

اثرات بر همکنش کادمیوم و آهن بر رشد، فتوسنتر و فعالیت آنزیم کاتالاز در برنج (*Oryza sativa L.cv.fajr*)

رمضانعلی خاوری نژاد، فرزانه نجفی، *مائده رضائی:
دانشگاه خوارزمی، دانشکده علوم زیستی

چکیده

اثرات بر همکنش کادمیوم و آهن بر برخی پارامترهای فیزیولوژیکی در گیاه برنج بررسی شد. گیاهک‌های ۴ روزه به گلدن‌هایی با بستر شنی مرطوب شده با محلول غذایی هوگلند در شرایط کنترل شده انتقال یافتد. گیاهان ۱۵ روزه تحت تیمار غلظت‌های مختلف کلریدکادمیوم (۰، ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار) قرار گرفتند، در حالی‌که به هر یک از محلول‌های فوق، محلول Fe-EDTA با غلظت آهن (۵، ۱۰ و ۲۰ پی پی ام) اضافه شد. بعد از ۳۰ روز گیاهان برای سنجش‌های بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی برداشت شدند. در طی تنفس کادمیوم، رشد گیاه برنج کاهش یافت. در تیمارهای کلریدکادمیوم، مقدار رشد نسبی گیاه، میزان ماده‌سازی خالص و شدت فتوسنتر کاهش یافت. یون آهن در هر دو غلظت ۱۰ و ۲۰ پی پی ام در شرایط تنفس کادمیوم، موجب بهبودی اثرات مضر کادمیوم بر پارامترهای فوق شده بود. در محیط‌های محتوی کادمیوم بدون آهن، شدت تنفس و نقطه جبران CO_2 ، افزایش نشان داد، اما در محلول‌هایی که شامل هر دو محلول کلریدکادمیوم و Fe-EDTA بودند، کاهش تنفس و نقطه جبران CO_2 مشاهده شد. فعالیت آنزیم کاتالاز در تیمارهای کلریدکادمیوم، افزایش یافت. با افزایش یون آهن در محلول‌های محتوی کلریدکادمیوم، میزان فعالیت این آنزیم کاهش نشان داد. نتایج نشان داد که با افزایش Fe-EDTA به محیط گیاهان تیمار شده با کلریدکادمیوم، اثرات سمی کادمیوم کاهش می‌یابد.

مقدمه

سمیت فلزات سنگین نظری کادمیوم، سرب و مس از مدت‌ها پیش شناخته شده است و به خوبی با سند و مدرک به اثبات رسیده است [۱]. این یون‌ها ممکن است به طور مستقیم در فعالیت‌های متابولیکی دخالت کنند و این عمل را با تغییردادن ساختمان پروتئین‌ها مثل آنزیم‌ها، ناقلین غشایی و پروتئین‌های تنظیم کننده انجام دهند [۲]. برخی از یون‌ها با ویژگی‌های ردوکس شدید مثل مس [۳] و آن‌هایی که فاقد آن هستند مثل کادمیوم [۴]، اکسیداسیون لیپیدهای غشایی را آغاز می‌کنند و تولید انواع اکسیژن فعال را تحريك می‌کنند [۵]، [۶]. کادمیوم یکی از فلزات سنگین غیرضروری است. میزان جذب کادمیوم توسط گیاهان، به غلظت آن در خاک، pH خاک و غلظت دیگر عناصر وابسته است. در فرآیندهای انتقالی از غشاهای گیاهی، کادمیوم با عناصری مثل آهن، منگنز، روی،

واژه‌های کلیدی: برنج، رشد، شدت فتوسنتر، کاتالاز، کادمیوم، گندمیان، فلزات سنگین، سمیت

پذیرش ۹۰/۷/۱۷

دریافت ۸۹/۱۰/۳

mryas162@yahoo.com

*نویسنده مسئول

مس، کلسیم، منیزیم و پتاسیم رقابت می‌کند [۷]. در سلول‌های گیاهان، کادمیوم ممکن است جانشین روی در فاکتورهای رونویسی انگشت روی شود و یا به جای گاههای اتصال کلسیم در کالمودولین متصل شود و فرآیندهای انتقال پیام درون سلولی را مختل کند [۸]. آهن محلول غذایی به صورت اختصاصی و غیراختصاصی، جذب فلزات سنگین را تحت تأثیر قرار می‌دهد و بدین‌وسیله در سمیت فلزات سنگین مداخله می‌کند. افزایش جذب کادمیوم به‌وسیله ریشه‌های گیاه نخود فرنگی^۱ دارای کمبود آهن بررسی شد و مشخص شد که این مسئله با بیان ژن ناقل Fe^{2+} (IRT1) مرتبط است [۹]. IRT1 از گیاه آراییدوپسیس تالیانا^۲ همسانه‌سازی شد و نشان داده شد که با جذب روی و کادمیوم علاوه بر جذب آهن در ارتباط است [۱۰]، به طوری‌که تحت کمبود آهن، ژن‌های مرتبط با جذب این عنصر فعال شده و انتقال سایر یون‌های دو ظرفیتی دیگر را تسهیل می‌کند. آلودگی محیط زیست با گسترش روزافزون صنایع، استفاده از فلزات سنگین در صنعت و استفاده از آفتکش‌ها و کودهای شیمیایی در فعالیت‌های کشاورزی افزایش پیدا کرده است. فلز سنگین کادمیوم باعث آلودگی منابع آب و خاک می‌شود و به سادگی به‌وسیله گیاهان جذب و به بخش‌های مختلف گیاهان منتقل می‌شود. در نتیجه به زنجیره غذایی وارد شده و سلامت موجودات زنده را به خطر می‌اندازد [۷]، [۱۱]، [۱۲]. برنج گیاهی از تیره گندمیان^۳ است و از مهمترین غلات و از گیاهان زراعی مهم در قاره آسیاست. با توجه به اهمیت گیاه زراعی برنج و افزایش صنایع‌تی و کشاورزی در کشور، این تحقیق انجام شد تا تعامل بین آهن محلول غذایی و سمیت کادمیوم را با تأکید بر برخی پارامترهای زیر در این گیاه روشن سازد. برهمکنش بین آهن و کادمیوم با استفاده از پارامترهای رشد، شدت فتوسنتر، تنفس، نقطه جبران CO_2 و فعالیت آنزیم کاتالاز، بررسی گردید.

