



دانشکده کشاورزی
گروه زراعت و اصلاح نباتات

پایان نامه
برای دریافت درجه کارشناسی ارشد در رشته اصلاح نباتات

عنوان
ارزیابی مقاومت لاین‌های جو به سرما بر اساس درصد بقای طوقه و ارتباط آن با برخی ویژگی‌های
مورفوفیزیولوژیکی

استادان راهنما
دکتر محمد مقدم واحد
دکتر سعید اهری زاد

استادان مشاور
دکتر کاظم قاسمی گل‌عدانی
دکتر سید ابوالقاسم محمدی

پژوهشگر
الناز فرج‌زاده

نام خانوادگی دانشجو: فرج‌زاده	نام: الناز
عنوان پایان‌نامه: ارزیابی مقاومت لاین‌های جو به سرما بر اساس درصد بقای طوقه و ارتباط آن با برخی ویژگی‌های مورفوفیزیولوژیکی	
استادان راهنما: دکتر محمد مقدم واحد- دکتر سعید اهری‌زاد	
استادان مشاور: دکتر کاظم قاسمی گل‌عذانی- دکتر سید ابوالقاسم محمدی	
مقطع تحصیلی: کارشناسی ارشد رشته: مهندسی کشاورزی گرایش: اصلاح نباتات دانشگاه: تبریز	
دانشکده: کشاورزی	تاریخ فارغ‌التحصیلی: ۱۳۸۹/۶/۳۰
تعداد صفحه: ۸۴	
کلید واژه‌ها: پرولین، تنش سرما، جو، درصد زنده‌مانی طوقه، عادت‌دهی به سرما، LT50	
<p style="text-align: right;">چکیده</p> <p>دمای پایین عامل محیطی مهمی است که توزیع، بقا و عملکرد گیاهان را در سراسر جهان محدود می‌کند. از این رو، ارزیابی مقاومت به سرما و یخ‌زدگی یکی از راهکارهای اصلی کاهش خسارت سرما به شمار می‌رود. در این راستا، پژوهشی برای ارزیابی مقاومت ۴۰ لاین جو به سرما بر اساس درصد بقای طوقه و ارتباط آن با برخی ویژگی‌های مورفوفیزیولوژیکی انجام شد. ارزیابی گلخانه‌ای زنده‌مانی طوقه در قالب طرح اسپلیت پلات بر پایه بلوک‌های کامل تصادفی با دو تکرار اجرا شد. لاین‌های جو به عنوان عامل فرعی و پنج سطح دما (۸-، ۱۱-، ۱۳-، ۱۵- و ۱۷- درجه سانتی‌گراد بعد از عادت‌دهی به مدت سه هفته) به عنوان عامل اصلی منظور شدند. با توجه به این که اغلب داده‌های مربوط به درصد زنده‌مانی در دماهای ۱۵- و ۱۷- درجه سانتی‌گراد صفر بودند و سبب غیر نرمال شدن و غیر یکنواختی واریانس خطاها شدند، تجزیه واریانس درصد زنده‌مانی طوقه در سه دمای ۸-، ۱۱- و ۱۳- درجه سانتی‌گراد انجام شد. نتایج نشان داد که بین لاین‌ها اختلاف معنی‌داری در دماهای مذکور وجود دارد. تجزیه واریانس داده‌های مربوط به صفات LT50، وزن تر برگ، درصد وزن خشک برگ، وزن تر طوقه، درصد وزن خشک طوقه، درصد آب برگ، درصد آب طوقه، درصد آب گیاهچه، درصد اتلاف آب برگ و میزان پرولین در شرایط قبل و بعد از عادت‌دهی در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با دو تکرار انجام پذیرفت. بین لاین‌های مورد مطالعه از نظر LT50، وزن تر برگ، درصد وزن خشک برگ، درصد وزن خشک طوقه، درصد آب برگ، درصد آب</p>	

