



دانشکده علوم

گروه زیست شناسی

پایان نامه جهت اخذ درجه کارشناسی ارشد

(گرایش فیزیولوژی گیاهی)

پاسخ های فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و آناتومیکی دو رقم یونجه
Medicago sativa L.) تحت تنش های خشکی و تشعشعات UV-B

محقق:

نسرین رفیع نیا

اساتید راهنما:

دکتر رشید جامعی

دکتر سیاوش حسینی سرفین

شهریور ماه ۱۳۹۱

حق چاپ و نشر این اثر برای دانشگاه ارومیه محفوظ است

بِسْمِ اللَّهِ الرَّحْمَنِ الرَّحِيمِ

تقدیر و تشکر:

با تشکر از همکاری و مساعدت اساتید راهنمای بزرگوارم:

جناب آقای دکتر جامعی و جناب آقای دکتر حسینی

و سایر اساتید محترم گروه زیست شناسی

و تمام دوستان عزیز و همه کسانی که در طول این مدت اینجانب را مساعدت نمودند

تقدیم به:

پدر و مادر عزیزم که، همواره در راه رسیدن به موفقیت مرا یاری کرده اند،

خواهر و برادر عزیزتر از جانم

و تمام عزیزانی که دوستان دارم

فهرست مطالب

عنوان

صفحه

چکیده.....	۱
فصل اول: کلیات.....	۲
۱- مقدمه.....	۳
۱-۱- تنش.....	۳
۲-۱- تنش خشکی.....	۳
۳-۱- اثرات تنش خشکی.....	۳
۱-۳-۱- اثرات مکانیکی تنش.....	۳
۱-۳-۲- تاثیر بر روی روابط آبی گیاه.....	۴
۱-۳-۳- تاثیر بر روی ارتباطات غذایی.....	۴
۱-۳-۴- تاثیر بر روی فتوسنتز.....	۵
۴-۱- پاسخ گیاهان در شرایط تنش (خشکی).....	۵
۱-۴-۱- پاسخ های طولانی مدت.....	۵
۱-۴-۱-۱- تغییرات بیوشیمیایی.....	۵
۱-۴-۱-۲- تغییرات رشدی.....	۶
۱-۴-۲- پاسخ های کوتاه مدت.....	۷
۵-۱- تنش UV-B.....	۷
۱-۵-۱- لایه ی ازن استراتوسفر.....	۷
۱-۵-۲- دلایل تخریب لایه ی ازن.....	۸

- ۸-۳-۵-۱- تشعشعات ماورای بنفش.....۸
- ۸-۴-۵-۱- تاثیر اشعه ی UV روی گیاهان.....۸
- ۹-۱-۴-۵-۱- اثرات مستقیم UV-B روی گیاهان.....۹
- ۹-۱-۴-۵-۱- تاثیر اشعه ی UV-B روی اسیدهای نوکلئیک.....۹
- ۹-۲-۴-۵-۱- تاثیر اشعه ی UV-B روی لیپیدها.....۹
- ۹-۳-۴-۵-۱- تاثیر اشعه ی UV-B روی آمینواسیدها و پروتئین ها.....۹
- ۱۰-۲-۴-۵-۱- اثرات غیر مستقیم UV-B روی گیاهان.....۱۰
- ۱۰-۵-۵-۱- سازوکار دفاعی گیاهان در برابر اشعه ی UV-B.....۱۰
- ۱۰-۶-۱- تنش اکسیداتیو.....۱۰
- ۱۱-۱-۶-۱- عملکرد گیاهان در شرایط تنش اکسیداتیو.....۱۱
- ۱۱-۱-۶-۱- آنزیم کاتالاز (CAT).....۱۱
- ۱۱-۲-۶-۱- آنزیم آسکوربات پراکسیداز (APX).....۱۱
- ۱۱-۳-۶-۱- آنزیم گلوکاتایون ردوکتاز (GR).....۱۱
- ۱۱-۷-۱- برهم کنش بین تنش خشکی و اشعه ی UV-B.....۱۱
- ۱۲-۸-۱- گیاه یونجه.....۱۲
- ۱۲-۱-۸-۱- ریخت شناسی یونجه.....۱۲
- ۱۲-۲-۸-۱- ارقام مختلف یونجه.....۱۲
- ۱۳-۳-۸-۱- طبقه بندی علمی یونجه.....۱۳
- ۱۴-۴-۸-۱- کشاورزی یونجه.....۱۴
- ۱۴-۵-۸-۱- خواص دارویی یونجه.....۱۴