مواد و روش‌ها

رشد گیاه

بذر برنج از مرکز تحقیقات برنج کشور واقع در شهرستان آمل تهیه شد. پس از بررسی میزان جوانه‌زنی چهار رقم برنج شامل فجر، طارم محلی، ندا و خزر در محیط آزمایشگاه، بذرهای گیاه برنج رقم فجر^۴ به دلیل جوانه‌زنی بهتر انتخاب شد. بذرها برای جلوگیری از آلودگی فارچی، توسط محلول هیپوکلریتسدیم ۵٪ بهمدت ۱۰ دقیقه ضدغوفونی شدند. سپس بذرها چندین بار با آب مقطر شسته شدند. پس از این مرحله در داخل هر پتربال استریل حاوی یک لایه کاغذ صافی، ۲۰ عدد بذر قرار داده شد و در داخل آون در دمای ۲۷ درجه سانتی‌گراد در تاریکی قرار گرفتند. بعد از جوانه‌زنی بذرها، گیاهک‌های ۴ روزه به گلدان‌های حاوی ماسه مرتکب شده منتقل شدند و در طی دوره رشد، با محلول غذایی هوگلن آبیاری شدند. گیاهان ۱۵ روزه تحت تیمار غلظت‌های مختلف کلریدکادمیوم (۰، ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار) قرار گرفتند، در حالی‌که به هر یک از محلول‌های فوق، محلول Fe-EDTA با غلظت آهن (۵، ۱۰ و ۲۰ پی ام) اضافه شد. با توجه به بررسی‌های انجام شده

۱. *Pisum sativum*

۲. *Arabidopsis thaliana*

۳. *Poaceae*

۴. *Oryza sativa L. cv. fajr*

توسط محققان [۱۲، ۱۳]، درخصوص تنش‌های ایجاد شده توسط غلظت‌های مختلف کادمیوم در گیاهان، در این تحقیق غلظت‌های ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار کلرید کادمیوم انتخاب شدند که بهترتب سمت متوسط و سمت زیادی را برای گیاه برنج ایجاد کردند. مجموعاً ۹ تیمار با ۴ تکرار در نظر گرفته شد. جوانه‌های برنج در گلدان‌هایی با بستر شنی مرطوب شده با محلول غذایی هوگلن، در شرایط کنترل شده، ۱۶ ساعت روشناگی/۸ ساعت تاریکی، شدت نور ۶۰ وات بر مترمربع، درجه حرارت 25°C در روز و 18°C در شب رشد کردند. pH در تمام محلول‌های غذایی تهیه شده در حد ۵/۸ تنظیم گردید و هفته‌ای دوبار گلدان‌ها با محلول غذایی آبیاری شدند. گیاهان تحت محیط کنترل شده در گلخانه به مدت ۳۰ روز تحت تیمار قرار گرفتند. سپس ۴ گیاه از هر تیمار برای سنجش‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی برداشت شدند.

آنالیز رشد

بهمنظور انجام آنالیز رشد، از روش واتسون^۱، ایوانز^۲ و هوگست^۳ [۱۴، ۱۵] استفاده شد. وزن تر اندام هوایی (برگ و ساقه)، ریشه و سطح برگ هر یک از گیاهان تحت تیمار بلافصله پس از برداشت اندازه‌گیری شد و وزن خشک، بعد از آن که نمونه‌ها بهمدت ۲۴ ساعت در دمای ۱۰۵ درجه سانتی‌گراد خشک شدند، اندازه‌گیری شد و با استفاده از معادلات مربوط، میزان رشد نسبی^۴ و میزان ماده‌سازی خالص^۵ اندازه‌گیری شد.

آنالیزگازی

برای سنجش میزان فتوسنتز، سنجش تنفس در تاریکی و محاسبه نقطه جبران CO_2 فتوسنتزی از روش خاوری نژاد [۱۶]، [۱۷] استفاده شد. برای انجام این سنجش‌ها از دستگاه آنالیزگازی CO_2 فروسرخ^۶ یا ایرگا^۷ استفاده شد.

