیگنین افزایش می‌یابند و به‌این‌ترتیب، تغییرات تمایزی دیواره به‌سمت رأس ریشه کاملاً مشهود است. این تغییرات به‌ویژه در بخش نوک ریشهٔ گیاهان تیمارشده با ۱/۵ میلی‌مولار سیلیکون به مقدار کمتر از تیمار آهن دیده می‌شود. داده‌های Fleck و همکاران (۲۰۱۰) نشان دادند سیلیکون از طریق افزایش سوبرینی‌شدن و لیگنینی‌شدن ریشه در مناطق نزدیک به رأس ریشهٔ گیاه برنج سبب کاهش انتشار شعاعی اکسیژن از فضای آئرانشیمی به خارج ریشه و به‌این‌ترتیب، سبب افزایش نگهداری اکسیژن ریشه می‌شود. در گیاهان غرقاب به‌واسطهٔ ازدست‌رفتن اکسیژن، گیاهان از سازوکارهای بیشترین نگهداری اکسیژن در بافت ریشهٔ خود استفاده می‌کنند.

داده‌های ارائه‌شده تأیید می‌کنند در تک‌لپه‌ای‌هایی مانند برنج، سیلیکون ظرفیت فتوسنتز و رشد گیاه را از طریق افزایش‌دادن عملکرد

کوآنتومی افزایش می‌دهد؛ این در حالیست که زیادی آهن سبب کاهش عملکرد کوآنتومی، کاهش درصد آب نسبی، تحریک افزایش ترکیبات دیواره‌ای در مناطق جوان‌تر ریشه و درنهایت کاهش رشد می‌شود. در تیمارهای زیادی آهن، کاربرد سیلیکون احتمالاً از طریق بهبود کارکرد غشا در ریشه و بخش هوایی و با ایجاد پیوند، مقدار آهن در سطح ریشه را زیاد می‌کند، اما اثری در کاهش انباشتگی و تخفیف سمیت زیادی آهن و درنتیجه کاهش رشد گیاهان ندارد.

سپاسگزاری

از معاونت پژوهشی دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری برای تأمین اعتبار لازم به‌منظور انجام پژوهش حاضر سپاسگزاری می‌شود.

References

Alonso-Simón, A., García-Angulo, P., Mélida, H., Encina, A., Álvarez, J. M. and Acebes, J. L. (2011) The use of FTIR spectroscopy to monitor modifications in plant cell wall architecture caused by cellulose biosynthesis inhibitors. Plant Signaling and Behavior 6: 1104-1110.

Becker, M. and Asch, F. (2005) Iron toxicity in rice- conditions and management concepts. Journal of Plant Nutrition and Soil Science 168: 558-573.

Bienfait, H. (1988) Mechanisms in Fe-efficiency reactions of higher plants. Journal of Plant Nutrition 11: 605-629.

Björkman, O. and Demmig, B. (1987) Photon yield of O_2 evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. Planta 170: 489-504.

Caro, A. and Puntarulo, S. (1996) Effect of *in vivo* iron supplementation on oxygen radical production by soybean roots. Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects 1291: 245-251.

Chalmardi, Z. K., Abdolzadeh, A. and Sadeghipour, H. R. (2014) Silicon nutrition potentiates the antioxidant metabolism of rice plants under iron toxicity. Acta Physiologiae Plantarum 36: 493-502.

Chen, W., Yao, X., Cai, K. and Chen, J. (2011) Silicon alleviates drought stress of rice plants by improving plant water status, photosynthesis and mineral nutrient absorption. Biological Trace Element Research 142: 67-76.

da Cunha, K. P. V. and do Nascimento, C. W. A. (2009) Silicon effects on metal tolerance and structural changes in maize (*Zea mays* L.) grown on a cadmium and zinc enriched soil. Water, Air, and Soil Pollution 197: 323.

Fang, W.-C. and Kao, C. H. (2000) Enhanced peroxidase activity in rice leaves in response to excess iron, copper and zinc. Plant Science 158: 71-76.

Farshidi, M., Abdolzadeh, A. and Sadeghipour, H. R. (2012) Silicon nutrition alleviates physiological disorders imposed by salinity in hydroponically grown canola (*Brassica napus* L.) plants. Acta Physiologiae Plantarum 34: 1779-1788.

Fleck, A. T., Nye, T., Repenning, C., Stahl, F., Zahn, M. and Schenk, M. K. (2010) Silicon enhances suberization and lignification in roots of rice (*Oryza sativa*). Journal of Experimental Botany 62: 2001-2011.