۱۴	۶-۸-۱- مواد معدنی و پروتئین ها
۱۴	۹-۱- هدف
۱۵	فصل دوم: مواد و روش ها
۱۶	۱-۲- شرایط رشد گیاهان
۱۶	۲-۲- اعمال تیمار
۱۶	۳-۲- اندازه گیری طول ریشه، اندام هوایی، وزن تر ریشه و اندام هوایی
۱۷	۴-۲- اندازه گیری سطح برگ
۱۷	۵-۲- محتوای نسبی آب گیاه (RWC)
۱۷	۶-۲- اندازه گیری میزان رنگیزه های کلروفیل و کاروتنوئید
۱۷	۷-۲- سنجش میزان پرولین
۱۸	۸-۲- اندازه گیری میزان قندهای محلول
۱۸	۹-۲- اندازه گیری محتوای آنتوسیانین
۱۸	۱۰-۲- تعیین میزان فنل کل
۱۹	۱۱-۲- اندازه گیری میزان جذب فلاونوئیدها
۱۹	۱۲-۲- استخراج عصاره ی گیاهی برای سنجش فعالیت آنزیم ها
۱۹	۱-۱۲-۲- سنجش فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز
۱۹	۲-۱۲-۲- سنجش فعالیت آنزیم کاتالاز
۲۰	۳-۱۲-۲- سنجش فعالیت آنزیم گلوکاتایون ردوکتاز
۲۰	۴-۱۲-۲- سنجش فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز
۲۰	۱۳-۲- بررسی های آناتومیکی ساختار ریشه، ساقه و برگ

- ۲۰..... ۲-۱۳-۱- مراحل رنگ آمیزی.....
- ۲۱..... ۲-۱۴- آنالیز آماری داده ها.....
- ۲۲..... فصل سوم نتایج.....
- ۲۳..... ۳- نتایج.....
- ۲۳..... ۳-۱- میزان طول ریشه و اندام هوایی.....
- ۲۵..... ۳-۲- میزان وزن تر ریشه و اندام هوایی.....
- ۲۶..... ۳-۳- میزان وزن خشک ریشه و اندام هوایی.....
- ۲۷..... ۳-۴- میزان سطح برگ.....
- ۲۷..... ۳-۵- محتوای نسبی آب برگ (RWC).....
- ۲۸..... ۳-۶- محتوای کلروفیل a، b و کاروتنوئید.....
- ۲۸..... ۳-۶-۱- محتوای کلروفیل a.....
- ۲۸..... ۳-۶-۲- محتوای کلروفیل b.....
- ۲۸..... ۳-۶-۳- محتوای کاروتنوئید.....
- ۳۰..... ۳-۷- میزان پرولین ریشه و اندام هوایی.....
- ۳۱..... ۳-۸- میزان قند ریشه و اندام هوایی.....
- ۳۲..... ۳-۹- محتوای آنتوسیانین برگ.....
- ۳۲..... ۳-۱۰- میزان جذب فلاونوئیدها.....
- ۳۳..... ۳-۱۱- محتوای فنل کل.....
- ۳۴..... ۳-۱۲- میزان فعالیت آنزیم کاتالاز.....
- ۳۵..... ۳-۱۳- میزان فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز.....

۳۶	۳-۱۴ - میزان فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز
۳۷	۳-۱۵ - میزان فعالیت آنزیم گلوکاتایون ردوکتاز
۳۸	۳-۱۶ - قطر ساقه
۳۸	۳-۱۷ - قطر ریشه
۳۹	۳-۱۸ - ضخامت برگ و رگبرگ میانی
۳۹	۳-۱۹ - تراکم سلول های روزنه
۴۰	۳-۲۰ - تراکم سلول های اپیدرمی
۴۱	۳-۲۱ - شاخص روزنه ای
۴۷	فصل چهارم: بحث
۴۸	۴- بحث
۴۸	۴-۱ - طول ریشه و اندام هوایی
۴۸	۴-۲ - وزن تر و خشک ریشه و اندام هوایی
۴۹	۴-۳ - محتوای نسبی آب برگ
۴۹	۴-۴ - سطح برگ
۴۹	۴-۵ - رنگیزه های فتوسنتزی
۵۰	۴-۶ - پرولین
۵۰	۴-۷ - محتوای قندهای محلول
۵۱	۴-۸ - محتوای آنتوسیانین برگ
۵۱	۴-۹ - محتوای فنل کل و فلاونوئیدها
۵۲	۴-۱۰ - فعالیت آنزیم کاتالاز

۵۲	۱۱-۴- فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز.....
۵۳	۱۲-۴- فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز.....
۵۳	۱۳-۴- فعالیت آنزیم گلوکاتایون ردوکتاز.....
۵۴	۱۴-۴- ضخامت ریشه، ساقه، برگ و رگبرگ میانی.....
۵۴	۱۵-۴- تراکم و شاخص روزنه ای.....
۵۴	۱۶-۴- تراکم سلول های اپیدرمی.....
۵۵	۱۷-۴- نتیجه گیری.....
۵۶	۵- پیشنهادات.....
۵۷	۶- پیوست ها.....
۵۹	۷- منابع.....
۷۱	Abstract.....