سنجش فعالیت آنزیم کاتالاز

بهمنظور سنجش فعالیت آنزیم کاتالاز از روش پریرا^۸ و همکاران [۱۸] استفاده شد. مخلوط واکنش شامل بافر تریس ۵۰ میلی‌مولار و آب‌اکسیژنه ۲۵ میلی‌مولار بود. فرآیند با افزودن ۳۰۰ میکرولیتر عصاره آنزیمی در حجم نهایی ۳ میلی‌لیتر آغاز گردید. بررسی میزان فعالیت آنزیم کاتالاز با بررسی تغییرات جذب در ۲۴۰ نانومتر بهمدت ۵ دقیقه انجام شد. میزان فعالیت آنزیم، بر حسب تغییرات جذب در یک دقیقه در واحد وزن تر برگ ($\Delta\text{OD min}^{-1} \text{g}^{-1} \text{f.w.}$) بیان شده است.

آنالیز آماری

تجزیه واریانس داده‌ها (ANOVA) در قالب طرح کاملاً تصادفی با استفاده از نرم افزار SAS انجام شد.

¹. Watson

². Evans

³. Hughes

⁴. Relative Growth Rate (RGR)

⁵. Net Assimilation Rate (NAR)

⁶. Infrared gas (CO_2) analyzer

⁷. IRGA

⁸. Pereira

نتایج

نتایج مربوط به میزان رشد نسبی گیاه و میزان ماده‌سازی خالص در جدول‌های ۱ و ۲ نشان داده شده است. در تیمار‌های کلرید کادمیوم، میزان رشد نسبی گیاه و میزان ماده‌سازی خالص در هر دو سطح کادمیوم، کاهش یافت. این کاهش در سطح ۱۰۰ میکرومولار کلرید کادمیوم معنی‌دار بود که نشان‌دهنده رشد ضعیف گیاه است. یون آهن در هر دو غلظت ۱۰ و ۲۰ پی‌پی‌ام در شرایط تنش کادمیوم، موجب بهبود اثرات مضر کادمیوم بر میزان رشد نسبی گیاه و میزان ماده‌سازی خالص شده بود که نسبت به تیمار‌های کادمیوم معنی‌دار نیست.

جدول ۱. تأثیر متقابل کلرید کادمیوم و آهن بر میزان رشد نسبی گیاه (g kg⁻¹ d⁻¹)

CdCl ₂ (μM)	۰	۵۰	۱۰۰
Fe (ppm)			
۵	۳۱/۴۹۸ ± ۲/۲۲۴ a †	۲۳/۸۱۹ ± ۲/۹۱۸ ab	۲۱/۵۳۶ ± ۴/۰۵۶ b
۱۰	۳۲/۵۰۹ ± ۲/۲۱۹ a	۲۴/۷۹۵ ± ۲/۴۷۵ ab	۲۳/۳۸۰ ± ۱/۱۶۰ ab
۲۰	۲۹/۴۴۶ ± ۱/۶۶۱ ab	۲۷/۳۷۶ ± ۳/۲۵۸ ab	۲۵/۰۸۹ ± ۳/۱۷۳ ab

† وجود حروف مشترک در میانگین‌های هرستون به معنای عدم وجود اختلاف معنی‌دار در سطح ۰/۰۵ است.
اعداد نشان داده شده عبارتند از میانگین ± انحراف معیار^۱ برای ۴ تکرار.

جدول ۲. تأثیر متقابل کلرید کادمیوم و آهن بر میزان ماده‌سازی خالص (g m⁻² d⁻¹)

CdCl ₂ (μM)	۰	۵۰	۱۰۰
Fe (ppm)			
۵	۱/۱۴۷ ± ۰/۰۹۳ a †	۰/۹۴۸ ± ۰/۱۳۹ ab	۰/۷۵۳ ± ۰/۰۴۴ b
۱۰	۱/۱۵۳ ± ۰/۱۳۲ a	۱/۰۲۹ ± ۰/۱۱۸ ab	۰/۸۷۴ ± ۰/۰۹۸ ab
۲۰	۱/۰۷۸ ± ۰/۰۷۷ ab	۱/۰۸۸ ± ۰/۱۵۴ ab	۰/۹۵۱ ± ۰/۱۰۴ ab

† وجود حروف مشترک در میانگین‌های هرستون به معنای عدم وجود اختلاف معنی‌دار در سطح ۰/۰۵ است.
اعداد نشان داده شده عبارتند از میانگین ± انحراف معیار برای ۴ تکرار.

نتایج مربوط به فتوسنتز در جدول ۳ نشان داده شده است. کادمیوم موجب کاهش مقدار فتوسنتز گردید که این کاهش در هر دو سطح کلرید کادمیوم نسبت به گیاهان شاهد معنی‌دار است. یون آهن در غلظت ۱۰ پی‌پی‌ام موجب افزایش مقدار فتوسنتز گردید که نسبت به شاهد معنی‌دار نیست ولی در غلظت ۲۰ پی‌پی‌ام موجب کاهش این پارامتر شد که نسبت به گیاهان شاهد معنی‌دار است. در شرایط تنش کادمیوم افزودن آهن موجب افزایش معنی‌دار شدت فتوسنتز گردید.