طوقه، درصد آب گیاهچه، درصد اتلاف آب برگ و میزان پرولین در شرایط بعد از عادت‌دهی اختلاف معنی‌داری مشاهده شد. همبستگی بین LT50 و درصد زنده‌مانی در دماهای ۸-، ۱۱- و ۱۳- درجه سانتی‌گراد منفی و معنی‌دار بود. درصد زنده‌مانی در دمای ۱۱- درجه سانتی‌گراد همبستگی مثبت و معنی‌داری با درصد وزن خشک برگ و همبستگی منفی و معنی‌داری با درصد آب گیاهچه و درصد آب برگ نشان داد. صفات LT50، درصد وزن خشک برگ، درصد آب برگ، درصد آب گیاهچه و میزان پرولین بعد از عادت‌دهی از وراثت پذیری بالایی برخوردار بودند. وراثت پذیری درصد اتلاف آب برگ در حد متوسط و وراثت پذیری درصد وزن خشک طوقه، درصد آب طوقه و وزن تر برگ پایین بود. میزان پرولین بعد از عادت‌دهی بیشترین توان دوم ضریب تغییرات ژنتیکی را دارا بود و برای سایر صفات توان دوم ضریب تغییرات ژنتیکی پایین بود. گروه‌بندی لاین‌های جو مورد مطالعه بر اساس LT50 و درصد زنده‌مانی در دماهای ۸-، ۱۱-، ۱۳- و ۱۵- درجه سانتی‌گراد، لاین ۳۶ (رقم Schulyer) را به عنوان لاین مقاوم‌تر به سرما تعیین کرد. نتایج حاصل از گروه‌بندی لاین‌ها بر اساس صفات مورفوفیزیولوژیکی و میزان پرولین، لاین‌های ۹ (با شجره Alger/(CI10117/Choyo..)، ۳۱ (رقم ماکویی) و ۱۵ (با شجره K-096M3) را به عنوان لاین‌های مطلوب ارزیابی نمود. لاین ۳۶ (رقم Schulyer) از ثبات بیشتری نسبت به سایر لاین‌ها از نظر مقاومت به سرما برخوردار بوده و می‌توان آن را به عنوان مقاوم‌ترین لاین در بین ۴۰ لاین مورد مطالعه معرفی کرد.

جو از قدیمی‌ترین غلاتی است که در مناطق معتدل جهان کشت می‌شود. این گیاه قلبیایی بودن خاک، خشکی و یخبندان را تحمل می‌کند (یزدی صمدی و عبدمیثانی، ۱۳۷۵). در میان غلات، چاودار مقاوم‌ترین گونه به سرما است و بعد از آن به ترتیب گندم، جو و یولاف قرار دارند (ارزانی، ۱۳۸۰). سطح زیر کشت جو در ایران در سال زراعی ۸۸-۱۳۸۷ حدود ۱/۶۸ میلیون هکتار و میزان تولید آن حدود ۳/۴۵ میلیون تن بوده است (بی‌نام، ۱۳۸۸).

دمای پایین عامل محیطی مهمی است که توزیع، بقا و عملکرد گیاهان را در سراسر جهان محدود می‌کند (گری و همکاران، ۱۹۹۷). دمای پایین در بسیاری از موارد کاشت گیاهان زراعی را در مناطق معتدل محدود کرده است. تعداد و شدت یخبندان نیز می‌تواند عامل محدود کننده رشد گیاهان زراعی باشد (یزدی صمدی و پوستینی، ۱۳۷۳). از این رو، تحمل یخ‌زدگی سازش محیطی عمده‌ای است که توزیع جغرافیایی گیاهان را کنترل می‌کند (شهبها و همکاران، ۲۰۰۳).

تنش سرما و خسارات ناشی از آن مشکلی جهانی است و تلاش‌های زیادی برای بهبود مقاومت به یخ‌زدگی در گیاهان زراعی صورت گرفته است (بک و همکاران، ۲۰۰۴). بیشتر روش‌های مورد استفاده برای ارزیابی مقاومت غلات به سرما، روش‌های مستقیم هستند که با قرار گرفتن گیاهان یا گیاهچه‌ها در محیط‌های طبیعی و یا کنترل شده (مانند سردخانه و اتاق رشد) صورت می‌گیرند. ولی این روش‌ها هزینه بالا و خطای آزمایشی زیادی دارند. از این رو برخی پژوهشگران از روش‌های غیر مستقیم مانند بررسی تغییرات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی (مانند اندازه‌گیری محتوای آب بافت، میزان اتلاف آب بافت، میزان پرولین، قندها و غیره) در مرحله عادت‌دهی و نیز نشانگرهای مولکولی استفاده می‌کنند (سالسکو و بران، ۲۰۰۱؛ فاولر و لیمین، ۲۰۰۲؛ پراسیل و همکاران، ۲۰۰۷). با وجود این، روش‌های غیر مستقیم معمولاً تنها برخی از مکانیسم‌های درگیر در کنترل اختلافات ژنوتیپی در تحمل یخ‌زدگی را توصیف می‌کنند و بنابراین، تنها بخشی از پتانسیل ژنتیکی موجود در یک برنامه اصلاحی مورد استفاده قرار می‌گیرد (سالسکو و بران، ۲۰۰۱). هر چند که در ارزیابی‌های مزرعه‌ای، زنده‌مانی گیاهان زراعی در زمستان تحت تأثیر عوامل متعددی

