تاریخ چاپ تابستان ۱۳۹۲

تأثیر ایندول استیک اسید بر میزان پروتئین، کربوهیدرات‌ها و تبادلات گازی در گیاه سویا تحت تنش آلومینیوم کلرید

فرزانه نجفی، رمضانعلی خاوری‌نژاد، *فرزانه محمدی؛ دانشگاه خوارزمی، دانشکده علوم زیستی
رمضانعلی خاوری‌نژاد؛ دانشگاه آزاد اسلامی واحد علوم و تحقیقات تهران، دانشکده علوم

چکیده

در این پژوهش، اثرات ایندول استیک اسید بر برخی پارامترهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی در گیاه سویا[1] تحت تنش آلومینیوم کلرید بررسی شده است. بذرها پس از استریل شدن در ظروف پتری حاوی آب مقطر کشت شدند. سپس گیاهک‌های ۶ روزه به گلدان‌های حاوی شن شسته شده منتقل شدند و با محلول غذایی هوگلند در شرایط کنترل شده (۱۶ ساعت روشنایی و ۸ ساعت تاریکی، دما ۲۵° C در روز ۱۸° C در شب) آبیاری شدند. گیاهان ۲۰ روزه با غلظت‌های مختلف آلومینیوم کلرید (۰، ۵۰، ۱۰۰، ۲۰۰ و ۳۰۰ میکرومولار) و ایندول استیک اسید (۰، ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار) تیمار شدند و برداشت گیاهان ۱۵ روز بعد انجام گرفت. گیاهان با افزایش غلظت کلرور آلومینیوم، کاهش محتوای نسبی آب برگ‌ها و میزان پروتئین، قندهای محلول، کلروفیل‌های *a*، *b*، کاروتنوئیدها و فتوسنتز را نشان دادند، اما میزان تنفس و نقطهٔ جبران CO_2 در آن‌ها افزایش یافت. با افزودن ایندول استیک اسید به محیط کشت، گیاهان کاهش بیش‌تر میزان قندهای محلول، کلروفیل‌های *a*، *b*، کاروتنوئیدها و فتوسنتز و افزایش بیش‌تر دیگر عوامل را نشان دادند. هم‌چنین با افزایش غلظت کلرور آلومینیوم در محیط کشت در هر دو حالت بدون اکسین و با اکسین افزایش میزان قندهای نامحلول، پرولین و مالون دی‌آلدهید مشاهده شد. با افزودن هورمون اکسین اگرچه در برخی موارد اثرات تنشی آلومینیوم افزایش یافت، اما با افزایش میزان پرولین بردباری گیاه سویا را در شرایط تنش کمی تعدیل بخشید.

مقدمه

آلومینیوم سومین عنصر فراوان بعد از اکسیژن و سیلیکون است و حدود ۷% جرم پوستهٔ زمین را در برگرفته است [۳۱]. امروزه حدود ۵۰% زمین‌های قابل کشت جهان را خاک‌های اسیدی تشکیل می‌دهند و سمیت ناشی از آلومینیوم یکی از مشکلات اصلی و از عوامل مهم محدود کنندهٔ رشد و تولیدات گیاه در این خاک‌ها است [۶۶]. از جمله عوامل اسیدی شدن خاک می‌توان به افزایش فعالیت‌های صنعتی و باران‌های اسیدی

واژه‌های کلیدی: پرولین، محتوای نسبی آب برگ ها، قندهای محلول، قندهای نامحلول، مالون دی آلدهید
دریافت ۹۰/۷/۱۶ پذیرش ۹۱/۱۲/۹
*نویسنده مسئول: farzanemohammadi90@yahoo.com

1. *Glycine max* (L.) Merr

[Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-02]

اشاره کرد. آلومینیوم در آب، خاک و هوا وجود دارد، ولی بخش اعظم آن به‌صورت آلومینوسیلیکات[۱] جزء مواد کانی خاک است البته مقدار کمی نیز به‌صورت پتاسیم آلومینیوم سولفات[۲] و اکسید آلومینیوم[۳] در طبیعت یافت شده است. در شرایط اسیدی آلومینیوم به کاتیون‌های Al^{3+} هیدرولیز شده و به فاکتور محدود کنندهٔ رشد و محصولات گیاه تبدیل می‌شود [۵۹].

مهار رشد ریشه اولین نشانهٔ سمّیت آلومینیوم است [۸]. به‌همین دلیل است که بیش‌ترین تحقیقات بر سیستم ریشه گیاه متمرکز شده‌اند. تحت تنش آلومینیوم ریشه‌ها معمولاً کوتاه، شکننده و قهوه‌ای رنگ می‌شوند که در جذب آب و مواد غذایی کم‌بازده می‌باشند [۶۴]. مهارفعالیت H^+ـ ATPase در غشای پلاسمایی سلول‌های نوک ریشه، تغییرات سطح و ترکیب لیپید غشای پلاسمایی [۲۶]، [۵۹]، افزایش تنش اکسیداتیو [۶]، تشکیل و تجمع کالوز [۱]، اختلال در پویایی اسکلت سلولی، تعامل با کالمادولین [۱۷] از نشانه‌های سمیت آلومینیوم در ریشه‌ها هستند. در اندام هوایی می‌توان به تغییرات سلولی و فراساختاری در برگ‌ها، کاهش منافذ روزنه‌ای، کاهش فعالیت فتوسنتزی که منجربه کلروزه و نکروزه شدن برگ‌ها می‌شود اشاره کرد [۶۹]. برخی از نشانه‌های سمیت آلومینیوم بر ریشه‌ها و برگ‌های گیاه سویا نیز دیده شد. گیاه سویا در کاهش کلسترول و جلوگیری از سرطان، دیابت، چاقی و محافظت از بیماری‌های کلیوی نقش مؤثری ایفا می‌کند [۴۲] بررسی‌ها نشان می‌دهند که یون‌های چند ظرفیتی Al^{3+} در دو لایهٔ لیپیدی غشا غیرقابل حل است (غشا سدی برای Al^{3+} است)، با وجود این برخی از یون‌های Al^{3+} می‌توانند از غشا عبور کنند. یك راه عبور (Fe(III)- فیتوسیدورفور است [۱۵]. راه دیگر مشابهت شعاع یونی با یون‌های Mg^{2+} و Fe^{2+} است.

مطابق با بررسی‌های کلمیر و همکاران [۳۴] ناحیه‌گذار ریشه[۴]، اولین ناحیه در ریشه است که در گیاه ذرت، حساس به آلومینیوم است. مهار رشد ریشه، از طریق مهار انتقال وزیکول‌هایی که شامل PIN2 هستند از غشای پلاسمایی به اندوزوم‌ها صورت می‌گیرد [۶۴]. همچنین گزارش شده است هورمون‌های گیاهی از جمله اکسین نقش مهمی در تعدیل رشد گیاه بازی می‌کنند و کاربرد IAA در ناحیهٔ طویل شدن[۵]، مهار رشد ریشه القا شده از طریق آلومینیوم را تعدیل می‌کند [۶۵] . بنا بر این نتیجه‌گیری کردند که احتمالاً IAA در محافظت گیاه در برابر تنش‌ها نقش ایفا می‌کند.

فعالیت بیش‌تر آنتی‌اکسیدان‌های غیرآنزیمی، همانند پرولین برای ایجاد مقاومت در گیاه به شرایط تنش مهم است. در کل، تغییر در میزان پرولین، یکی از پاسخ‌های گیاه برای تنظیم شرایط فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی به تنش‌ها است [۲]. همچنین آلومینیوم تغییر در میزان پروتئین، قندها، تبادلات گازی و میزان رنگیزه‌های فتوسنتزی را القا می‌کند که این تغییرات نیز از جمله نشانه‌های تنش‌های محیطی هستند. پیشنهاد شده است که عناصر سنگین پراکسیداسیون لیپیدها را در غشای پلاسمایی افزایش می‌دهند و نتیجهٔ این عمل تولید مجموعه‌ای از محصولات نهایی همانند مالون دی‌آلدهید[۶] است که نشانهٔ تولید رادیکال‌های آزاد و جراحت در بافت‌های گیاهی است [۴۳] .

۱. Al2SiO4 ۲. $KAl(SO_4)_{12}H_2O$ 2 ۳. Al_2O_3 ۴. DTZ ۵. EZ ۶. MDA

[Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-02]

در تحقیقات گذشته شواهد نشان داد که عمل‌کرد آلومینیوم و اکسین به تنهایی، بر میزان پروتئین، قندهای محلول و نامحلول، پرولین، رنگیزه‌های فتوسنتزی و تبادلات گازی متفاوت بوده است. بنا بر این، در کار حاضر عمل‌کرد IAA بر اثرات القایی آلومینیوم بر این فرایندها در گیاه سویا بررسی شد.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی و شرایط رشد

بذرهای گیاه سویا[1] از مؤسسهٔ بذر و نهال کرج تهیه شدند و برای جلوگیری از آلودگی قارچی با هیپوکلریت سدیم ۴ درصد به‌مدت ۱۰ دقیقه ضدعفونی شدند. پس از جوانه‌زنی در ظروف پتری حاوی آب مقطر، این ظروف به نور منتقل شدند. گیاهک‌های ۶ روزه به گلدان‌های حاوی شن مرطوب و شرایط نوری مناسب انتقال یافتند و با محلول غذایی هوگلند به‌مدت ۱۴ روز آبیاری گردیدند. سپس گیاهان ۲۰ روزه تحت تیمارهمزمان با آلومینیوم کلرید در پنج سطح (۰، ۵۰، ۱۰۰، ۲۰۰ و ۳۰۰ میکرومولار) و تیمار ایندول‌استیک‌اسید در سه سطح (۰، ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار) قرار گرفتند. در طول دورهٔ تیماردهی، هفته‌ای دوبار گلدان‌ها با محلول غذایی مورد نظر آبیاری شدند. طول دورهٔ روشنایی و تاریکی به‌ترتیب ۱۶ و ۸ ساعت تنظیم شد و pH در تمام محلول‌های غذایی تهیه شده در حد ۵/۸ تنظیم شد. گیاهان ۴۰ روزه برای سنجش‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی برداشت شدند.