فهرست شکل ها و نمودارها

شکل ها

۱۳	شکل ۱-۱- تصویر گیاه یونجه.....
۲۴	شکل ۱-۳- تغییرات طول ریشه و اندام هوایی در رقم اصفهانی یونجه.....
۲۴	شکل ۲-۳- تغییرات طول ریشه و اندام هوایی در رقم همدانی یونجه.....
۴۲	شکل ۳-۳- تغییرات قطر ساقه در گیاهان شاهد و کنترل دو رقم یونجه.....
۴۳	شکل ۴-۳- تغییرات قطر ریشه در گیاهان شاهد و تیمار دو رقم یونجه.....
۴۴	شکل ۵-۳- تغییرات ضخامت برگ در گیاهان شاهد و تیمار دو رقم یونجه.....
۴۵	شکل ۶-۳- تغییرات ضخامت رگبرگ در گیاهان شاهد و تیمار دو رقم یونجه.....

شکل ۳-۷- تغییرات تراکم روزه در گیاهان شاهد و تیمار دو رقم یونجه..... ۴۶

نمودارها

نمودار ۳-۱- تغییرات (الف) طول ریشه و (ب) اندام هوایی در گیاهان شاهد و تیمار دو رقم یونجه..... ۲۳

نمودار ۳-۲- تغییرات (الف) وزن تر اندام هوایی و (ب) ریشه در گیاهان شاهد و تیمار دو رقم یونجه..... ۲۵

نمودار ۳-۳- تغییرات وزن خشک (الف) ریشه و (ب) اندام هوایی در گیاهان شاهد و تیمار دو رقم یونجه..... ۲۶

نمودار ۳-۴- تغییرات سطح کلی برگ در گیاهان شاهد و تیمار دو رقم یونجه..... ۲۷

نمودار ۳-۵- تغییرات محتوای نسبی آب برگ (RWC) در گیاهان شاهد و تیمار دو رقم یونجه..... ۲۸

نمودار ۳-۶- تغییرات محتوای (الف) کلروفیل a، (ب) کلروفیل b و (ج) کاروتنوئید در گیاهان شاهد و تیمار دو رقم یونجه..... ۲۹

نمودار ۳-۷- تغییرات میزان پرولین (الف) ریشه و (ب) اندام هوایی در گیاهان شاهد و تیمار دو رقم یونجه..... ۳۰

نمودار ۳-۸- تغییرات میزان قند (الف) اندام هوایی و (ب) ریشه در گیاهان شاهد و تیمار دو رقم یونجه..... ۳۱

نمودار ۳-۹- تغییرات محتوای آنتوسیانین برگ گیاهان شاهد و تیمار دو رقم یونجه..... ۳۲

نمودار ۳-۱۰- تغییرات میزان جذب فلاونوئیدهای برگ در گیاهان شاهد و تیمار دو رقم یونجه..... ۳۳

نمودار ۳-۱۱- تغییرات محتوای فنل کل در گیاهان شاهد و تیمار دو رقم یونجه..... ۳۳

نمودار ۳-۱۲- تغییرات فعالیت آنزیم کاتالاز (الف) اندام هوایی و (ب) ریشه در گیاهان شاهد و تیمار دو رقم یونجه..... ۳۴

نمودار ۳-۱۳- فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز (الف) اندام هوایی و (ب) ریشه در گیاهان شاهد و تیمار دو رقم یونجه..... ۳۵

نمودار ۳-۱۴- تغییرات فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز (الف) اندام هوایی و (ب) ریشه در گیاهان شاهد و تیمار دو رقم یونجه..... ۳۶

نمودار ۳-۱۵- تغییرات فعالیت آنزیم گلوکاتایون ردوکتاز (الف) ریشه و (ب) اندام هوایی در گیاهان شاهد و تیمار یونجه..... ۳۷

نمودار ۳-۱۶- تغییرات قطر ساقه در گیاهان شاهد و تیمار دو رقم یونجه..... ۳۸

نمودار ۳-۱۷- تغییرات قطر ریشه در گیاهان شاهد و تیمار دو رقم یونجه..... ۳۸

- نمودار ۳-۱۸- تغییرات (الف) ضخامت برگ و (ب) رگبرگ میانی در گیاهان شاهد و تیمار دو رقم یونجه. ۳۹
- نمودار ۳-۱۹- تغییرات تراکم روزنه در گیاهان شاهد و تیمار دو رقم یونجه. ۴۰
- نمودار تغییرات تراکم سلول های اپیدرمی در گیاهان شاهد و تیمار دو رقم یونجه. ۴۰
- نمودار ۳-۲۱- تغییرات شاخص روزنه ای در گیاهان شاهد و تیمار دو رقم یونجه. ۴۱
- نمودار ۱: منحنی استاندارد برای تعیین غلظت فنل کل. ۵۷
- نمودار ۲: منحنی استاندارد برای تعیین غلظت پرولین. ۵۷
- نمودار ۳: منحنی استاندارد برای تعیین قندهای محلول. ۵۸