جدول ۳. تأثیر متقابل کلرید کادمیوم و آهن بر شدت فتوسنتز (μmol CO₂ m⁻² s⁻¹)

CdCl ₂ (μM)	۰	۵۰	۱۰۰
Fe (ppm)			
۵	۱/۰۳۱ ± ۰/۰۵۹ a †	۰/۷۶۹ ± ۰/۰۱۹ d	۰/۴۸۱ ± ۰/۰۳۱ f
۱۰	۱/۰۳۶ ± ۰/۰۵۳ a	۰/۸۰۷ ± ۰/۰۱۳ cd	۰/۵۸۶ ± ۰/۰۲۰ e
۲۰	۰/۹۰۳ ± ۰/۰۳۱ bc	۰/۹۵۵ ± ۰/۰۲۷ ab	۰/۷۸۵ ± ۰/۰۲۷ d

† وجود حروف مشترک در میانگین‌های هرستون به معنای عدم وجود اختلاف معنی‌دار در سطح ۰/۰۵ است.
اعداد نشان داده شده عبارتند از میانگین ± انحراف معیار برای ۴ تکرار.

۱. Standard Error of the Mean (SE)

نتایج مربوط به شدت تنفس در تیمارهای مختلف در جدول ۴ نشان داده شده است. کادمیوم موجب افزایش شدت تنفس گردید که در هر دو سطح کلرید کادمیوم نسبت به گیاهان شاهد معنی‌دار است. آهن در غلظت ۱۰ پی‌پی‌ام موجب کاهش و در غلظت ۲۰ پی‌پی‌ام موجب افزایش شدت تنفس گردید که نسبت به شاهد معنی‌دار نیستند. در شرایط تنفس کادمیوم، آهن شدت تنفس را تعديل کرد و موجب کاهش آن نسبت به تیمارهای کادمیوم شد. کاهش شدت تنفس در نتیجه حضور آهن در تیمار ۵۰ میکرومولار کادمیوم نسبت به تیمار پایین کادمیوم، معنی‌دار نیست.

جدول ۴. تأثیر متقابل کلریدکادمیوم و آهن بر شدت تنفس ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

$\text{CdCl}_2 (\mu\text{M})$.	۵۰	۱۰۰
Fe (ppm)	.	.	.
۵	$0/10.8 \pm 0/0.72$ d †	$0/26.5 \pm 0/0.244$ c	$0/42.0 \pm 0/0.230$ a
۱۰	$0/10.7 \pm 0/0.64$ d	$0/22.5 \pm 0/0.188$ c	$0/36.2 \pm 0/0.225$ b
۲۰	$0/15.1 \pm 0/0.178$ d	$0/21.8 \pm 0/0.155$ c	$0/26.1 \pm 0/0.233$ c

† وجود حروف مشترک در میانگین‌های هرسنون به معنای عدم وجود اختلاف معنی‌دار در سطح ۰/۰۵ است. اعداد نشان داده شده عبارتند از میانگین \pm انحراف معیار برای ۴ تکرار.

کادمیوم موجب افزایش نقطه جبران CO_2 فتوسنترزی گردید که در جدول ۵ نشان داده شده است. آهن در غلظت ۱۰ پی‌پی‌ام موجب کاهش و در غلظت ۲۰ پی‌پی‌ام موجب افزایش نقطه جبران CO_2 گردید که افزایش آن نسبت به گیاهان شاهد معنی‌دار است. کادمیوم در هر دو سطح موجب افزایش نقطه جبران CO_2 گردید که نسبت به گیاهان شاهد معنی‌دار است. آهن در شرایط تنفس کادمیوم موجب کاهش اثر کادمیوم گردید. کاهش نقطه جبران CO_2 در حضور هر دو غلظت آهن در غلظت ۱۰۰ میکرومولار کادمیوم، نسبت به تیمار بالای کادمیوم معنی‌دار است. آهن در غلظت ۲۰ پی‌پی‌ام در شرایط تنفس پایین کادمیوم موجب کاهش معنی‌دار نسبت به تیمار پایین کادمیوم شد که این کاهش در غلظت ۱۰ پی‌پی‌ام معنی‌دار نیست.

جدول ۵. تأثیر متقابل کلریدکادمیوم و آهن بر نقطه جبران CO_2 ($\mu\text{l l}^{-1}$)

$\text{CdCl}_2 (\mu\text{M})$.	۵۰	۱۰۰
Fe (ppm)	.	.	.
۵	$160/64 \pm 8/38$ d †	$250/68 \pm 19/62$ b	$299/75 \pm 9/64$ a
۱۰	$154/36 \pm 6/0.9$ d	$222/54 \pm 16/53$ b	$253/69 \pm 6/79$ b
۲۰	$195/28 \pm 10/4$ c	$196/51 \pm 13/0$ c	$250/57 \pm 4/37$ b

† وجود حروف مشترک در میانگین‌های هرسنون به معنای عدم وجود اختلاف معنی‌دار در سطح ۰/۰۵ است. اعداد نشان داده شده عبارتند از میانگین \pm انحراف معیار برای ۴ تکرار.

مقادیر مربوط به فعالیت آنزیم کاتالاز در جدول ۶ نشان داده شده است. میزان فعالیت آنزیم کاتالاز در هر دو غلظت کلریدکادمیوم افزایش یافت که نسبت به گیاهان شاهد معنی‌دار است. فعالیت آنزیم کاتالاز در تیمار ۱۰۰ میکرومولار کلریدکادمیوم نسبت به تیمار ۵۰ میکرومولار کاهش نشان داد. یون آهن موجب افزایش فعالیت

آنزیم کاتالاز شد. در نتیجه حضور یون آهن در محیط کشت گیاهان تحت تیمارهای کلریدکادمیوم، فعالیت آنزیم کاتالاز کاهش نشان داد.