سنجش پروتئین کل

۰/۱ گرم اندام هوایی تازه گیاه پس از توزین، با دو میلی‌لیتر بافر فسفات ۰/۱ مولار (pH ۶/۸) به‌صورت همگن درآمد. سپس سانتریفیوژ نمونه‌ها در سرعت ۱۵۰۰۰g به‌مدت ۱۲ دقیقه در دمای ۴ درجهٔ سانتی‌گراد انجام شد. از بخش رویی عصاره برای سنجش غلظت پروتئین کل عصاره‌های گیاهی استفاده شد. جذب نمونه‌ها در طول موج ۵۹۵ نانومتر با دستگاه اسپکتروفتومتر خوانده شد و غلظت پروتئین بر حسب میلی‌گرم در یک گرم وزن تر بیان شد [۷].

سنجش پرولین

برای سنجش غلظت پرولین اندام هوایی تازهٔ گیاه به دقت توزین و با ۱۰ میلی‌لیتر اسیدسولفوسالیسیلیک ۳% به‌صورت هموژن درآمد، هموژن حاصل با استفاده از کاغذ صافی واتمن شمارهٔ ۲ صاف گردید. سپس ۲ میلی‌لیتر از عصارهٔ حاصل، ۲ میلی‌لیتر معرف نین‌هیدرین و ۲ میلی‌لیتر اسیداستیک خالص در یک لولهٔ آزمایش مخلوط گردید و به‌مدت ۱ ساعت جوشانیده شد. برای توقف واکنش، نمونه‌ها سریعاً به ظرف محتوی آب و یخ انتقال داده شدند (به‌مدت ۲۰ دقیقه). سپس به هر نمونه ۴ میلی‌لیتر تولوئن اضافه گردید. در نهایت جذب بخش رویی هر نمونه در طول موج ۵۲۰ نانومتر خوانده شد و بر حسب میکروگرم در یک گرم وزن تر بیان گردید [۵].

۱. *Glycine max* L. Merr Var. williams

[Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-02]

سنجش کربوهیدرات‌ها

برای سنجش قندهای محلول و نشاسته، ۰/۱ گرم مادهٔ خشک گیاهی (اندام هوایی) به‌دقت توزین شده و پس از همگن شدن با ۱۰ میلی‌لیتر اتانول ۸۰%، در حمام آب گرم (۶۰°C) ، به‌مدت ۱۰ دقیقه حرارت داده شدند. پس از خارج کردن فالکون‌ها و سرد شدن، محتویات آن‌ها با کاغذ صافی واتمن شمارهٔ دو صاف گردیدند. کاغذ صافی‌های محتوی تفاله‌ها در آون با حرارت ۷۰ درجهٔ سانتی‌گراد قرار داده شدند تا کاملاً رطوبت خود را از دست بدهند. محلول صاف شده برای سنجش قندهای محلول و تفاله‌ها برای سنجش قندهای نامحلول استفاده شدند.

بررسی میزان قندهای محلول از روش سوموگی [۶۳] انجام پذیرفت؛ به این صورت که محلول‌های صاف شده (حاوی قندهای محلول در اتانول) درون ظروف پتری ریخته شد تا اتانول آن‌ها تبخیر شود. سپس به باقی‌ماندهٔ ml ۲ آب مقطر اضافه گردید و محلول‌های حاصل به درون فالکون‌ها منتقل شدند. برای جدا کردن رنگیزه‌ها، به هر نمونه ۵ میلی‌لیتر هیدروکسید باریم ۰/۳ نرمال و ۵ میلی‌لیتر سولفات روی ۵ درصد اضافه شد. مخلوط فوق در سرعت g ۳۰۰۰ به‌مدت ۱۵ دقیقه سانتریفیوژ گردید. سپس بخش رویی به یک بالن ژوژه ۱۰۰ میلی‌لیتری انتقال یافت و حجم آن با آب مقطر به ۱۰۰ میلی‌لیتر رسانده شد. سپس یک میلی‌لیتر از عصاره را در لولهٔ آزمایش ریخته و به آن یک میلی‌لیتر محلول کوئیوروسدیک اضافه شد و به خوبی تکان داده شد و به‌مدت ۱۰ دقیقه در حمام آب جوش قرار داده شد. سپس لوله‌ها سرد شده تا به دمای اتاق برسند. به هر لوله یک میلی‌لیتر محلول آرسنومولیبدات اضافه شد و حجم آن‌ها را با آب مقطر را به ۱۲/۵ میلی‌لیتر رسانده و جذب نمونه‌ها در طول موج ۵۰۰ نانومتر ثبت گردید.

بررسی میزان قندهای نامحلول از روش هلوبوس و کرایجی [۲۵] انجام شد؛ به این صورت که تفاله‌های خشک شده حاصل از عصاره‌گیری الکل درون فالکون ریخته و به آن حدود ۴۰ میلی‌لیتر آب مقطر اضافه شد سپس به‌مدت ۱۰ دقیقه درون حمام آب گرم قرار داده شد. پس از این مدت محتویات ارلن با کاغذ صافی صاف شد و تفاله‌های روی کاغذ صافی به فالکون برگردانده شد و دوباره با ۴۰ میلی‌لیتر آب مقطر و به‌مدت ۱۰ دقیقه جوشانده و صاف شد. محلول صاف شده با آب مقطر به حجم ۱۰۰ میلی‌لیتر رسانده و از آن برای سنجش قندهای نامحلول استفاده شد. برای سنجش قندهای نامحلول از روش فنل سولفوریک‌اسید استفاده گردید. ۰/۵ میلی‌لیتر از هر یک از عصاره‌های مربوطه درون لولهٔ آزمایش ریخته و حجم لوله‌ها با آب مقطر به ۲ میلی‌لیتر رسانده شد. به هر لوله یک میلی‌لیتر فنل ۵ درصد افزوده و به‌خوبی تکان داده شد. سپس به هر لوله ۵ میلی‌لیتر اسیدسولفوریک غلیظ اضافه گردید. گرمای حاصل از واکنش برای بروز کامل رنگ نارنجی و تثبیت آن لازم است و سرد شدن لوله‌ها در دمای محیط پس از رنگ‌دهی کامل انجام می‌شود. جذب نمونه‌ها در طول موج ۴۸۵ نانومتر ثبت گردید و در نهایت غلظت قندهای محلول و نامحلول هر دو بر حسب میلی‌گرم در یک گرم وزن خشک بیان گردیدند.

[Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-02]

تعیین محتوای نسبی آب برگ‌ها[۱]

قطعات برگی پس از تعیین وزن تر[۲] بین دو کاغذ صافی درون پتری دیش‌های محتوی آب مقطر قرار گرفتند. پتری‌ها به‌مدت ۲۰ ساعت در دمای ۴ درجهٔ سانتی‌گراد و در تاریکی قرار داده شدند. سپس وزن برگ‌ها که در حالت تورژسانس کامل[۳] بودند، اندازه‌گیری شدند. نمونه‌های تر برگ در دمای ۱۰۰ درجهٔ سانتی‌گراد به‌مدت ۲۴ ساعت قرار داده شدند و پس از آن وزن خشک آن‌ها اندازه‌گیری شد و در نهایت میزان RWC از رابطهٔ زیر محاسبه گردید [۶۸]:

$$RWC(\%) = \frac{FW - DW}{TW - DW} \times 100$$

سنجش تبادلات گازی

بررسی میزان فتوسنتز، تنفس و نقطهٔ جبران CO_2 با استفاده از دستگاه ایرگا (آنالیزور گازی (CO_2) فروسرخ) انجام گرفت. برای سنجش، اندام هوایی هر گیاه جدا و به‌طور کامل درون محفظهٔ شیشه‌ای قرار گرفت. شدت نور $\mu mol\ h^{-1}s^{-1}$ ۶۰ و میزان دما ۲۶±۲°C در نظر گرفته شد [۳۱]، [۳۲].

سنجش رنگیزه‌های فتوسنتزی

قطعاتی از برگ‌های جوان هم‌سن انتخاب شدند و پس از توزین و تکه تکه شدن با کمک استن ۸۰% به‌صورت هموژن درآمدند. سپس هموژن تهیه شده با کاغذ صافی واتمن شمارهٔ دو صاف شد و حجم نهایی محلول صاف شده یادداشت شد. در نهایت با استفاده از دستگاه اسپکتروفتومتر، جذب محلول در طول موج‌های ۶۳۲/۲، ۶۴۶/۸ و ۴۷۰ نانومتر اندازه‌گیری شد و بر حسب میلی‌گرم بر گرم برگ تازه بیان گردید [۳۸].

سنجش میزان مالون دی‌آلدهید

اندازه‌گیری میزان پراکسیداسیون لیپیدهای غشایی با تست تیوباربیتوریک اسید[۴] با سنجش میزان مالون‌دی‌آلدهید انجام گرفت. ۰/۲ گرم بافت تر گیاهی در ۵ میلی‌لیتر تری‌کلرواستیک‌اسید[۵] ۰/۱ درصد همگن شد و عصارهٔ حاصل به‌مدت ۵ دقیقه در ۶۰۰۰g سانتریفیوژ گردید. به ۱ میلی‌لیتر از محلول رویی ۴ میلی‌لیتر تری کلرواستیک‌اسید ۲۰ درصد که حاوی ۰/۵ درصد تیوباربیتوریک اسید بود اضافه شد. مخلوط فوق به‌مدت ۳۰ دقیقه در حمام آب گرم (۹۵ درجهٔ سانتی‌گراد)، انکوبه گردید و بلافاصله در حمام یخ قرار گرفت. سپس در سرعت ۶۰۰۰g به‌مدت ۱۰ دقیقه سانتریفیوژ گردید. میزان جذب محلول رویی در طول موج ۵۳۲ نانومتر تعیین و جذب ناویژه در ۶۰۰ نانومتر از آن کسر شد. غلظت مالون‌دی‌آلدهید با استفاده از ضریب تصحیح $\mu\ M^{-1}\ cm^{-1}$ ۰/۱۵۵ محاسبه و براساس واحد میکرومول بر گرم وزن تر ($\mu mol\ g^{-1}\ F.W$) بیان گردید [۲۴].