چکیده

از بین متغیرهای محیطی، تنش خشکی فاکتور مهمی است که بر روی پاسخ گیاهان به اشعه ی UV-B تاثیر می گذارد. موضوع تحقیق حاضر، مطالعه ی اثر تنش خشکی، اشعه ی UV-B و اثرات ترکیبی تنش های UV-B و خشکی بر روی دانه رست های دو رقم یونجه می باشد. گیاهان یونجه به مدت ۴۵ روز با دوره ی ۱۶ ساعت روشنایی و ۸ ساعت تاریکی و شدت نور $150 \mu \text{mol.m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ کشت داده شدند، سپس دانه رست های ۴۵ روزه به ۴ گروه تقسیم شدند: گروه کنترل و ۳ گروه برای مطالعه در شرایط تنش: UV-B، تنش خشکی با ۲۵٪ ظرفیت زراعی خاک و ترکیب تنش های خشکی و اشعه ی UV-B. نتایج نشان داد که طول ریشه و اندام هوایی، وزن تر ریشه و اندام هوایی، سطح کلی برگ، محتوای نسبی آب برگ، محتوای کلروفیل a، کلروفیل b و کاروتنوئید، ضخامت ساقه، برگ و رگبرگ میانی و فعالیت آنزیم گلوکاتایون ردوکتاز در شرایط خشکی، تحت تاثیر اشعه ی UV-B و یا ترکیب دو تنش در مقایسه با گیاهان شاهد اساساً کاهش یافتند. نتایج حاصل از اندازه گیری ترکیبات جاذب UV مانند آنتوسیانین، فلاونوئید، فنل و فعالیت آنزیم های پاداکسایشی مانند آسکوربات پراکسیداز، کاتالاز، گایاکول پراکسیداز و همچنین تراکم و شاخص روزنه ای نشان داد که این پارامترها تحت تاثیر اشعه ی UV-B و یا تنش خشکی افزایش نشان دادند. اندازه گیری پارامترهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی نشان داد که با این شرایط آزمایش، تنش خشکی نسبت به اشعه ی UV-B اثرات تنشی قویتری بر روی رشد دانه رست های دو رقم یونجه دارد.

کلمات کلیدی: گیاه یونجه، اشعه ی فرابنفش، آنزیم های پاداکساینده، تنش خشکی

فصل اول

کلیات

۱- مقدمه

۱-۱- تنش

شرایط نامناسب محیطی زنده و غیر زنده که زندگی موجودات زنده را تحت تاثیر قرار می دهد اصطلاحاً تنش نامیده می شود و به مقاومت موجودات زنده در برابر تنش های محیطی مقاومت به تنش گفته می شود (۲۴). در طبیعت عوامل محیطی زنده و غیر زنده ی زیادی در گیاهان می توانند ایجاد تنش کنند. عوامل محیطی غیر زنده به دو گروه عوامل فیزیکی و شیمیایی تقسیم می شوند. تنش های محیطی اثرات متعددی بر روی موجودات زنده می گذارند مثلاً تغییرات ایجاد شده به وسیله تنش بر روی رشد و تکوین گیاه اثر گذاشته و می تواند باعث مرگ اندام های گیاه و در نهایت مرگ گیاه شود و یا کمیت و کیفیت محصولات را تحت تاثیر قرار دهد. میزان کاهش محصول در شرایط تنش از ۶۵ تا ۸۲ درصد گزارش شده است. از فاکتورهای تنشی که می توانند باعث کاهش محصول شوند می توان به خشکی، شوری، گرما، اشعه ی UV-B و شرایط غرقابی اشاره کرد (۶۸).

۱-۲- تنش خشکی

خشکی یکی از شایع ترین و محدودکننده ترین عوامل رشد محصولات زراعی در نواحی خشک و نیمه خشک جهان محسوب می شود. خشکی از نظر یک هواشناس به عنوان یک دوره ی (مثلاً ۱۵ روزه) بدون باران قابل ملاحظه تعریف می شود. در کشاورزی خشکسالی عبارت است از یک دوره خشکی که نتیجه اش کاهش عملکرد در حد پایین تر از شرایط مناسب فراهمی آب است. از نظر یک فیزیولوژیست گیاهی خشکسالی چیزی فراتر از یک فقدان بارندگی است. از این منظور خشکسالی به صورت کاهش آب در دسترس خاک تعریف می شود که به صورت کاهش در میزان پتانسیل آب خاک شناسایی می شود (۷۵). به طور کلی شرایط، محیطی خاک یا هوا یا هر دو که مانع دستیابی گیاه به آب کافی جهت انجام اعمال حیاتی آن شود و تکرار آن به از دست دادن آب بافت های گیاه منجر شود خشکی گفته می شود (۱۳۱).