می‌باشد (سالسکو و بران، ۲۰۰۱)، ولی باز هم در اکثر برنامه‌های اصلاحی به غربال نهایی ارقام در مزرعه اهمیت زیادی داده می‌شود (فاولر و لیمین، ۲۰۰۲). روش‌های آزمایشگاهی نیز به علت کنترل دما و تکرار پذیری، مورد توجه هستند. در این راستا شاخص مناسب آزمایشگاهی برای ارزیابی مقاومت به یخ‌زدگی تعیین LT50 می‌باشد (فاولر و لیمین، ۲۰۰۲؛ پراسیل و همکاران، ۲۰۰۷).

به طور کلی تحمل یخ‌زدگی به مجموعه پیچیده‌ای از صفات وابسته است که از فعالیت بسیاری از ژن‌ها ناشی می‌شود. در نتیجه برخی از دانشمندان مقایسه و ارزیابی چندین روش را برای تعیین تحمل یخ‌زدگی گیاهان توصیه می‌کنند (فاولر و لیمین، ۲۰۰۲؛ پراسیل و همکاران، ۲۰۰۷). در ضمن به دست آوردن دانش کامل‌تری در زمینه کنترل ژنتیکی مقاومت به سرما ممکن است روزی باعث شود که ژنوتیپ‌های بسیار مقاوم به سرما در غلات تولید شود. در نهایت، ارزیابی مقاومت به سرما یکی از راهکارهای اصلی کاهش خسارت ناشی از سرما به شمار می‌رود، که در این پژوهش مورد توجه قرار گرفته است.

فصل اول

بررسی منابع

۱-۱- تاریخچه جو

جو از میان غلات، اولین غله‌ای بوده که توسط انسان کشت شده است (بهنیا، ۱۳۷۳). منشأ و موطن جو به طور قطع معلوم نیست و در این رابطه تئوری‌های متفاوتی مطرح شده است. اما هیچ یک دلایل کافی و مستندی در تعیین شواهد و قرائن منشأ این گیاه ارائه نداده‌اند. بر اساس عقیده هارلن^۱ (نقل از نورمحمدی و همکاران، ۱۳۸۰) جد عموم جوهای وحشی و اهلی، گیاه منقرض شده‌ای است که در منطقه رشد کنونی هوردئوم اسپانتانئوم^۲ وجود داشته است. این منطقه از کوه‌های زاگرس در غرب ایران تا سراسر جنوب ترکیه و سمت جنوب فلسطین امتداد دارد (کاظمی اربط، ۱۳۷۴). قدیمی‌ترین جو از نوع دو ردیفه وحشی می‌باشد که از شمال سوئد، خاورمیانه تا مصر و همچنین از سطح دریا تا ارتفاع ۴۰۰۰ متری هیمالیا کشت می‌شده است (خدابنده، ۱۳۷۱). سایر نواحی که تصور می‌شود جو از آن‌ها منشأ گرفته باشد، آسیای میانه عمدتاً قفقاز، سوریه و نواحی هم‌مرز آن‌ها است. در این مناطق اجداد جوهای دو ردیفه که از هوردئوم اسپانتانئوم منشأ گرفته‌اند، یافت می‌شود (نورمحمدی و همکاران، ۱۳۸۰). بر اساس نظریه واویلوف^۳ مبدأ جو مناطق خشک آسیای جنوب غربی، آسیای جنوب شرقی و شمال آفریقا بوده و جو در این مناطق از هزاران سال قبل به عنوان غذای انسان و دام مصرف می‌شده است (بهنیا، ۱۳۷۳).