---

۱. RWC ۲. FW ۳. TW ۴. TBAT ۵. TCA

[Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-02]

محاسبات آماری

در هر آنالیز برای هر نمونه ۴ تکرار در نظر گرفته شد. بررسی‌های آماری براساس آنالیز واریانس دو عاملی با نرم‌افزار SPSS ویرایش ۱۷، در سطح احتمال $P<۰/۰۵$ انجام گرفت.

نتایج

نتایج مربوط به اثرات $AlCl_3$ و IAA بر میزان پروتئین در شکل ۱ ارائه شده است . در برگ با افزایش غلظت آلومینیوم میزان پروتئین نسبت به تیمار شاهد کاهش معنی‌دار نشان داده و بیش‌ترین میزان کاهش در تیمار ۳۰۰ میکرومولار آلومینیوم (۶/۴) مشاهده گردید. در تیمار برهمکنش در اکثر موارد افزایش این میزان نسبت به تیمار آلومینیوم به تنهایی دیده شد که تا حدودی نقش تعدیلی اکسین را نشان می‌دهد. برای نمونه، در محیط‌های حاوی ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار IAA در حضور ۳۰۰ میکرومولار آلومینیوم در مقایسه با محیط‌های فاقد اکسین (۳۰۰ میکرومولار آلومینیوم)، میزان پروتئین از ۴/۶ به ۷/۲ و ۷/۷ تعدیل یافت.

نتایج مربوط به اثرات $AlCl_3$ و IAA بر میزان پرولین در شکل ۲ ارائه شده است. آلومینیوم در حضور اکسین و نیز درغیاب آن موجب افزایش معنی‌دار میزان پرولین شده است. در تیمار با اکسین نیزافزایش پرولین نسبت به تیمار شاهد دیده شده است که معنی‌دار است و در محیط حاوی ۱۰۰ میکرومولار IAA و ۳۰۰ میکرومولار آلومینیوم، میزان پرولین ۸۴/۷۵ برابر گیاهان شاهد بود. در کل اثرات آلومینیوم و IAA بر روی میزان پرولین افزایشی بود.

نتایج مربوط به اثرات $AlCl_3$ و IAA بر میزان قندهای محلول و نامحلول در شکل ۳ (الف و ب) ارائه شده‌اند. آلومینیوم در حضور اکسین و در عدم حضور آن، موجب کاهش میزان قندهای محلول در برگ گردید به طوری که کم‌ترین میزان (۳۰/۸۷) در تیمار ۳۰۰ میکرمولارآلومینیوم همراه با ۱۰۰ میکرومولار IAA مشاهده گردید. برعکس، میزان قند نامحلول (نشاسته) در حضور آلومینیوم و نیز در تیمار برهمکنش افزایش معنی‌داری را نشان داده است به‌طوری که در محیط‌های حاوی ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار IAA در حضور ۳۰۰ میکرومولار آلومینیوم، مقدار قندهای نامحلول به‌ترتیب ۱/۷ و ۲/۴۹ برابر میزان آن در محیط فاقد اکسین بودند.

نتایج مربوط به اثرات $AlCl_3$ و IAA بر میزان RWC در شکل ۴ ارائه شده است. چنان‌که پیش‌بینی شده بود، با افزایش غلظت آلومینیوم میزان RWC نسبت به تیمار شاهد کاهش معنی‌دار نشان دادند و میزان RWC در تیمارهای ۵۰، ۱۰۰، ۲۰۰ و ۳۰۰ میکرومولار به‌ترتیب ۵۷/۲۲، ۴۸/۱۸، ۴۲/۱۶ و ۳۹/۱۸ ثبت گردید. در تیمار برهمکنش افزایش معنی‌دار این میزان نسبت به تیمار آلومینیوم به تنهایی دیده شد که نقش تعدیلی اکسین را نشان می‌دهد. برای نمونه، در محیط‌های حاوی ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار IAA در حضور ۱۰۰ میکرومولار

[Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-02]

آلومینیوم در مقایسه با محیط‌های فاقد اکسین (۳۰۰ میکرومولار آلومینیوم)، میزان پروتئین از ۴۸/۱۸ به ۵۵/۱۸ و ۵۸/۱۹ تعدیل یافت.

نتایج مربوط به اثرات $AlCl_3$ و IAA بر میزان فتوسنتز، تنفس و نقطهٔ جبران CO_2 به‌ترتیب در جدول ۱ ارائه شده‌اند. آلومینیوم موجب کاهش معنی‌دار فتوسنتز در مقایسه با تیمار شاهد گردید و بر خلاف انتظار، در تیمارهای بر هم کنش آلومینیوم و اکسین میزان فتوسنتز کاهش بیش‌تری را نشان می‌دهد و کم‌ترین میزان را گیاهان تحت تیمار ۱۰۰ میکرومولار IAA در حضور ۳۰۰ میکرومولار آلومینیوم نشان دادند و میزان آن در نهایت به ۰/۶۲ رسید که معنی‌دار نیز است. با افزایش غلظت آلومینیوم و هم‌چنین حضور اکسین به همراه آلومینیوم افزایش معنی‌داری در میزان تنفس دیده شده است و بیش‌ترین میزان را گیاهان تحت تیمار ۳۰۰ میکرمولارآلومینیوم همراه با ۱۰۰ میکرومولار IAA نشان دادند که میزان آن ۰/۶۸ ثبت گردید. آلومینیوم در حضور اکسین و به تنهایی با افزایش غلظت، موجب افزایش نقطه جبران CO_2 گردید که در مقایسه با شاهد معنی‌دار است و بیش‌ترین میزان را گیاهان تحت تیمار ۳۰۰ میکرمولارآلومینیوم همراه با ۱۰۰ میکرومولار IAA نشان دادند که میزان آن ۱۱۹/۵۲ ثبت گردید.

نتایج مربوط به اثرات $AlCl_3$ و IAA بر میزان کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل $(a+b)$ و کاروتنوئیدها به‌ترتیب در جدول ۲ ارائه شده‌اند. آلومینیوم هم در حضور اکسین و هم در فقدان آن موجب کاهش معنی‌دار کلروفیل a، کلروفیل b و کلروفیل کل در برگ‌ها گردید و میزان آن‌ها در تیمار ۳۰۰ میکرومولارآلومینیوم به ترتیب ۰/۲۷، ۰/۳۷ و ۰/۶۳ ثبت گردید. در حضور اکسین به‌همراه آلومینیوم، کاهش میزان کلروفیل‌ها تغییرات ناچیزی را نسبت به تیمار آلومینیوم نشان می‌دهد و کاهش این میزان در تیمار ۱۰۰ میکرومولار اکسین نسبت به ۵۰ میکرومولار آن، کاهش بیش‌تری را نشان می‌دهد. با افزایش غلظت آلومینیوم کاهش معنی‌دار کاروتنوئیدها مشاهده گردید. در تیمار با اکسین کاهش معنی‌دار کاروتنوئید نسبت به شاهد مشاهده گردید و این میزان از ۰/۹۱۱ به ۰/۸۵۷ و ۰/۸۰۰ کاهش یافت. در حضور اکسین به همراه آلومینیوم، میزان کاروتنوئید نسبت به تیمار آلومینیوم تغییرات معنی‌داری نشان نداد.

نتایج مربوط به اثرات $AlCl_3$ و IAA بر میزان MDA در شکل ۵ ارائه شده است. بر خلاف انتظار، آلومینیوم در حضور اکسین و عدم حضور آن موجب افزایش معنی دار میزان پراکسیداسیون لیپید ریشه گردیده است و مقدار آن‌ها در بیش‌ترین میزان تیمار (۳۰۰ میکرومولار آلومینیوم + ۱۰۰ میکرومولار IAA)، ۱۱/۳۰ برابر میزان آن در گیاهان شاهد گردید.

بحث

نتایج ارائه شده در ارتباط با میزان پروتئین با یافته‌های پالما و همکاران [۴۹] مطابقت داشت که این محققان کاهش غلظت پروتئین را در جانسا[۱] *B.* تحت شرایط تنش نشان دادند. کاهش میزان پروتئین می‌تواند به‌دلیل افزایش

۱. *B. juncea*

[Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-02]

در فعالیت پروتئازها باشد که تحت شرایط تنش مقدارشان افزایش می‌یابد. همچنین ممکن است که عناصر سنگین القا کنندهٔ پراکسیداسیون لیپیدها و تکه‌تکه شدن پروتئین‌ها شود که از اثرات سمی نمونه‌هایی از ROS نتیجه شده باشد [۲۹]. اکسین به‌طور چشمگیری موجب افزایش پیش‌سازهای RNA و پروتئین تمام بخش‌های درون سلولی می‌گردد و سنتز RNA و پروتئین را افزایش می‌دهد که با نتایج حاصل از این پژوهش مطابقت دارد [۶۰]. اکسین افزایش دهندهٔ اورئیك اسید (۳۶%) و لوسین (۱۳%) است و از این طریق افزایش دهندهٔ RNA (از ۶ به ۲۶%) و پروتئین (از ۱۳ به ۳۴%) است [۵۳]. افزایش در میزان RNA و پروتئین را می‌توان از طریق افزایش اتیلن نیز به اثبات رساند؛ زیرا اکسین القا کنندهٔ سنتز اتیلن است [۵۴]. در شرایط تنش عناصر سنگین افزایش میزان پرولین دیده شده [۲۳] که ممکن است از طریق افزایش بیان ژن پرولین ۵- کربوکسیلات سنتاز[۲] که در تبدیل گلوتامات به گلوتامیك- گاما- سمی‌آلدئید[۳] نقش دارد، انجام شود. تنظیم کننده‌های رشد گیاه مانند: ایندول بنزوئیك اسید[۴]، افزایش پرولین را سبب می‌شود [۳۰] که با نتایج حاضر موافق است. بیوسنتز پرولین از طریق گلوتامات، $NADP^+$ تولید می‌کند که برای حمایت از مراحل مسیر اکسیداتیو پنتوزفسفات ضروری است. غلظت‌های زیاد $NADP^+$ در مسیر پنتوزفسفات برای تولید NADPH و تهیه ریبوز ۵- فسفات ضروری است و ریبوز ۵- فسفات در سنتز پورین‌ها استفاده می‌شود. پورین‌ها نیز در سنتز نوکلئوتیدها و تقسیم سلول ضروری هستند.