۱-۳- اثرات تنش خشکی

۱-۳-۱- اثرات مکانیکی تنش

ساختار غشای پلاسمایی در نتیجه ی وضعیت آبدار سلول است. اثرات مکانیکی خشکی زمانی که فشار تورگر در نتیجه ی از دست دادن آب سلول کاهش می یابد رخ می دهد. زمانی که آب سلول کاهش می یابد ساختار غشاها تغییر می کند و سر آبدوست فسفولیپیدهای غشا به همدیگر نزدیک شده و غشاها متراکم می شوند (مرحله ی ژلی). در این حالت، فسفولیپیدهای غشا انرژی جنبشی و حرکات جانبی و چرخشی کمتری در مقایسه با فاز کریستالی خواهند داشت. در نهایت حجم سلول

کاهش یافته و پلاسمولیز در سلول رخ می دهد. مناطقی که غشای پلاسمایی از دیواره ی سلول جدا می شود به تنهایی به پلاسمودسماتا چسبیده باقی می ماند، در این حالت غشای پلاسمایی و تونوپلاست کشیده شده که باعث پارگی غشای سلولی و یا تونوپلاست شده و در نهایت منجر به آزادسازی آنزیم های هیدرولیتیک می شود. این آنزیم ها باعث جداسازی مولکول های آلی از هم یا دیگر ترکیبات شده و سیتوپلاسم را اتولیز می کنند و در نهایت متابولیسم معمولی سلول مختل می شود (۷۰).

۱-۳-۲- تاثیر بر روی روابط آبی گیاه

محتوای نسبی آب گیاه (RWC^1)، پتانسیل آب برگ، مقاومت روزنه ای و دمای برگ از پارامترهای مهمی هستند که به روابط آبی گیاه وابسته هستند. محتوای نسبی آب برگ های گندم در مراحل ابتدایی تکوین زیاد است و سپس در برگ های بالغ و خشک شده کاهش می یابد. در گیاهان در شرایط خشکی، پتانسیل آب برگ، محتوای نسبی آب و سرعت تعرق کاهش می یابد (۱۲۴). در مطالعاتی بر روی *Hibiscus rosa-sinensis* کاهش محتوای نسبی آب، پتانسیل تورگر، هدایت روزنه ای و همچنین کاهش WUE در شرایط خشکی گزارش شده است (۳۶). گزارش ها نشان داده که در گیاهان یونجه ی تحت شرایط خشکی نسبت به گیاهان کنترل میزان WUE^2 بالاتر می باشد ولی در گوجه فرنگی تنش های فصلی خشکی اساساً میزان WUE را کاهش می دهد که منجر به کاهش رشد و بیومس می شود. به علاوه باز و بسته شدن روزنه ها به شدت تحت تاثیر تنش خشکی قرار می گیرد (۲۶۸۳).

۱-۳-۳- تاثیر بر روی ارتباطات غذایی

کاهش میزان آب در دسترس در گیاهان زراعی جذب عناصر غذایی و در نهایت غلظت های بافتی شان را کاهش می دهد. کاهش جذب عناصر غذایی معدنی می تواند نتیجه ای از کاهش در جذب عناصر غذایی یا کاهش جریان تعرق باشد، با این وجود گونه های گیاهی و حتی ژنوتیپ های یک گونه ممکن است در پاسخ به تغییر جذب عناصر معدنی در شرایط تنش متفاوت باشند. در کل، تنش خشکی باعث افزایش میزان نیتروژن و کاهش فسفر شده و هیچ اثری روی میزان پتاسیم ندارد. به طور کلی، نیازمندیهای آب و غذا با هم در ارتباط هستند. کودها کارایی گیاهان زراعی را در استفاده ی بهینه از آب افزایش می دهند. این موضوع نشان می دهد که ارتباط معنی داری بین رطوبت خاک و جذب عناصر غذایی وجود دارد. مطالعات نشان داده که گیاهان زراعی پاسخ های مثبتی به کوددهی در مناطق خشک و نیمه خشک نشان می دهند و بازده ی محصول با افزایش عناصر غذایی به خاک در شرایط تنش افزایش یافته است. در تابستان تنش خشکی با کم کردن میزان آب در دسترس گیاه و کاهش جریان تعرق، جذب و انتقال و دگرگورنش عناصر غذایی را کاهش می دهد و در نهایت بازده ی محصول را کاهش می یابد (۴۷).