جدول ۶. تأثیر متقابل کلریدکادمیوم و آهن بر فعالیت آنزیم کاتالاز ($\Delta OD \text{ min}^{-1} \text{ g}^{-1} \text{ f.w.}$)

CdCl ₂ (μM)	٠	٥٠	١٠٠
Fe (ppm)			
٥	٠/٠٣١١ ± ٠/٠٠٣٣ c †	٠/١٩٢١ ± ٠/٠١٦٨ a	٠/١٦٤٠ ± ٠/٠٤٤٤ a
١٠	٠/٠٤٠٦ ± ٠/٠٠٧٩ c	٠/١٧٨٩ ± ٠/٠٢٩٢ a	٠/١١٩٥ ± ٠/٠١٦٢ ab
٢٠	٠/٠٦٢٥ ± ٠/٠٠٨٣ bc	٠/١٢٧٠ ± ٠/٠٢٤١ ab	٠/١٤٩٠ ± ٠/٠٣٦٨ a

† وجود حروف مشترک در میانگین‌های هرسنون به معنای عدم وجود اختلاف معنی‌دار در سطح ٠/٠٥ است.
اعداد نشان داده شده عبارتند از میانگین ± انحراف معیار برای ٤ تکرار.

بحث

تحقیق و پژوهش حاضر قصد داشت تا بر همکنش کادمیوم و آهن و پاسخ گیاه برنج را تحت این تنش بررسی کند. فلز سنگین کادمیوم که کاتیونی دوظرفیتی است، از مهمترین آلوده کننده‌های محیطی محسوب می‌شود [٨، ١٢، ١٩]. ویژگی‌های شیمیایی کادمیوم و آهن با یکدیگر متفاوت است و مسیرهای سمزدایی سلولی آن‌ها، عمدتاً مجزا است [١]. کادمیوم و آهن تا حدی بر روی مکانیسم‌های بیوشیمیایی مشابه تأثیر می‌گذارند و موجب به وجود آمدن پاسخ‌های هم‌استتا می‌شوند که با نتایج ما در این تحقیق مطابقت دارد. کلریدکادمیوم موجب کاهش رشد گیاهان و کاهش سطح برگ می‌گردد [١٢، ١٩]. نتایج حاصل از این تحقیق نشان داد که میزان رشد نسبی گیاه در تیمارهای کلریدکادمیوم کاهش یافت. همچنین در تیمارهای کلریدکادمیوم میزان ماده‌سازی خالص هم کاهش یافت که به دلایل کاهش مقدار فتوسنتز، کاهش در توانایی بهکارگیری محصولات فتوسنتزی برای رشد و افزایش استفاده از محصولات فتوسنتزی در تنفس است. کادمیوم تعادل هورمونی را مختل می‌کند و مانع رشد ریشه‌ها می‌شود [١٢، ٢٠]. اثرات سمیت کادمیوم در کاهش رشد بخش‌های هوایی گیاهان، با جلوگیری از عمل فتوسنتز از طریق اثر روی متابولیسم کلروفیل، فعالیت فتوسیستم‌ها و آنزیم‌های چرخه احیایی کربن فتوسنتزی مرتبط است. همچنین کادمیوم از طریق آسیب به لیپیدهای غشایی، عملکرد غشای سلول را تغییر می‌دهد و این مسئله می‌تواند فعالیت‌های آنزیمی مرتبط با غشا مانند H⁺-ATPase را تحت تأثیر قرار دهد [١٢]. کادمیوم بر جذب و انتقال عناصری مانند کلسیم، منیزیم، آهن، منگنز و روی اثر می‌گذارد و سبب کاهش رشد گیاهان می‌شود [١٣]. در سطح سلولی، کادمیوم با کاهش قابلیت ارتجاج دیواره سلولی سبب کاهش فشار تورگور شده و مانع رشد سلول‌ها می‌شود [١٣، ٢٠]. در این تحقیق، آهن در شرایط تنش کلریدکادمیوم، تأثیر مثبت بر پارامترهای رشد و میزان فتوسنتز داشته است. افزایش تنفس تحت تنش کادمیوم در گیاه سویا گزارش شده است [٢١]. افزایش تنفس مربوط به بیشتر شدن شدت گلیکولیز تحت تنش کلرید کادمیوم است [٢٢]. البته تأثیر کادمیوم روی میزان تنفس، بستگی به درجه تنش فلز دارد. تنش فلزی ملایم، میزان تنفس را افزایش می‌دهد که با