پرولین مولکولی است که از گیاه در مقابل اکسیژن نوزاد محافظت می‌کند و به‌عنوان یك خاموش‌کنندهٔ اکسیژن فعال و برداشت کنندهٔ رادیکال‌های $OH^{\cdot}$ عمل می‌کند [۶۲]. یك روش سم‌زدایی یون‌های عناصر سنگین، اتصال پرولین با پیوند مناسب به این یون‌هاست [۱۱]، [۷۲].

اکسین سنتز آنزیم ADP- گلوکز فسفریلاز را از طریق تأثیر بر ژن APS القا می‌کند که یك آنزیم کلیدی در سنتز نشاسته است و بازدارندهٔ عمل آنزیم بتا- آمیلاز[۵] ست. همچنین بازدارندهٔ ساخت زیر واحد کوچك آنزیم روبیسکواست (از طریق تأثیر بر آنزیم RBCS که رمزگذار زیر واحد کوچك آنزیم روبیسکو است) و در نتیجه کاهش میزان فتوسنتز اتفاق می‌افتد [۴۸] که با نتایج پژوهش حاضر مطابقت دارد. میزان همگون‌سازی دی‌اکسیدکربن ارتباط تنگاتنگی با قدرت مخزن ریشه‌های گیاه حساس به آلومینیوم دارد. در این گیاهان ممکن است که عدم به کارگیری سوکروز از طریق کاهش فعالیت آنزیم سوکروز اینورتاز صورت گیرد که نقش مهمی در بارگیری و تخلیهٔ فلوئمی سوکروز با شیب غلظت سوکروز دارند. چنان‌که می‌دانید ساخت سوکروز، تریوزفسفات مهیا برای ساخت و ذخیره نشاسته را کاهش می‌دهد و این عدم به کارگیری، باعث تجمع نشاسته در برگ و کاهش در میزان همگون‌سازی دی‌اکسید کربن [۵۰] از طریق مهار پس خورد فتوسنتز می‌شود. کاهش میزان فتوسنتز، کاهش میزان قند محلول گیاه را به دنبال دارد که با نتایج پژوهش حاضر مطابقت دارد. همچنین آلومینیوم به ترکیبات فسفاته پیوند می‌یابد و بنا بر این دسترسی آنزیم روبیسکو به فسفات را کاهش می‌دهد و کاهش میزان فعالیت آنزیم روبیسکو را سبب می‌شود. چنان‌که می‌دانید روبیسکو آنزیم کلیدی سنتز کربو- هیدرات‌های محلول است [۱۰].

۱. P5CS ۲. GSA ۳. IBA ۴. Atβ-Amγ

[Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-02]

گروه‌های هیدروفیل گوناگون مانند: NH_3، OH و COOH که در پروتئین‌ها و قندهای سلول موجود هستند، مولکول‌های دو قطبی آب را جذب می‌کنند و لایه‌ای هیدراته در اطراف آن‌ها تشکیل می‌دهند که این نیرویی برای سهولت جذب آب و نیز دلیلی برای افزایش RWC است. اکسین احتمالاً نفوذپری غشا را برای انتشار آب افزایش می‌دهد که این عمل را از طریق فعال‌سازی پروتئین‌های موجود یا سنتز دنووی[۱] آنزیم‌های هیدرولیتیك انجام می‌دهد [۳]. هورمون‌های گیاهی از جمله اکسین نقش القای ژن‌های ویژه در سنتز پروتئین‌ها را دارند. همچنین افزایش میزان پرولین با هورمون دلیلی برای افزایش میزان RWC است. زیرا پرولین به‌عنوان تنظیم کننده‌ای اسمزی عمل می‌کند [۵۸]. بررسی‌ها نشان دادند که کاهش جذب آب می‌تواند به‌دلیل تأثیر بر آنزیم مسئول در تجزیه پروتئین‌ها [۳] و کاهش سطح جذب باشد [۱۸].

پژوهش‌های پیشین کاهش میزان همگون‌سازی CO_2 را در برخی گونه‌های گیاهی از جمله نارنگی[۲][۹] و ذرت خوشه‌ای[۳] [۵۰] نشان می‌دهند که با نتایج حاصل از این پژوهش مطابقت دارد. درگیاه نارنگی تیمار شده با آلومینیوم احتمالاً از طریق کاهش سرعت انتقال الکترون از طریق مسدود شدن مرکز واکنش PSII، تنفس نوری افزایش می‌یابد و موجب تولید اکسیژن فعال می‌شود [۸]. آلومینیوم موجب جلوگیری از انتقال الکترون از آب به Yz می‌شود که این فرآیند را از طریق کمپلکس OEC[۴] انجام می‌دهد، به این ترتیب که موجب جداسازی منگنز از OEC می‌شود [۲۲] که احتمالاً با ممانعت از رشد همراه است. آلومینیوم مانع از باز شدن روزنه‌ها می‌شود [۷۳] و ثابت شده است که این عنصر، کانال‌های پتاسیم را در تارهای کشنده و سلول‌های محافظ روزنه مهار می‌کند. کاهش فتوسنتز از طریق تنش آلومینیوم می‌تواند به غیرفعال‌سازی بسیاری از آنزیم‌های کلروپلاست مانند ریبولوز ۱ و۵ بیس‌فسفات کربوکسیلاز- اکسیژناز[۵] و فروکتوز ۱ و ۶ بیس فسفاتاز[۶] مربوط باشد [۷۳]، که ممکن است از طریق تنش اکسیداتیو حاصل شود. تنش اکسیداتیو می‌تواند موجب پراکسیداسیون لیپیدها و در نتیجه جراحت غشای، تخریب پروتئین و غیرفعال‌سازی آنزیم‌ها شود [۴۴]. همچنین آلومینیوم از جذب P ، Mg، Fe و Cu جلوگیری می‌کند که هر یک نقش مؤثری در فرایند فتوسنتز ایفا می‌کنند [۵۷]. اکسین سنتز اتیلن را از طریق القای آنزیم ACC سنتاز القا می‌کند. اتیلن نیز این عمل را از طریق تأثیر بر آنزیم ۹- سیس- اپوکسی کاروتنوئید دی اکسیژناز[۷] که در تبدیل'۹- سیس نئوگزانتین به گزانتوکسین نقش دارد، انجام می‌دهد که قسمتی از مسیر سنتز آبسیزیک اسید است. تجمع ABA موجب بسته شدن روزنه‌ها و کاهش همگون‌سازی CO_2 می‌شود و در نتیجه ممانعت از رشد و پیری بافت اتفاق می‌افتد [۲۱]. افزایش در میزان تنفس می‌تواند نتیجه‌ای از افزایش تقاضای انرژی برای جذب یا دفع یون در غشاهای پلاسمایی یا تولید پلی‌پپتیدهای ویژه متصل شونده به فلز باشد. همچنین برای انتقال کمپلکس‌های پروتئین- فلز ایجاد شده از سیتوپلاسم و اندامك‌ها باشد که این افزایش تنفس تحت تیمار آلومینیوم، در داده‌های این پژوهش نیز دیده شد. افزایش غلظت ایندول استیک اسید نیز موجب

۱. denovo ۲. *Citrus spp* ۳. *Sorghum spp* ۴. oxygen – evolving complex
۵. Rubisco ۶. FBPase ۷. NCED

[Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-02]