۱-۲- گیاه‌شناسی

جو گیاهی خودگشن و با دگرگرده افشانی کم است. سیستم ریشه‌ای در جو مانند سایر غلات سطحی و افشان می‌باشد. ریشه‌های ثانوی در هنگام پنجه زدن از گره‌های مجاور سطح خاک به وجود می‌آیند و برخی از آن‌ها مانند ریشه‌های اولیه به طور عمودی و به سطح پایین خاک نفوذ می‌کنند و برخی به اطراف پخش شده و قشر فوقانی خاک را از یک توده متراکم ریشه پر می‌کنند (نورمحمدی و همکاران، ۱۳۸۰). ساقه‌های جو از میانگره‌های استوانه‌ای تو خالی تشکیل شده‌اند. طول میانگره‌ها از قاعده به طرف انتهای ساقه به تدریج زیاد می‌شود (کوچکی، ۱۳۷۳). برگ‌های جو مانند گندم از دو قسمت پهنک و غلاف تشکیل

1- Harlan

2- *Hordeum spontaneum*

3- Vavilov

شده است (بهنیا، ۱۳۷۳). از محل هر گره ساقه یک برگ خارج شده و قسمتی از ساقه را احاطه می‌کند. در محل برخورد برگ به ساقه دو زائده بزرگ به نام گوشوارک و یک زائده بی رنگ به نام زبانک وجود دارد (خدابنده، ۱۳۷۱). جو گیاهی است یک پایه، دارای گل آذین سنبله مرکب که هر دو پله سنبله آن سه سنبلچه دارد. در اغلب واریته‌ها اندازه گلوم نصف گلومل است و منتهی به یک ریشک کوتاه و بسیار ظریف می‌شود (یزدی صمدی و عبدمیشانی، ۱۳۷۵). ریشک جزیی از پوسته جو را تشکیل می‌دهد. ریشک‌ها در جو اغلب در یک امتداد قرار دارند (بهنیا، ۱۳۷۳). همچنین ریشک‌های ارقام معمولی جو طویل‌تر از ریشک‌های گندم است و به همین دلیل چنین به نظر می‌رسد که در جو روی هم رفته، سنبله جو در مقایسه با گندم کمک بیشتری به تولید کل کربوهیدرات‌های گیاه می‌نماید (نورمحمدی و همکاران، ۱۳۸۰). پوشینه‌های جو شامل لما و پالنا می‌باشند. پوشینه‌ها در دو سمت دانه، به دانه جو چسبیده‌اند (بهنیا، ۱۳۷۳). گل‌های جو مانند گل‌های گندم توسط گلومل پوشیده شده است. مادگی دارای کلالة دو شاخه پر مانند است. اندام نر از سه پرچم با میله بلند و ظریف تشکیل شده است (یزدی صمدی و عبدمیشانی، ۱۳۷۵). رنگ دانه ارقام اصلاح شده جو معمولاً سفید، آبی و سیاه می‌باشند. اما ارقام دانه قرمز و دانه ارغوانی نیز وجود دارد. دانه جو به صورت گندمه^۱ است (بهنیا، ۱۳۷۳). تعداد دانه در هر سنبله، از ۲۵ تا ۶۰ عدد در جوه‌های شش ردیفه و ۱۵ تا ۳۰ عدد در جوه‌های دو ردیفه متفاوت است (کوچکی، ۱۳۷۳).

۱-۳- طبقه‌بندی جو

جو متعلق به جنس *Hordeum vulgare L.* با تعداد کروموزوم $2n=14$ است. در حال حاضر تمامی دانشمندان علم گیاه‌شناسی بر این عقیده هستند که کلیه ارقام زراعی جو تنها متعلق به گونه *H. sativa* *Mjessn* یا *H. vulgare L.* می‌باشند. *H. vulgare L.* دارای چند زیرگونه است (نورمحمدی و همکاران، ۱۳۸۰). طبقه‌بندی جو مشکل است، لیکن ساده‌ترین طبقه‌بندی که بر اساس تعداد ردیف‌های دانه روی محور سنبل، استوار است به شرح زیر می‌باشد (بهنیا، ۱۳۷۳؛ کاظمی اربط، ۱۳۷۴):

جو شش ردیفه

مهمترین جو شش ردیفه که در حال حاضر در اکثر نقاط جهان کشت می‌شود عبارت از *H. vulgare L.* است. این نوع بیش از سایر انواع جو کشت می‌شود. در این نوع هر سه گل بارور شده و تبدیل به دانه می‌شود. جو شش ردیفه دارای پروتئین بیشتر و نشاسته کمتری نسبت به انواع جو دو ردیفه می‌باشد، از این رو برای مصارف انسان و حیوان نسبت به جوهای دو ردیفه برتر می‌باشد.