¹ - Relative Water Content ^۲ - Water Use Efficiency ^۳ - Photosystem ^۴ - Antioxidant

۱-۳-۴- تاثیر بر روی فتوستنز

از اثرات مهم تنش خشکی، کاهش در میزان فتوستنز است که از کاهش سطح برگ، اختلال در سیستم های فتوستنزی، پیری زودرس برگ ها (از نتایج کم آبی در گیاهان) ناشی می شود. همچنین بسته شدن روزنه ها در طی خشکی که جذب دی اکسید کربن را در برگ ها محدود می کند نقش مهمی در کاهش فتوستنز دارد (۱۳۵). علاوه بر این موارد، تغییر در رنگیزه های سازگان نوری^۳، اختلال در فعالیت های چرخه ی کالوین، برهم خوردن توازن بین میزان تولید گونه های واکنشگر اکسیژن و سیستم دفاع پاداکسایشی^۴ نیز که باعث تجمع ROSها و خسارت های ناشی از آن می شود در کاهش میزان فتوستنز در شرایط خشکی نقش دارند (۱۱ و ۱۳ و ۱۴ و ۱۶). گیاهان ۹۹ درصد آب جذب شده بوسیله ی ریشه را طی تعرق از دست می دهند و تنها از ۱ درصد برای فعالیت های دگرگهرشی استفاده می کنند.

آب از منابع مهم الکترون برای رنگیزه های سازگان نوری ۲ در واکنش های نوری فتوستنز می باشد بنابراین آب برای واکنش های فتوستنز مداوم لازم و ضروری می باشد و با از دست دادن آب تنظیمات نرمال سلولی مختل شده و ادامه پیدا نمی کند (۱۱۴). کلروفیل یکی از مهمترین ترکیبات سلولی برای عمل فتوستنز است و بین محتوای نسبی کلروفیل و سرعت فتوستنز یک ارتباط مثبت و معنی داری وجود دارد. کاهش محتوای کلروفیل در شرایط خشکی از نشانه های مشخص تنش اکسیداتیو است. هم کلروفیل a و هم کلروفیل b تحت تاثیر تنش خشکی خاک قرار می گیرند (۳۷).

۱-۴-۱- پاسخ گیاهان در شرایط تنش (خشکی)

در پاسخ به تنش خشکی گیاهان سازوکارهای متعدد و پیشرفته ای برای افزایش مقاومت و همچنین حفظ و نگهداری آب در شرایط تنش دارند که این پاسخ ها به دو گروه پاسخ های کوتاه مدت و طولانی مدت تقسیم می شوند.

۱-۴-۱-۱- پاسخ های طولانی مدت

در طول تنش خشکی، گیاهان بایستی قادر به زندگی با محتوای آبی کم و حفظ حداقل مقدار آب از طریق جذب و نگهداری آن باشند. برای سازش با این شرایط، گیاهان فرآیندهایی با مصرف انرژی دارند که الگوی رشد و محتوای بیوشیمیایی گیاهان را تغییر می دهد.

۱-۴-۱-۱- تغییرات بیوشیمیایی

وقتی میزان آب در دسترس گیاه کاهش می یابد، گیاهان برای اینکه بتوانند تا حد امکان آب را حفظ کرده و یا اینکه جذب آب از هر جای ممکن را امکان پذیر کنند بیوشیمی خود را تغییر می دهند. در طول تنش خشکی، گیاهان تولید و تجمع اسمولیت های سازگار مثل قندها و آمینواسیدها را برای پایین آوردن پتانسیل اسمزی در سلول ها به منظور جذب راحت تر