افزایش میزان تنفس می‌شود. هدف این هورمون آنزیم‌های محتوی اسید آمینه‌های گوگرددار هستند و دهیدروژنازهای سیکل کربس از این نوع آنزیم‌ها هستند. این امر از طریق بازدارنده‌های تنفس، به اثبات رسیده است. دو دهیدروژناز موجود در چرخهٔ کربس (مالیك و سوکسینیك دهیدروژنازها) از طریق یدواستات مهار می‌شوند [۴۳]. نتایج مشابه تحقیقات حاضر در زمینهٔ کاهش میزان کلروفیل [۵۲]، [۷۴] و کاهش کاروتنوئید در عدسک آبی[۱] [۵۲] گزارش شده است. رنگیزه‌های فتوسنتزی مهم‌ترین عوامل درونی هستند که در موارد خاصی قادر به محدود کردن میزان فتوسنتز هستند [۳۹]. از عوامل کاهنده می‌توان به اختلال در زنجیرهٔ انتقال الکترون اشاره کرد [۸]، [۵۰]. برای مثال: Al^{3+} مهار کنندهٔ انتقال الکترون از آب به Y_z است که این فرایند را از طریق جداسازی Mn^{2+} از کمپلکس OEC[۲] انجام می‌دهد [۲۲]، [۲۸]. عامل دیگر، جانشین شدن Al^{3+} به‌جای Mg^{2+} موجود در حلقه تتراپیرول مولکول‌های کلروفیل است [۵۲]، همچنین جانشین شدن Al^{3+} به‌جای Mg^{2+} در جایگاه اتصال آنزیم دلتا آمینولوولینیك اسید دهیدروژناز (ALA-D) است که این آنزیم مسئول سنتز رنگیزه‌هاست و در نتیجه اختلال در سنتز کلروفیل و کاهش فتوسنتز را به‌دنبال دارد [۳۷]، [۷۲]. تغییر در فعالیت آنزیم‌ها از طریق تخریب غشای کلروپلاست و تجزیهٔ پروتئین‌ها، از دیگر عوامل کاهندهٔ فتوسنتز است [۴۴]. کاهش کاروتنوئیدها را نیز می‌توان به تخریب کلروپلاست‌ها و یا به‌هم‌ریختگی تیلاکوئیدها نیز نسبت داد. همچنین در این تحقیق با افزایش غلظت اکسین، مقدار کلروفیل‌های a و b و کلروفیل کل $(a+b)$ کاهش نشان داده است و گزارش شده است که علت آن می‌تواند تخریب غشای کلروپلاست باشد [۱۹]. اکسین بر شدت بیوسنتز رنگیزه‌ها تأثیر می‌گذارد نه تغییر در کیفیت آن‌ها [۱۲]. قوی‌ترین اثر مهارکنندگی IAA بر کلروفیل‌ها از طریق بتاکاروتن و گزانتوفیل‌ها است. گزانتوفیل از اکسیداسیون کاروتن‌ها ایجاد می‌شود [۱۲] و با اتصال به پروتئین‌های جمع‌کنندهٔ نور[۳]، در ارتباط نزدیك با مولکول‌های کلروفیل قرار گرفته‌اند تا نقش مؤثری در خاموش‌سازی آن‌ها داشته باشند.

قرار گرفتن گیاهان در معرض تنش‌های محیطی می‌تواند منجر به تولید انواع اکسیژن فعال[۴] مانند: آنیون‌های سوپراکسید، پراکسیدهیدروژن و رادیکال هیدروکسیل شود. چنان‌که ذکر شد تحت تنش، رادیکال سوپراکسید و در مرحلهٔ بعد پراکسید هیدروژن افزایش می‌یابد و موجب رهاسازی Cu^{2+} و Fe^{3+} شده که نتیجهٔ آن تولید رادیکال هیدروکسیل از طریق چرخهٔ هابر ویس[۵] است [۶۱]. همچنین اکسیداسیون عناصر فعال در اکسایش- کاهش، مثل: Cu^{+} یا Fe^{2+} که نتیجه آن تبدیل H_2O_2 به $OH^{\cdot}$، از طریق مکانیسم فنتون[۶] است [۵۶]. افزایش لیپید پراکسید[۷] را می‌توان به آلدهیدهای مشتق شده از آن نسبت داد به‌ویژه آکرولین، ۴-هیدروکسی-۲-نان انال[۸] که الکتروفیل‌های قوی و شدیداً تغییر دهندهٔ پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیك هستند [۴۶]، [۴۷]. مالون‌دی‌آلدهید، یك سم سیتوسلی است که شاخص تولید رادیکال‌های آزاد و تخریب بافت است [۱۱]، [۶۶]، که

۱. *Lemna minor* L. ۲. oxygen – evolving complex ۳. LHCP ۴. ROS
۵. Haber-weiss ۶. Fenton ۷. LOOH. ۸. HNE

[Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-02]

مطابق نتایج به‌دست آمده از تحقیقات حاضر در *بذرگیاه نرت* بود. همانند تحقیقات ایوانز [۱۶] و همکاران در مورد اثرات 2,4-D بر میزان مالون‌دی‌آلدهید، افزایش میزان پراکسیداسیون لیپیدها در *بذرگیاه نرت* تحت تیمار ایندول استیک اسید نیز دیده شد. گیاهان ممکن است عناصر را به‌شکل غیرسمی در ریشه، ساقه و برگ جمع و نگه‌داری کنند. احتمال دارد که پراکسیدازها در تجمع عناصر نقش داشته باشند که به دام انداختن عناصر سنگین در طول فرآیندهای پلی‌مریزاسیون پلی‌فنل‌ها از طریق پراکسیدازها اتفاق می‌افتد [۳۶]. راه دیگر تجمع Al^{3+}، کلات شدن آن‌ها با ترکیبات آلی مثل سیترات است [۴۱] همچنین افزایش میزان پرولین، آنتوسیانین، ترکیبات فنلی و نظایر آن‌را می‌توان از جملهٔ این عوامل دانست. اگرچه در گیاهان مجموعه‌ای از سیستم‌ها برای تجمع و تحمل عناصر وجود دارد با وجود این، بعد از مدتی نشانه‌هایی از سمیت Al^{3+} (که اولین تأثیر آن کاهش رشد ریشه است و در برگ‌ها کاهش میزان فتوسنتز[۵۱] که نکروز و کلروزه شدن برگ‌ها است) مشاهده می‌شود، زیرا در سنتز این برداشت کننده‌ها، محدودیت وجود دارد و در این پژوهش، گیاهان تحت تنش آلومینیوم، با افزودن اکسین به محیط کشت‌شان قادر به تحمل تا ۲۰۰ میکرومولار از این عنصر هستند.

منابع

1. S. J. Ahn, M. Sivaguru, G. C. Chung, Z. Rengel, and H. Matsumoto, "Aluminum- induced growth inhibition is associated with impaired efflux and influx of H^+ across the plasma membrane in root apices of squash (*Cucurbita pepo*)", Journal of Experimental Botany, 53 (2002) 1959-1966.
2. B. Ali, I. Rani, S. Hayat, and A. Ahmad, "Effect of 4-Cl-indole-3-acetic acid on the seed germination of *Cicer arietinum* exposed to cadmium", Acta Botanica Croatica, 66 (2007) 57-65.
3. R. Barket, Indu, H. Shamsul, and A. Aqil, "Effect of 4-Cl-indole-3-acetic acid on the seed germination of *Cicer arietinum* exposed to cadmium", Acta Botanica Croatica, 66 (2007) 57-65.
4. M. Basak, M. Sharma, and U. Chakraborty, "Biochemical responses of *Camellia sinensis* (L) O. Kuntze to heavy metal stress", Journal of Environmental Biology, 22 (2001) 37-41.
5. L. S. Bates, R. P. Waldren, and I. D. Teare, "Rapid determination of free proline forwater stress studies", Plant and Soil, 39 (1973) 205-207.
6. P. Bhuja, K. Mclachlan, J. Stephens and G. Taylor, "Accumulation of 1,3-β-D-glucans, in response to aluminum and cytosolic calcium in *Triticum aestivum*", Plant Cell Physiology, 45 (2004) 543-549.

[Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-02]

7. M. M. Bradford, "A rapid and sensitive method for quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principles of protein- dye binding", Annales of Biochemistry, 72 (1976) 225-260.

8. L. S. Chen, Y. P. Qi, and X. H. Liu, "Effects of aluminum on light energy utilization and photoprotective systems in citrus leaves", Annals of Botany, 96 (2005) 35-41.

9. L. S. Chen, "Physiological responses and tolerance of plant shoot to aluminum toxicity", Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 32 (2006) 143-155.

10. L-S. Chen, Y. P. Qi, B.R. Smith, and X.H. Liu, "Aluminum- induced decrease in CO_2 assimilation in citrus seedling is unaccompanied by decreased activities of key enzymes involved in CO_2 assimilation, Tree Physiology, 25 (2005) 317-324.

11. M. Choudhary, U.K. Jetley, M. Abashkhan, S. Zutshi, and T. Fatma, "Effect of heavy metal stress on proline, malondialdehyde, and superoxide dismutase activity in the cyanobacterium *Spirulina plantensis*-S5", Ecotoxicology and Environmental Safety, 66 (2006) 204-209.

12. R. Czerpak, P. Dobrzyn, A. Krotke, and E. Kiciska, "The effect of auxins and salicylic acid on chlorophyll and carotenoid contents in wolffia Arrhiza (L.) wimm, (Lemnaceae) growing on media of various trophicities, "Polish Journal of Environmental Studies 11 (2002) 231-235.

13. L. P. Dai, Z. T. Xiong, Y. Huang, and M. J. Li, "Cadmium induced changes in pigments, total phenolics, and phenylalanine ammonia-lyase activity in fronds of Azolla imbricate," Environmental Toxicology, 21 (2006) 505-513.

14. M. Dazy, V. Jung, J.F. Ferard, J. F. Masfaraud, "Ecological recovery of vegetation on a coke-factory soil: role of plant antioxidant enzymes and possible implication in site restoration", Chemosphere, 74 (2008) 57-63.

15. C. O. Dimkpa, A. Svatos, P. Dabrowska, A. Schmidt, W. Boland, and E. Kothe, "Involvement of siderophores in the reduction of metal- induced inhibition of auxin synthesis in *Sterptomyces* spp",Chemosphere, 74 (2008) 19-25.

16. D. E. Evans, S. A. Briars, L. E. Williams, "Active calcium transport by plant cell membranes", Journal of Experimental Botany, 42 (1962) 285-303.

17. X. Fangjie, L. Gang, J. Sisi, Z. Yongsong, and L. Xianyong, "Aluminum- incuced changes in reactive oxygen species accumulation, lipid peroxidation and antioxidative capacity in

[Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-02]

root tips of two wheat genotypes differing in aluminum tolerance", National Natural Science Foundation of China. (2010) 1-14.