نتایج ما مطابقت دارد. در حالی‌که تنفس تحت تنفس فلزی شدید، کاهش می‌یابد که یک نوع آسیب متاپولیکی را نشان می‌دهد. همچنین بررسی‌ها با سلول‌های کشت تعلیقی نشان داد که فلزات سنگین در غلظت‌های بیشتر به ساختارهای میتوکندریایی آسیب می‌رسانند و در نتیجه تنفس را کاهش می‌دهند که با نتایج ما مطابقت ندارد. فسفوریلاسیون اکسیداتیو میتوکندریایی، بهوسیله کادمیوم مهار می‌شود که بهنظر می‌رسد این عمل از طریق تعییر نفوذپذیری غشای درونی میتوکندری به پروتون‌ها صورت می‌گیرد [۲۲، ۲۳]. در این تحقیق آهن در شرایط تنفس کلریدکادمیوم شدت تنفس را کاهش داده است. گزارش‌ها حاکی از افزایش نقطه جبران CO_2 فتوسنترزی در شرایط تنفس فلز سنگین و پیری هستند [۲۴، ۲۵] که با نتایج ما در این تحقیق مطابقت دارد. علت افزایش نقطه جبران CO_2 فتوسنترزی را باید در فتوسنترز و تنفس جستجو کرد. کاهش فتوسنترز و افزایش تنفس دلایل عده افزایش نقطه جبران CO_2 است [۲۶]. همچنین افزایش نقطه جبران CO_2 در حضور آهن را می‌توان به افزایش هر چه بیشتر تنفس در این تیمارها ربط داد. در این تحقیق فعالیت آنزیم کاتالاز در تیمارهای کلریدکادمیوم افزایش یافت. یون آهن در شرایط کنترل شده موجب افزایش فعالیت این آنزیم گردید. با افزایش یون آهن در محلول‌های محتوی کلریدکادمیوم میزان فعالیت این آنزیم کاهش یافت. تنفس فلزات سنگین، سبب افزایش پراکسیداسیون چربی‌ها شده و تولید انواع اکسیژن‌های فعال را تحریک می‌کند [۵، ۲۶]. انواع اکسیژن‌های فعال شامل رادیکال سوپراکسید، رادیکال هیدروکسیل و پراکسید هیدروژن است که به بیومولکول‌ها مثل لیپیدها، پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک آسیب می‌رسانند [۶]. برای کم کردن و از بین بردن انواع اکسیژن‌های فعال و اجتناب از آسیب‌های اکسیداتیو در گیاهان، فعالیت آنزیم‌های آنتیاکسیدان نظیر کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز و پراکسیداز افزایش می‌یابد [۴، ۲۷، ۲۸] که افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز با نتایج تحقیق ما مطابقت دارد. با افزایش فعالیت کاتالاز، مقادیر اضافی پراکسیدهیدروژن در داخل سلول‌ها از بین می‌رود. محققان گزارش دادند که سمیت کادمیوم در برگ‌های گیاه برنج بهوسیله کلاتور فلزی 2,2'-bipyridine کاهش می‌یابد که این مسئله با کاهش پراکسیداسیون چربی‌ها و افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتیاکسیدان مرتبط است [۲۶]. افزایش فعالیت کاتالاز در گیاهانی نیز که در معرض غلظت‌های سمی فلزاتی مانند مس، روی و سرب هستند گزارش شده است [۳]. کاهش در فعالیت کاتالاز نیز به عنوان یک پاسخ عمومی در بسیاری از تنفس‌های شدیدتر محیطی مانند شوری، خشکی، سرما و تنفس فلزات سنگین گزارش شده است که این امر احتمالاً به علت بازدارندگی از سنتز آنزیم یا تعییر در تجمع زیر واحدهای این آنزیم است [۶]. در این تحقیق فعالیت آنزیم کاتالاز در تیمار ۱۰۰ میکرومolar کلریدکادمیوم نسبت به تیمار ۵۰ میکرومolar کاهش نشان داد. در غلظت بالای آهن، رادیکال هیدروکسیل تولید می‌شود که به عنوان علامتی برای افزایش فعالیت کاتالاز عمل می‌کند. آهن مازاد سلول‌ها، به علت توانایی اش برای ایجاد تنفس اکسیداتیو شدید، سمی است. البته این زمانی است که مکانیسم‌های هموستانیک آهن سلولی از کار اندخته شوند. هموستانزی آهن سلولی شدیداً به ذخیره‌سازی آهن در مولکول‌های خاص و به توزیع مؤثر درون سلولی آهن اضافی تکیه می‌کند. نقش فریتین^۱ در ذخیره‌سازی محتوای آهن اضافی به اثبات