Kafi, M., Nabati, J., Masomi, A. and Zare Mehrjerdi, M. (2011) Effect of salinity and silicon application on oxidative damage of sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench.]. Pakistan Journal of Botany 43(5): 2457-2462.

Kampfenkel, K., Van Montagu, M. and Inzé, D. (1995) Effects of iron excess on *Nicotiana plumbaginifolia* plants (implications to oxidative stress). Plant Physiology 107: 725-735.

Kiani, C. Z., Abdolzadeh, A. and Sadeghipour, H. R. (2013) Evaluation of the effects of silicon nutrition on alleviation of iron deficiency in rice plants (*Oriza sativa* L.) With emphasis on growth and antioxidant enzymes activity. Iranian Journal of Plant Biology 4: 61-74.

Lavinsky, A. O., Detmann, K. C., Reis, J. V., Ávila, R. T., Sanglard, M. L., Pereira, L. F., Sanglard, L. M., Rodrigues, F. A., Araújo, W. L. and DaMatta, F. M. (2016) Silicon improves rice grain yield and photosynthesis specifically when supplied during the reproductive growth stage. Journal of Plant Physiology 206: 125-132.

Liang, Y., Hua, H., Zhu, Y. G., Zhang, J., Cheng, C. and Römheld, V. (2006) Importance of plant species and external silicon concentration to active silicon uptake and transport. New phytologist 172: 63-72.

Lichtenthaler, H. K. and Rinderle, U. (1988) The role of chlorophyll fluorescence in the detection of stress conditions in plants. CRC Critical Reviews in Analytical Chemistry 19: S29-S85.

Ma, J. F. and Takahashi, E. (2002) Soil, fertilizer, and plant silicon research in Japan. 1st Edition. Elsevier, Amsterdam.

Marschner, H. (2011) Marschner's mineral nutrition of higher plants. 3rd Edition. Academic press, Amsterdam.

Mehraban, P., Zadeh, A. A. and Sadeghipour, H. R. (2008) Iron toxicity in rice (*Oryza sativa* L.), under different potassium nutrition. Asian Journal of Plant Science 7: 251-259.

Mehrabanjoubani, P., Abdolzadeh, A., Sadeghipour, H. R. and Aghdasi, M. (2015) Silicon affects transcellular and apoplastic uptake of some nutrients in plants. Pedosphere 25: 192-201.

Motomura, H., Fujii, T. and Suzuki, M. (2004) Silica deposition in relation to ageing of leaf tissues in *Sasa veitchii* (Carriere) Rehder (Poaceae: Bambusoideae). Annals of Botany 93: 235-248.

Polanco, L., Rodrigues, F., Nascimento, K., Shulman, P., Silva, L., Neves, F. and Vale, F. (2012) Biochemical aspects of bean resistance to anthracnose mediated by silicon. Annals of Applied Biology 161: 140-150.

Ruzin, S. E. (1999) Plant microtechnique and microscopy. Oxford University Press, New York.

Sahrawat, K. L. (2010) Reducing iron toxicity in lowland rice with tolerant genotypes and plant nutrition. Plant Stress 4: 70-75.

Savant, N., Snyder, G. and Datnoff, L. (1996) Silicon management and sustainable rice production. Advances in Agronomy 58: 151-199.

Shi, X., Zhang, C., Wang, H. and Zhang, F. (2005) Effect of Si on the distribution of Cd in rice seedlings. Plant and Soil 272: 53-60.

White, P. J. (2001) The pathways of calcium movement to the xylem. Journal of Experimental Botany 52: 891-899.

You-Qiang, F., Hong, S., Dao-Ming, W. and Kun-Zheng, C. (2012) Silicon-mediated amelioration of Fe^{2+} toxicity in rice (*Oryza sativa* L.) roots. Pedosphere 22: 795-802.

Zare, H. R., Ghanbarzadeh, Z., Behdad, A. and Mohsenzadeh, S. (2015) Effect of silicon and nanosilicon on reduction of damage caused by salt stress in maize (*Zea mays*) seedlings. Iranian Journal of Plant Biology 7: 59-74.

Zeier, J. and Schreiber, L. (1999) Fourier transform infrared-spectroscopic characterisation of isolated endodermal cell walls from plant roots: chemical nature in relation to anatomical development. Planta 209: 537-542.