18. M. A. A. Gadallah, "Effect of indole-3-acetic and zinc on the growth, osmotic potential and soluble carbon and nitrogen components of soybean plants growing under water deficit", Journal of Arid Environments, 44 (2000) 451-467.
19. N. Goren, and S. Cag, "The effect of indole-3- acetic acid and benzyladenine on sequential leaf senescence on *Helianthus annuus* L. seedlings", Biotechnolg & Biotechnolg, EQ (2007) 322-328.
21. K. Grossmann, J. Kwiatkowski, and S. Tresch, "Auxin herbicides induce H_2O_2 overproduction and tissue damage in cleavers (*Galium aparine* L.)", Journal of Experimental Botany, 52 (2001) 1811-1816.
22. M. Hakala, I. Tuominen, M. Keranen, T. Tyystjarvi and E. Tyystjarvi, "Evidence for the role of the oxygen- evolving manganese complex in photo inhibition of photo system II", Biochemica et Biophysica Acta, 1706 (2005) 68-80.
23. G. K. Handique, and A. K. Handique, "Proline accumulation in lemon grass (Cymbopogon flexuosus stapf.) due to heavy metal stress", Journal Environmental Biology, 30 (2009) 299-302.
24. R. L. Heath, and L. Packer, "Photoperoxidation in isolated chloroplast. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation", Archives of Biochemistry and Biophysics, 125 (1968) 850-857.
25. J. A. Hellubus, and J. S. Craigie, "Hand book of physiological methods", Physiological and Biochemical methods, Cambrige University Press (1978).
26. W. J. Horst, Y. Wang, and D. Eticha, "The role of the root apoplast in aluminum-induced inhibition of root elongation and in aluminum resistance of plant: a review", Annlas of Botany, 106 (2010) 185-197.
27. S. Ivanov, V. Alexieva, and E. Karanov, "Interaction between sub- herbicide concentration of 2,4-D and high temperatures in young pea (*Pisum Sativum* L.) plants", Biologie Physiologie des Plants, 10 (2002) 73-78
28. H.X. Jiang, L. S. Chen, J. G. Zheng, S. Han, N. Tang, and B. R. Smith, "Aluminum- induced effect on photosystem II photochemistry in citrus leave assessed by the chlorophyll a fluorescence transient", Tree Physiology 28 (2008) 1868-1871.

[Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-02]

29. R. John, P. Ahmad, K. Gadgil, S. Sharma, "Heavy metal toxicity: effect on plant growth, biochemical parameters and metal accumulation by *Brassica juncea* L.", International Journal of Plant Production 3(2009) 65-76.

30. P. B. Kavikishor, S. Sangam, R. N. Amrutha, P. Sri laximi, K. R. Naidu, K. R. S. S. Rao, and S. Roa, K. J. Reddy, P. Therippan, and N. Sreenivasulu, "Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: Its implications in plant growth and abiotic stress tolerance: a review", Current Science, 88 (2005) 424-438.

31. R. A. Khavari-Nejad, "Carbon dioxide enrichment preconditioning effect on chlorophyllus contents and photosynthetic efficiency in tomato plants", Photosynthetica, 20 (1986) 315-317.

32. R. A. Khavari-Nejad, "Growth of tomato plants in different oxygen concentrations", Photosynthetica, 14 (1980) 326-336.

33. L. V. Kochian, "Cellular mechanism of aluminum toxicity and resistant in plants:a review", Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 46 (1995) 237-260.

34. M. Kollemeier, H. H. Felle, and W. J. Horst., "Genotypical difference in aluminum resistance of maize are expressed in the distal part of the transition zone. Is reduced basipetal auxin flow involved in inhibition of root elongation by aluminum?", Plant Physiology122 (2000) 945-95.

35. W. J Horst, Y. Wang, and D. Eticha, "The role of the root apoplast in aluminum–induced inhibitioof root elongation and in aluminum resistance of plants: a review", Annals of Botany 106 (2010) 185-197.

36. N. Lavid, A. Schwartz, O. Yarden, and E. Tel-Or, "The involvement of polyphenols and peroxidase activities in heavy- metal accumulation by epidermal glands of the waterlily (Nympheaceae)", Planta. 212 (2001) 323-331.

37. L. B.Pereira, L. A. Tabaldi, J. F. Goncalves, G. O. Jucoski, M. M. Pauletto, S. N. weis, F. T. Nicoloso, D. Borher, J. B. T. Rocha and M. R. C. Schetinger, "Effect of aluminum on –amino levulinic acid dehydroatase (ALA-D) and the development of cucumber (*Cuccumis sativus*) Environmental and Experimental Botany", 57 (2006) 06-115.

38. H. K. Lichtenthaler, "Chlorophylls and carotenoids of photosynthetic biomembrans", Academic Press New York (1987).

[Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-02]

39. T. Loboda, and E. Wolejko, "Effect of pH and Al^{3+} concentration on growth of spring brewer's barley", Agronomy Research 4 (2006) 517-529.

41. J. F. Ma, S. Taketa, and Z. M. Yang, "Aluminum tolerance genes on the short arm of chromosome 3R are linked to organic acid release in triticale", Plant Physiology, 122 (2000) 687-694.

42. L. P. Manavalan, S. K. Guttikonda, L.S. Tran, H.T. Nquyen, "Physiological and molecular approaches to improve drought resitance in soybean", Plant Cell Physiology, 50 (2009) 1260-1276.

43. E. Marre, G. Forti, and B. K. Gaur, "Metabolic responses to auxin. V. dissociation by carbon monoxide of effects of indole acetic acid on growth and respiration", Plant Physiology, 35 (1959) 45-48.

44. B. Meriga, B. K. Reddy, K. R. Raol, L. A. Reddy, and P. B. Krishor, "Aluminum- induced production of oxygen radicals, lipid peroxidation and DNA damage in seedings of rice (*Oryza sativa*)", Journal of Plant Physiology, 161 (2004) 63-68.

45. A.Michalak, "Phenolic compounds and their antioxidant activity in plants growing under heavy metal Stress", Polish Journal of Environmental Studies, 15 (2006) 523-530.

46. I. M. Moller, P. E. Jensen, A. Hansson, "Oxidative modificationto cellular components in plants", Annu Rev Plant Biology, 58 (2007) 459-481.

47. P. Obrien, A. G. Siraki, and N. Shangari, "Aldehyde sources, metabolism, molecular toxicity mechanisms and possible effects on human health", Critical Reviews in Toxicology, 35 (2005) 609-662.

48. M. A. Ohto, S. Hayashi, S. Sawa, A. Hashimoto-ohta, and K. Nakamura, "Involvement of HLS_1 in sugar and auxin signaling in *Arabidopsis* leaves", Plant & Cell Physiology, 47 (2006) 1603-1611.

49. J. M. Palma, L. M. Sandalio, F. J.Corpas, M. C. Romero-Puertas, I. M cCarthy, and L. A. del Rio, "Plant proteases, PROTEIN protein degradation and oxidative stress: role of peroxisomes", Plant Physiology and Biochemistry, 40 (2002) 521-530.

50. H. P. Peixoto, F. M. Da Matta, and J. C. Da Matta, "Responses of the photosynthetic apparatus to aluminum stress in tow sorghum cultivars", Journal of Plant Nutrition, 25 (2002) 821-832.

[Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-02]

51. L. B. Pereira, L. A. Tabaldi, J. F. Goncalves, G. O. Jucoski, M. M. Pauletto, S. N. Weis, F. T. Nicoloso, D. Borher, J. B. T. Rocha and M. R. C. Schetinger, "Effect of aluminum on-amino levulinic acid dehydratase (ALA-D) and the development of cucumber (*Cuccumis sativus*) Environmental and Experimental Botany", 57 (2006)106-115.

52. S. Radic, M. Babic, D. Skobic, V. Roje, and B. Pevalek-Kozlina, "Ecotoxicological effects of aluminum and zinc on growth and antioxidants in *Lemna minor* L. Ecotocicolgy and Environmental Safety", 73 (2010) 336-342.

53. J. A. Sacher, "Senescence: Action of auxin and kintin in control RNA and protein systhesis in subcellualr fractions of bean endocarp", Plant Physiology, 42 (1967) 1334-1342.

54. J. A. Sacher, and S.O. Salminen, "Comparative studies of effect of auxin on permeability and synthesis of RNA and protein", Plant Physiology, 44 (1969) 1371-1377.

55. L. J. M. Santiago, R. P. Louro, D. E. De Oliveira, "Compartmentation of phenolic compounds and phenylalanine ammonia-lyase in leaves of *Phyllanthus tenellus* Roxb. and their induction by copper sulphate", Annals of Botany, 86 (2000) 1023-1032.

56. H. Schutzendubel, and A. Polle, "Plant responses to abiotic stresses: heavy metal-induced oxidative stress and protection by mycorrhization", Journal of Experimental Botany, 53 (2002) 1351-1365

57. I. H. Shamsi, K. Wei, G. Jilani, G. P. Zhang, "Interactions of cadmium and aluminum toxicity in their effect on growth and physiological parameters in soybean", Journal of Zhejiang University Science B. 8 (2007) 181-188.

58. S. S. Sharma, and K. Dietza, "The significance amino acids and amino acid-derived molecules in plant responces and adaptation to heavy metal stress", Journal of Experimental Botany, 57 (2006) 711-726.

59. H. Shen, L. F. He, T. Sasaki, Y. Yamamoto, S. J. Zheng, A. Ligaba, X. L. Yan, S. J. Ahn, M. Yamaguchi, H. Sasakakawa, and H. Matsumoto, "Citrat secretion coupled with the modulation of soybean root tip under Aluminum stress", Plant Physiology, 138 (2005) 287-296.

60. A. M. Shraiy, and A. M. Hegazi, "Effect of acetyl salicylic acid, Indole-3-Butric acid and gibberrlic acid on plant growth and yield of pea (*Pisum Sativum* L.)", Australian Journal of Basic and Applied Sciences, 3 (2009) 3514-3523.

[Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-02]

61. E. Pinto, T. C. S. Sigaud-Kutner, M. A. S. Leitao, and O. K. Okamoto, D.Morse, P. Colepicolo,"Heavy metal-induced oxidative stress in algae", Journal of Phycology, 39 (2003) 1008-1018.