آب و نگهداری آن افزایش می دهند. تعدادی از این ترکیبات به حفظ ساختار ماکرومولکول ها و جلوگیری از واسرشتگی^۱ آن کمک می کنند. گیاهان همچنین مقادیر بالایی از ABA^۲ را در طول تنش خشکی تولید می کنند که روی الگوی رشد و مقاومت گیاه اثر می گذارد. همچنین یک گروه از پروتئین ها که LEA^۳ پروتئین نامیده می شوند در طول تنش خشکی تولید می شوند. این پروتئین ها آبدوست، محلول و غنی از گلیسین هستند که به نظر می رسد به وسیله ABA تنظیم می شوند. به نظر می رسد که این پروتئین ها مانند چاپرون ها عمل می کنند و نقش حفاظتی در فعالیت های آنزیمی دارند و از واسرشتگی پروتئین ها جلوگیری می کنند (۱۴۲). تعدادی از این پروتئین ها، خصوصیات شبه ریبوزومی دارند و با RNA در ارتباط اند (۴۶). همچنین در شرایط تنش، نگهداری فشار تورگر سلول ها به وسیله تنظیم اسمزی حاصل از تجمع پرولین، سوکروز، کربوهیدرات های محلول، گلیسین بتائین و... در سیتوپلاسم صورت می گیرد. در گیاهان گندم گزارش شده که افزایش میزان پرولین در مقاومت به تنش خشکی نقش مهمی دارد اما تجمع قندها به عنوان شناساگر بهتری نسبت به پرولین شناخته شده است (۷ و ۱۰). در بین این ترکیبات، پرولین به دلیل اهمیت قابل توجهی آن در مقاومت به تنش بیشتر مورد مطالعه قرار گرفته است. تجمع پرولین اولین پاسخ به تنش خشکی به منظور کاهش خسارت به سلول است. تنش خشکی منجر به افزایش قابل توجهی در میزان پرولین در گیاهان ذرت تحت شرایط تنش شد (۱۲). تجمع پرولین در شرایط تنش در بسیاری از گونه های گیاهی با مقاومت در شرایط تنش مرتبط است و عموماً غلظت آن در گیاهان مقاوم نسبت به گیاهان حساس بیشتر است و در حفظ و پایداری ساختارهای زیرسلولی و جاروب سازی رادیکال های آزاد نقش دارد (۱۵ و ۳۱). علاوه بر تجمع این ترکیبات، در شرایط تنش افزایش محتوای ABA در شرایط تنش خشکی در همه موجودات فتوسنتتیکی دیده شده است. مطالعات نشان داده که بیوسنتز ABA نه تنها در ریشه بلکه در سلول های میانبرگ، بافت های آوندی و همچنین روزه ها نیز وجود دارد. افزایش میزان ABA در برگ ها باعث بسته شدن روزه ها می شود اما افزایش سطح آن در ریشه ها باعث افزایش هدایت هیدرولیکی شده و نقل و انتقالات آب را در گیاه افزایش می دهد (۱۰۵). ABA از فیتول که یک کاروتنوئید ساخته شده از پیرووات و گلیسرآلدهید ۳- فسفات است ساخته می شود (۲۷).

۱-۴-۱-۲- تغییرات رشدی

در تنش خشکی محتوای نسبی آب گیاه (RWC) کاهش می یابد که باعث کاهش فشار تورگر سلول ها شده و سلول ها چروکیده می شوند. کاهش فشار تورگر سلول ها بر روی توسعه سلولی و در نهایت بر روی رشد کل گیاه اثر می گذارد. مطالعات نشان داده که ABA می تواند به عنوان یک سیگنال مولکولی برای کاهش سرعت رشد برگ در شرایط تنش خشکی در گیاه عمل کند (۱۳۶). کاهش رشد سلولی در Populous توسعه ی برگ را در شرایط تنش کاهش می دهد که این کاهش توسعه ی برگ، باعث کاهش تعرق و حتی منجر به ریزش برگ نیز می شود (۱۱۱). به منظور افزایش جذب آب در طی تنش

۱- Denaturation

۲- Abscisic Acid

۳- Late Embryogenesis Abundant

خشکی بسیاری از گیاهان رشد ریشه شان را افزایش می دهند. با افزایش رشد ریشه میزان سطح جذب آب بیشتر شده و آب از مناطق عمیق تر خاک جذب گیاه می شود این افزایش رشد ریشه در *Phoenix dactylifera* مشاهده شده است (۱۳۲).

۱-۴-۲- پاسخ های کوتاه مدت

پاسخ های حدالامکان سریع گیاهان به تنش خشکی اهمیت فراوانی دارد. یکی از این پاسخ های سریع گیاهان در شرایط تنش، بسته شدن روزنه هاست. روزنه شامل دو سلول نگهبان روزنه است که احاطه کننده ی منفذ روزنه هستند. زمانی که روزنه باز است آب طی تعرق از گیاه خارج می شود و دی اکسید کربن از طریق منفذ روزنه وارد گیاه می شود. در شرایط تنش برای کاهش آب خروجی از طریق تعرق، منفذ روزنه بسته می شود و کارایی مصرف آب (WUE) در گیاه افزایش می یابد (۳۷). سازوکارهای متعددی در بستن روزنه ها دخالت می کنند از جمله سیگنال های شیمیایی حاصل از بیوسنتز ABA. افزایش میزان ABA، همچنین هدایت هیدرولیکی و نقل و انتقالات آب را در ریشه و گزلبم افزایش می دهد. روزنه ها نقش مهمی در جذب دی اکسید کربن، تعرق، فتوسنتز، کاهش دمای برگ و همچنین جذب عناصر غذایی دارند (۳۷).