۱. ferritin

رسیده است [۱]. این تحقیق نشان داد که با افزایش Fe-EDTA به محیط گیاهان تیمار شده با کلریدکادمیوم، اثرات سمی کادمیوم کاهش می‌یابد. حضور آهن در شرایط تنش کلریدکادمیوم، مؤلفه‌های رشد و شدت فتوسنتر را که کادمیوم موجب کاهش آن‌ها شده بود، افزایش داد. همچنین یون آهن شدت تنفس و نقطه جبران CO_2 را که تحت تأثیر کادمیوم افزایش یافتد، بهبود داد و موجب کاهش آن‌ها گردید. آهن به عنوان کوفاکتور آنزیم‌هایی نظیر کاتالاز و پراکسیداز در پاسخ‌های آنتی اکسیدان سلول‌ها نقش دارد [۶]. آهن محلول غذایی، جذب فلزات سنگین دیگر را تحت تأثیر قرار می‌دهد و بدین‌وسیله در سمیت فلزات سنگین مداخله می‌کند. در نتیجه حضور آهن با کاهش جذب کادمیوم، کاهش فعالیت آنزیم کاتالاز مشاهده شد. بر همکنش کادمیوم و فلزاتی مانند آهن، روی، مس و منگنز در گیاهان ذرت، گندم، جو و گوجه‌فرنگی گزارش شده است. تفاوت در میان گونه‌ها و واریته‌ها و تناقض بین نتایج در آزمایش‌ها دیده می‌شود [۷، ۲۹]. لامبی و همکاران [۳۰] گزارش کردند که گونه‌های مختلف یک گیاه با کمبود آهن از نظر جذب کادمیوم متفاوت عمل می‌کنند. برخی محققان بر همکنش سینزیزیک بین کادمیوم و روی را گزارش دادند، در حالی‌که برخی دیگر بر همکنش آنتاگونیستی بین کادمیوم و فلزاتی مانند آهن، مس، منگنز و روی را مطرح کردند [۷، ۳۱، ۳۲]. بر همکنش عناصر ضروری مورد نیاز گیاهان با عناصر سنگین می‌تواند بر میزان جذب این عناصر توسط گیاهان مؤثر باشد. اثرات آنتاگونیستی بین کادمیوم و آهن به طور گسترده با کاهش جذب کادمیوم و انتقال و توزیع آن در گیاه مرتبط است [۱]. فلز سنگین کادمیوم احتمالاً به‌وسیله رقابت با آهن، از جذب آن جلوگیری می‌کند؛ در نتیجه گیاه دچار کمبود آهن می‌شود. تحت کمبود آهن، گیاهان گرامینه، با بیان ژن $ZmYS1$ ، فیتوسیدروفورها را آزاد می‌کنند که تمایل زیادی برای کمپلکس شدن با (III) Fe را دارند [۳۳]. کلات شدن فلز در خاک مختص (III) Fe نیست، زیرا فیتوسیدروفورهایی پیدا شدند که تعدادی از فلزات شامل روی، مس، منگنز، نیکل و کادمیوم را حرکت می‌دهند. در حضور کادمیوم، نسبت آزاد شدن فیتوسیدروفور، ۷ برابر بیشتر است. تشکیل کمپلکس فیتوسیدروفور- کادمیوم از نظر فیزیولوژیکی در خاک زمانی که کاتیون‌های دو ظرفیتی دیگر یا پروتون‌ها حضور دارند قابل قبول نیست و حضور فلزات دیگر منجر به بی ثباتی کمپلکس فیتوسیدروفور- کادمیوم می‌شود. تشکیل یک کمپلکس سست و کم دوام به عنوان علت اصلی ناکارآمدی فیتوسیدروفور در حرکت کادمیوم تشخیص داده شده است. البته با وجود ناتوانی کادمیوم در رقابت با (III) Fe، کادمیوم سرعت جذب کمپلکس فیتوسیدروفور- آهن را کاهش می‌دهد [۳۳]. بنا بر این تشکیل کمپلکس فیتوسیدروفور- آهن و تشکیل نشدن این کمپلکس با کادمیوم در حضور آهن، تا حدودی ریشه‌های گیاهان گرامینه را از سمیت کادمیوم محافظت می‌کند.

منابع

1. S. S. Sharma, S. Kaul, A. Metwally, K. C. Goyal, I. Finkemeier and K. J. Dietz, "Cadmium toxicity to barley (*Hordeum vulgare*) as affected by varying Fe nutritional status", *Plant Science*, 166 (2004) 1287-1295.
2. F. Van Assche, H. Clijsters, "Effects of metals on enzyme activity in plants", *Plant Cell and Environment*, 13 (1990) 195-206.
3. J. E. J. Weckx, H. M. M. Clijsters, "Oxidative damage and defense mechanisms in primary leaves of *Phaseolus vulgaris* as a result of root assimilation of toxic amounts of copper", *Physiologia Plantarum*, 96 (1996) 506-512.
4. K. Smeets, J. Ruytinck, B. Semane, F. V. Belleghem, T. Remans, S. V. Sanden, J. Vangronsveld, A. Cuypers, "Cadmium-induced transcriptional and enzymatic alterations related to oxidative stress", *Environmental and Experimental Botany* (2007) 1-8.
5. B. Halliwell, J. M. C. Gutteridge, "Free Radicals in Biology and Medicine", Clarendon Press", Oxford (1993).
6. K. Shah, R. G. Kumar, S. Verma, R. S. Dubey, "Effect of cadmium on lipid peroxidation, superoxide anion generation and activities of antioxidant enzymes in growing rice seedlings", *Plant Science*, 161 (2001) 1135-1144.
7. J. Liu, K. Li, J. Xu, J. Liang, X. Lu, J. Yang, Q. Zhu, "Interaction of Cd and five mineral nutrients for uptake and accumulation in different rice cultivars and genotypes", *Field Crops Research*, 83 (2003) 271-281.
8. A. Rivetta, N. Negrini, M. Cocucci, "Involvement of Ca^{2+} -calmodulin in Cd^{2+} toxicity during the early phases of radish (*Raphanus sativus L.*) seed germination", *Plant, cell and Environment*, 20 (1997) 600-608.
9. C. K. Cohen, I.C. Fox, D. F. Garevin, L.V. Kochian, "The Role of iron-deficiency stress responses in stimulating heavy-metal transport in plants", *Plant Physiology*, 116 (1998) 1063-1072.