62. S. Siripornadulsil, S. Traina, D. P. S. Verma, and R.T. Sayre, "Molecular mechanisms of proline- mediated tolerance to toxic heavy metals in transgenic microalgae", The Plant Cell, 14 (2002) 1-11.

63. M. Somogyi, "Journal of Biological Chemistry", (1952) 200-245.

64. P. Sun, Q. Y. Tian, J. Chen, and W. H. Zhang, "Aluminium-induced inhibition of root elongation in Arabidopsis is mediated by ethylene and auxin", Journal of Experimental Botany, 61 (2010) 347- 356.

65. R. Swarup, P. Perry, D. Hagenbeek, D. V. D. Straeten, S. T. Beemster, G. Sandberg, R. Bhalerao, K. Ljung, and M. J. Bennett, "Ethylene upregulates auxin biosynthesis in *Arabidopsis* seedlings to Enhance lnhibition of root cell elongation", The Plant Cell, 19 (2007) 2186- 2196.

66. Z. Tohidi-Moghadam, A. Baghizadeh, and S. Enteshari, "The effects of aluminium and phosphorous on *Brassica napus*", American-Eurasian Journal of Enveronmental Science, 6 (2009) 137-142.

67. D. J. Watson, "The physiological basi of variation in yield", Advance Agronomy, 4 (1952) 101-145.

68. P. E. Weatherley."Studies in the water relations of the cotton plant: I-the field measurement of water deficits in leaves", New Phytologist, 49 (1950) 81-97

69. L. E. Williams, J. K. Pittman, J.L. Hall, "Emerging mechanisms for heavy metal transport in plants", Biochemica et Biophysica Acta,1465 (2000) 104-126.

70. B. Winkel-Shirey, "Biosynthesis of flavonoids and effects of stress", Current Opinion in Plant Biology, 5 (2002) 218-223.

71. L. Yin, J. Mano, S. Wang, W. Tsuji, K. Tanaka, "The involvement of lipid peroxide-derived aldehydes in aluminum toxicity of Tobacco roots", Plant Physiology, 152 (2010) 1406-1417.

72. F. K. Zengin, and O. Munzuroglu, "Effect of some heavy metales on contents of chlorophyll, proline and some antioxidant chemicals in Bean (*Phaseolus Vulgaris* L.) seedlings", Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica, 47/2 (2005) 157- 164

[Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-02]

73- 74. X. B. Zhang, P. Liu, Y. S. Yang, and G. D. XU, "Effect of Al in soil on photosynthesis and related morphological and physiological characteristics of two soybean genotypes", Botanical Studies, 48 (2007) 435-444.

74. X. B. Zhang, P. Liu, Y. S. Yang, and G. D. XU, "Effect of Al in soil on photosynthesis and related morphological and physiological characteristics of two soybean genotypes", Botanical studies, 48 (2007) 435-444.

ضمیمه‌ها:

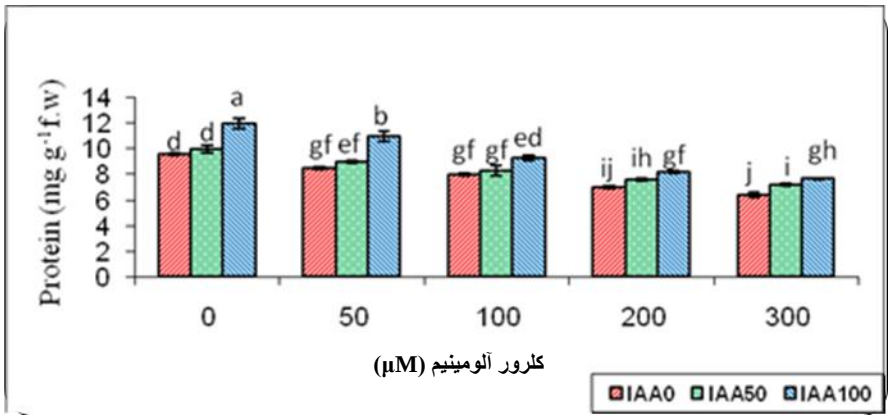
جدول ۱. میزان فتوسنتز، تنفس و نقطهٔ جبران CO_2 در تیمارهای مختلف کلرور آلومینیوم و ایندول استیک اسید در گیاه سویا. داده‌ها $\bar{X} \pm SE$ را نشان می‌دهند. حروف غیرمشابه نشان‌دهندهٔ تفاوت معنی‌دار در سطح P<۰/۰۵ است

$AlCl_3$ (µM)	IAA (µM)	فتوسنتز (μ mol CO_2 m^{-2} s^{-1})	تنفس (μ mol CO_2 m^{-2} s^{-1})	نقطه جبران CO_2 ($\mu l\ l^{-1}$)
	۰	۳/۲۲±۰/۰۴^{a}	۰/۲۷±۰/۰۱^{j}	۳۷/۶۹±۰/۳۹^{o}
۰	۵۰	۲/۷۵± ۰/۰۵^{b}	۰/۳۲±۰/۰۱^{i}	۴۱/۳۶±۰/۳۶^{n}
	۱۰۰	۲/۱۴± ۰/۰۳^{c}	۰/۳۳±۰/۰۱^{i}	۴۷/۴۶±۰/۵۰^{l}
	۰	۲/۲۱± ۰/۰۴^{c}	۰/۳۶±۰/۰۱^{h}	۴۵/۵۰±۰/۴۶^{m}
۵۰	۵۰	۱/۸۸± ۰/۰۵^{d}	۰/۴۰±۰/۰۲^{g}	۵۷/۳۳±۰/۴۴^{k}
	۱۰۰	۱/۳۱±۰/۰۵^{f}	۰/۴۲±۰/۰۱^{g}	۶۵/۴۷±۰/۴۶^{i}
	۰	۱/۵۱± ۰/۰۳^{e}	۰/۴۵±۰/۰۱^{f}	۶۲/۴۴±۰/۴۵^{j}
۱۰۰	۵۰	۱/۵۲± ۰/۰۵^{e}	۰/۴۹±۰/۰۱^{e}	۷۸/۳۴±۰/۴۳^{h}
	۱۰۰	۱/۰۲± ۰/۰۵^{g}	۰/۵۲±۰/۰۱^{i}	۸۳/۳۶±۰/۳۹^{g}
	۰	۱/۴۳± ۰/۰۴^{e}	۰/۵۱±۰/۰۶^{ed}	۸۹/۳۶±۰/۳۲^{f}
۲۰۰	۵۰	۱/۳۲± ۰/۰۴^{f}	۰/۵۶±۰/۰۱^{c}	۹۵/۳۴±۰/۳۹^{e}
	۱۰۰	۰/۷۱± ۰/۰۵^{h}	۰/۵۸±۰/۰۱^{cb}	۱۰۵/۴۱±۰/۳۶^{d}
	۰	۱/۲۵± ۰/۰۳^{f}	۰/۶۰±۰/۰۱ ۶^{b}	۱۰۸/۴۱±۰/۴۵^{c}
۳۰۰	۵۰	۱/۱۲± ۰/۰۳^{g}	۰/۶۵±۰/۰۵^{g}	۱۱۵/۵۲±۰/۴۳^{b}
	۱۰۰	۰/۶۲±۰/۰۴^{h}	۰/۶۷±۰/۰۱^{g}	۱۱۹/۵۲±۰/۵۵^{a}

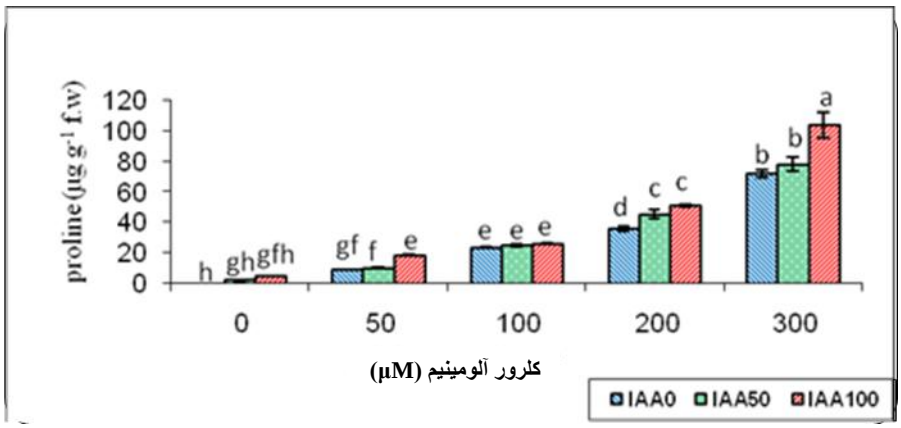
جدول ۲. میزان کلروفیل*a*، کلروفیل*b*، کلروفیل کل (*a*+*b*) و کاروتنوئیدها در تیمارهای مختلف کلرور آلومینیوم و ایندول استیک اسید در گیاه سویا. داده‌ها $\bar{X} \pm SE$ را نشان می‌دهند. حروف غیرمشابه نشان‌دهندهٔ تفاوت معنی‌دار در سطح P<۰/۰۵ است