۱-۵-۱- تنش UV-B

۱-۵-۱- لایه ی ازن استراتوسفر

لایه ی ازن لایه ای در اتمسفر زمین با غلظت های بالای مولکول ازن می باشد. در حدود ۹۱ درصد ازن در ارتفاع ۵۰-۱۰ کیلومتری بالای سطح زمین قرار دارد (۹). مولکول ازن شامل سه اتم اکسیژن به هم متصل شده است و بیشتر در ناحیه ای به نام استراتوسفر قرار دارد. مولکول های ازن در لایه ی استراتوسفر ساخته می شوند ولی در تمام اتمسفر یافت می شوند و غلظت های بالای آن در ارتفاع ۳۰-۱۹ کیلومتری بالای سطح زمین قرار دارد. این قسمت از اتمسفر که غنی از مولکول های ازن است به نام لایه ازن خوانده می شود و کمترین غلظت ازن در تروپوسفر قرار دارد. زمانی که تشعشعات UV ی خورشید مولکول های اکسیژن را شکسته و تشکیل دو اتم اکسیژن جدا از هم می دهند، اگر یک اتم اکسیژن آزاد با یک مولکول اکسیژن برخورد و به آن ملحق شود مولکول ازن تشکیل می شود و این فرآیند فتولیز نامیده می شود. لایه ی ازن به طور طبیعی به وسیله ی نور خورشید و یک سری ترکیبات شیمیایی مثل کلرین و برمین نیز شکسته می شود. این ترکیبات شیمیایی به طور طبیعی در اتمسفر کم هستند. در یک اتمسفر غیر آلوده تعادل بین مقدار ازن تولیدی و مقدار ازن در حال تخریب وجود دارد، در نتیجه غلظت کلی ازن تقریباً ثابت است (۹۵).

۱-۵-۲- دلایل تخریب لایه ازن

پژوهشگران کشف کردند که^۱ CFCs (کلروفلوروکربن ها) قادرند مولکول های ازن را در استراتوسفر تخریب کنند. تخریب ازن زمانی صورت می گیرد که تعادل بین میزان تولید و تخریب ازن در استراتوسفر به هم بخورد. هر چند پدیده های طبیعی می توانند باعث تخریب ازن شوند ولی کلرین و برمین آزاد شده از فرآورده های صنعتی ساخته ی دست بشر مثل CFCs ها نیز از دلایل تخریب این لایه هستند. CFCs ها به وسیله ی باران یا در اثر واکنش با دیگر ترکیبات به زمین باز نمی گردند و می توانند به مدت ۲۰ الی ۱۲۰ سال و یا حتی بیشتر در اتمسفر باقی بمانند. با این پایداری، کلروفلوروکربن ها در استراتوسفر به راحتی توسط تشعشعات UV شکسته شده و کلرین آزاد می شود. کلرین آزاد شده به صورت فعال در فرآیندهای تخریب ازن شرکت می کند بنابراین ازن دوباره به اکسیژن مولکولی تبدیل شده و با تکرار این فرآیند در نهایت غلظت کلی ازن کاهش می یابد. ترکیباتی شامل کلرین و برمین ساخته شده دست بشر به نام هالوکربن های صنعتی خوانده می شوند (۱۰).

۱-۵-۳- تشعشعات ماورای بنفش

تشعشعات UV با طول موج ۲۸۰-۲۲۰ nm به نام UV-C، طول موج ۳۲۰-۲۸۰ nm به نام UV-B (پرانرژی ترین ترکیب از نور خورشید که به سطح زمین می رسد) و طول موج ۴۰۰-۳۲۰ nm به نام UV-A خوانده می شوند. کاهش ضخامت لایه ی ازن در بین طیف های مختلف UV بیشترین تاثیر را در میزان اشعه ی UV-B رسیده به سطح زمین می گذارد زیرا UV-C در نور رسیده به سطح زمین وجود ندارد و UV-A کم خطرترین گروه از تشعشعات UV است که در نور معمولی خورشید نیز به میزان زیادی وجود دارند و به وسیله ی لایه ازن قابل جذب نیست (۹۶ و ۵۷).

۱-۵-۴- تاثیر اشعه ی UV-B روی گیاهان

اشعه ی UV-B در طبیعت از فاکتورهای تنشی مهمی است که گیاهان نسبت به دیگر موجودات زنده به دلیل نیاز ضروریشان به نور خورشید برای فتوسنتز در برابر این تشعشعات آسیب پذیرترند. تغییرات در سطح مولکولی ناشی از اشعه ی UV-B، بر روی دیگر فرآیندها مثل فعالیت های ژنی، دگرگوشش سلولی، عملکرد گیاه و در نهایت بر روی رشد کل گیاه اثر می گذارد. تعدادی از ژن ها که مسئول سنتز ترکیبات جاذب UV، ترمیم DNA و یا فعالیت آنزیم های اکسیداتیو هستند وابسته به تشعشعات UV هستند (۲۰). اشعه ی UV-B می تواند به طور مستقیم و غیر مستقیم بر روی عملکرد اکوسیستم تاثیر بگذارد. اثرات مستقیم همان خسارت های فیزیولوژیکی به موجودات زنده هستند ولی اثرات غیر مستقیم بازخوردهایی بر روی ساختار اکوسیستم هستند و طی مسیرهای زیادی مثل تغییر رابطه رقابتی گونه های مختلف صورت می پذیرد.

۱-Chlorofluorocarbons