10. G. Vert, N. Groz, F. Dedaldechamp, F. Gaymard, M. L. Guerinot, J. F. Briat, C. Curie, "IRT1, an *Arabidopsis* transporter essential for iron uptake from the soil and for plant growth", *Plant Cell*, 14 (2002) 1223-1233.
11. J. G. Liu, J. S. Liang, K. Q. Li, Z. J. Zhang, B.Y. Yu, X. L. Lu, J. C. Yang, Q. S. Zhu, "Correlations between cadmium and mineral nutrients in absorption and accumulation in various genotypes of rice under cadmium stress", *Chemosphere*, 52 (2003) 1467-1473.
12. I. McCarthy, M. C. Romero-Puertas, J. M. Palma, L. M. Sandalio, F. J. Corpas, M. Gomez, L. A. Del rio, "Cadmium induces senescence symptoms in leaf peroxisomes of pea plants", *Plant, Cell and Environment*, 24 (2001) 1065-1073.
13. R. Aina, M. Labra, P. Fumagalli, C. Vannini, M. Marsoni, U. Cucchi, M. Bracale, S. Sgorbati, S. Citterio, "Thiol-peptide level and proteomic changes in response to cadmium toxicity in *Oryza sativa* L. roots", *Environmental and Experimental Botany*, 59 (2007) 381-392.
14. D. J. Watson, "The physiological basis of variation in yield", *Adv. Agron*, 4 (1952) 101-145.
15. G. C. Evans, A. P. Hughes, "Plant growth and the aerial environment III on the computation of unit leaf rate", *New Phytologist*, 61 (1962) 322-327.
16. R. A. Khavari-Nejad, "Growth of tomato plants in different oxygen concentration", *Photosynthetica*, 14(3) (1980) 326-336.
17. R. A. Khavari-Nejad, "Carbon dioxide enrichment preconditioning effects on chlorophylls contents and photosynthetic efficiency in tomato plants", *Photosynthetica*, 20(3) (1986) 315-317.
18. G. J. G. Pereira, S. M. G. Molina, P. J. Lea, R. A. Azevedo, "Activity of antioxidant enzymes in response to cadmium in *Crotalaria juncea*", *Plant and Soil*, 239 (2002) 123-132.
19. M. J. Hassan, Z. Zhu, B. Ahmad, Q. Mahmood, "Influence of cadmium toxicity on rice genotypes as affected by zinc", sulfur and nitrogen fertilizers, *Caspian Journal of Environmental Sciences*, 4 (2006) 1-8.

20. J. Barcelo, C. Poschenrieder, "Plant water relations as affected by heavy metals:a review", Journal of Plant Nutrition, 13 (1990) 1-37.
21. K. C. Lee, B. A. Cunningham, G. M. Paulsen, G. H. Liang, R. B. Moore, "Effects of cadmium on respiration rate and activities of several enzymes in soybean seedlings", Physiologia Plantarum, 36 (1976) 4-6.
22. M. N. V. Prasad, J. Hagemeier, "Heavy metal stress in plants: From molecules to ecosystems", Springer, Berlin and New York (1999).
23. A. Kesseler, M. D. Brand, "The mechanism of the stimulation of state 4 respiration by cadmium in potato tuber (*Solanum tuberosum*) mitochondria", Plant Physiology and Biochemistry, 33 (1995) 519-528.
24. E. W. Smith, N. E. Tolbert, H. S. Ku, "Variables affecting the CO₂ compensation point", Plant Physiology, 58(2) (1976) 143-146.
25. M. Greger, G. Bertell, "Effects of Ca²⁺ and Pb²⁺ on the carbohydrate metabolism in sugar beet (*Beta vulgaris*)", Journal of Experimental Botany, 43 (1992) 167-173.
26. C. H. Fang, W. J.Wu, C. C. Lin and C. H. Kao, "Cadmium toxicity of rice leaves is mediated through lipid peroxidation", Plant Growth Regulation, 33 (2001) 205-213.
27. K. V. S. K. Prasad, P. P. Saradhi, P. Sharmila, "Concerted action of antioxidant enzymes and curtailed growth under zinc toxicity in *Brassica juncea*", Environmental and Experimental Botany, 42 (1999) 1-10.
28. S. Sinha, R. Saxena, "Effect of iron on lipid peroxidation, and enzymatic and non-enzymatic antioxidants and bacoside-A content in medicinal plant *Bacopa monnieri* L.", Chemosphere, 62 (2006) 1340-1350.
29. A. P. Pinto, A. M. Mota, A. D. Varennes, F. C. Pinto, "Influence of organic matter on the uptake of cadmium, zinc, copper and iron by sorghum plants", Science of the Total Environment, 326 (2004) 239-247.
30. E. Lombi, K. L. Tearall, J. R. Howarth, F. J. Zhao, M. J. Hawkesford, S. P. McGrath, "Influence of iron status on cadmium and zinc uptake by different ecotypes of the hyper accumulator *Thlaspi caerulescens*", Plant Physiology, 28 (2002) 1432-1440.

31. D. A. Cataldo, T. R. Garland, R. E. Wildung, "Cadmium uptake kinetics in intact soybean plants", *Plant Physiology*, 73 (1983) 844-848.
32. G. C. Smith, E. G. Brennan, "Cadmium-zinc interactionship in tomato plants", *Phytopathology*, 73 (1983) 879-882.
33. A. R. Meda, E. B. Scheuermann, U. E. Prechsl, B. Erenoglu, G. Schaaf, H. Hayen, G. Weber, N. V. Wieren, "Iron acquisition by phytosiderophores contributes to cadmium tolerance", *Plant Physiology*, 143 (2007) 1761-1773.