$AlCl_3$(µM)	IAA(µM)	کلروفیل*a* (mg g^{-1} f.w)	کلروفیل*b* (mg g^{-1} f.w)	کلروفیل کل (*a*+*b*) (mg g^{-1} f.w)	کاروتنوئیدها (mg g^{-1} f.w)
	۰	۱/۶۲± ۰/۱۰^{b}	۱/۷۶±۰/۰۸^{b}	۳/۴۰±۰/۰۹^{b}	۰/۸۵۷±۰/۰۱^{fe}
۰	۵۰	۱/۱۶± ۰/۰۵^{d}	۰/۶۹±۰/۰۲^{e}	۱/۸۶±۰/۰۵^{e}	۰/۴۴۰±۰/۰۲^{d}
	۱۰۰	۰/۶۱± ۰/۰۴^{f}	۰/۶۴±۰/۰۱^{e}	۱/۲۵±۰/۰۱^{g}	۰/۳۵۷±۰/۰۱^{de}
	۰	۲/۴۶± ۰/۱۰^{a}	۲/۰۱±۰/۰۵^{a}	۴/۴۷±۰/۱۲^{a}	۰/۹۱۱±۰/۰۵^{a}
۵۰	۵۰	۱/۲۸± ۰/۰۳^{d}	۰/۹۱±۰/۰۲^{d}	۲/۲۰±۰/۰۳^{d}	۰/۴۶۰±۰/۰۰^{ba}
	۱۰۰	۰/۸۳±۰/۰۲^{e}	۰/۶۵±۰/۰۷^{e}	۱/۴۸±۰/۰۲^{f}	۰/۴۰۲±۰/۰۴^{dc}
	۰	۱/۴۴± ۰/۰۳^{c}	۱/۰۹±۰/۰۵^{c}	۰/۵۴±۰/۰۵^{c}	۰/۸۰۰±۰/۰۲^{f}
۱۰۰	۵۰	۰/۹۵± ۰/۰۱^{e}	۰/۶۵±۰/۰۲^{e}	۱/۶۱±۰/۰۴^{f}	۰/۴۰۷±۰/۰۷^{dc}
	۱۰۰	۰/۴۲± ۰/۰۱^{g}	۰/۵۹±۰/۰۲^{fe}	۱/۰۱±۰/۰۳^{h}	۰/۳۵۰±۰/۰۲^{de}
	۰	۱/۶۲± ۰/۱۰^{b}	۱/۷۶±۰/۰۸^{b}	۳/۴۰±۰/۰۹^{b}	۰/۸۵۷±۰/۰۱^{fe}
۲۰۰	۵۰	۱/۱۶± ۰/۰۵^{d}	۰/۶۹±۰/۰۲^{e}	۱/۸۶±۰/۰۵^{e}	۰/۴۴۰±۰/۰۲^{d}
	۱۰۰	۰/۶۱± ۰/۰۴^{f}	۰/۶۴±۰/۰۱^{e}	۱/۲۵±۰/۰۱^{g}	۰/۳۵۷±۰/۰۱^{de}
	۰	۲/۴۶± ۰/۱۰^{a}	۲/۰۱±۰/۰۵^{a}	۴/۴۷±۰/۱۲^{a}	۰/۹۱۱±۰/۰۵^{a}
۳۰۰	۵۰	۱/۲۸± ۰/۰۳^{d}	۰/۹۱±۰/۰۲^{d}	۲/۲۰±۰/۰۳^{d}	۰/۴۶۰±۰/۰۰^{ba}
	۱۰۰	۰/۸۳±۰/۰۲^{e}	۰/۶۵±۰/۰۷^{e}	۱/۴۸±۰/۰۲^{f}	۰/۴۰۲±۰/۰۴^{dc}

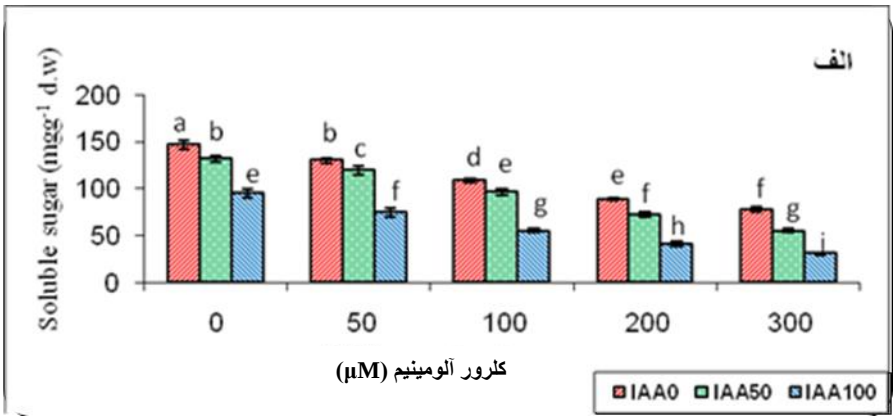
[Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-02]



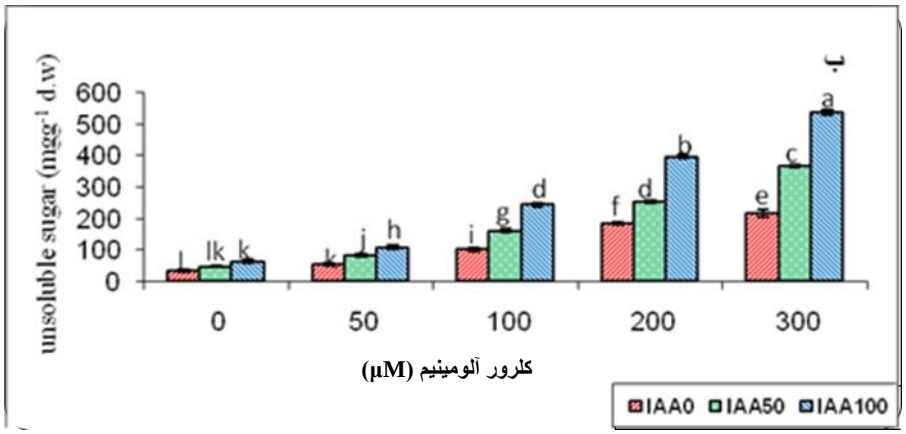
شکل ۱. اثر متقابل آلومینیوم و ایندول استیک‌اسید بر میزان پروتئین در گیاه سویا. داده ها $\bar{X} \pm SE$ را نشان می‌دهند. حروف غیرمشابه نشان‌دهندهٔ تفاوت معنی‌دار در سطح P<۰/۰۵ است



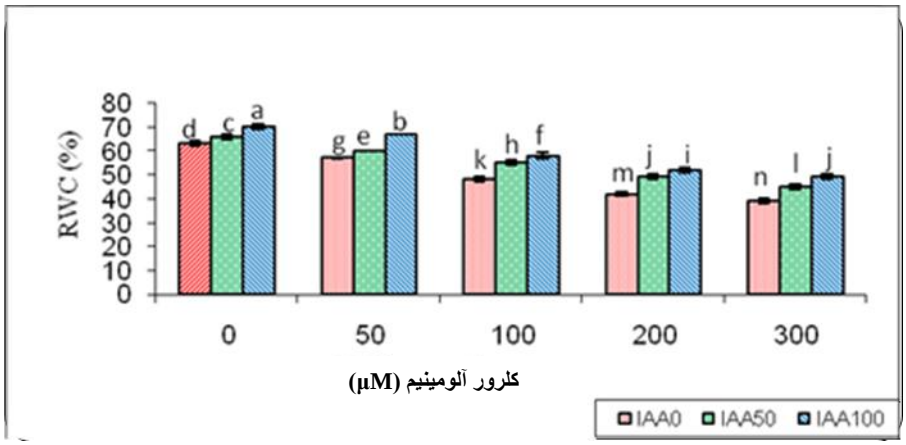
شکل ۲. اثر متقابل آلومینیوم و ایندول استیک‌اسید بر تغییرات میزان پرولین در گیاه سویا. داده ها $\bar{X} \pm SE$ را نشان می‌دهند. حروف غیرمشابه نشان‌دهندهٔ تفاوت معنی‌دار در سطح P<۰/۰۵ است



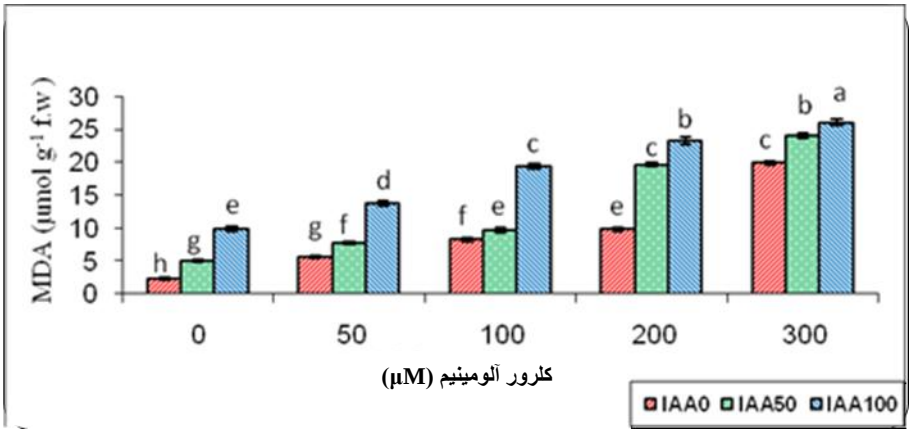
[Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-02]



شکل ۳. اثر متقابل آلومینیوم و ایندول استیک‌اسید بر تغییرات میزان قندهای محلول الف) و قندهای نامحلول ب) در گیاه سویا. داده‌ها $\bar{X} \pm SE$ را نشان می‌دهند. حروف غیرمشابه نشان‌دهندهٔ تفاوت معنی‌دار در سطح P<۰/۰۵ است



شکل ۴. اثر متقابل آلومینیوم و ایندول استیک‌اسید بر تغییرات RWC در گیاه سویا. داده‌ها $\bar{X} \pm SE$ را نشان می‌دهند. حروف غیرمشابه نشان‌دهندهٔ تفاوت معنی‌دار در سطح P<۰/۰۵ است



شکل ۵. اثر متقابل آلومینیوم و ایندول استیک‌اسید بر تغییرات میزان MDA در گیاه سویا. داده‌ها $\bar{X} \pm SE$ را نشان می‌دهند. حروف غیرمشابه نشان‌دهندهٔ تفاوت معنی‌دار در سطح P<۰/۰۵ است

[Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-02]