جو دو ردیفه منظم

مهمترین جو دو ردیفه منظم گونه *H. distichon L.* است. کشت این نوع در مقام دوم اهمیت می‌باشد. در این نوع گل‌های طرفین هر بند نازا هستند و عقیم می‌مانند و فقط گل میانی بارور شده و تولید دانه می‌کند. از این نوع برای صنایع مالت سازی بیشتر استفاده می‌شود.

جو دو ردیفه نامنظم

این نوع جو با نام علمی *H. irregulare* می‌باشد. در این نوع فقط گل‌های میانی بارور می‌شوند، لیکن برخی از گل‌های کناری به محورهایی تبدیل می‌شود که به طور نامنظم در روی سنبل دیده می‌شوند. بقیه گل‌های کناری یا بارور شده و یا نازا باقی می‌مانند و یا فاقد جنسیت می‌باشند. سطح زیر کشت این جو بسیار کم است.

ارقام جو را نیز می‌توان مانند گندم، بر اساس عکس العمل آن‌ها به طول روز و دما به سه گروه جوهای زمستانی، بهاری و حدواسط تقسیم نمود. ارقام زمستانی را فقط در پاییز می‌توان کشت نمود. ارقام بهاری را می‌توان در بهار و در مناطقی که زمستان‌های ملایم دارند در پاییز یا زمستان نیز کشت نمود و ارقام حدواسط را می‌توان هم در پاییز و هم در اوایل بهار کشت کرد (کوچکی، ۱۳۷۳).

۱-۴- سازگاری جو

جو به علت مقاومت بیشتر در مقابل شرایط نامساعد محیطی و نیز به سبب نیاز کم به آب و تطابق با محیط کشت، در بسیاری از نقاط جهان کشت می‌شود (بهنیا، ۱۳۷۳). این گیاه همچنین در مقابل تغییرات

ارتفاع از سطح دریا مقاومت زیادی دارد (نورمحمدی و همکاران، ۱۳۸۰).

جو در مقایسه با گندم، چاودار و یولاف احتیاج کمتری به آب دارد. مقدار آب لازم برای جو در طول زندگی ۴-۷ هزار متر مکعب در هکتار می‌باشد و برای تولید یک کیلوگرم ماده خشک نیاز به ۵۱۸ لیتر آب دارد (نورمحمدی و همکاران، ۱۳۸۰). جو در خاک‌های متفاوتی می‌روید و بهترین خاک‌ها برای زراعت آن خاک‌های لیمونی، لومی و لومی رسی می‌باشند. جو در بین غلات مقاوم‌ترین گیاه به شوری خاک محسوب می‌شود. این گیاه خاک‌های اسیدی را تحمل نمی‌کند و در زمین‌هایی با pH بین ۷-۸، بهتر می‌روید (بهنیا، ۱۳۷۳؛ کاظمی اربط، ۱۳۷۴).

بذر جو در دمای حدود دو درجه سانتی‌گراد شروع به جوانه زدن می‌کند، ولی در این دما سبز شدن آن بسیار کند است. دمای مطلوب برای جوانه زدن و سبز شدن، ۱۵ تا ۲۰ درجه سانتی‌گراد است. گرچه گیاهان جوان به سرما مقاوم هستند، ولی رشد رویشی مناسب آن‌ها معمولاً در دمای ۱۶-۱۷ درجه سانتی‌گراد انجام می‌گیرد (کوچکی، ۱۳۷۳). مقاوم‌ترین ارقام جو زمستانی از ارقام گندم زمستانی به سرمازدگی زمستانی حساس‌تر می‌باشند و بدین سبب جو زمستانی به استثنای مناطقی که زمستان‌های ملایم دارند، محصول کمتری نسبت به گندم زمستانی تولید می‌کند. مجموع دما در طول زندگی برای جوهای زمستانی ۲۱۰۰-۱۷۰۰ درجه سانتی‌گراد و برای جوهای بهاری ۱۷۰۰-۱۱۵۰ درجه سانتی‌گراد می‌باشد (نورمحمدی و همکاران، ۱۳۸۰). قابل ذکر است که زراعت جو منحصر به مناطق سردسیر نمی‌شود و در مناطق گرمسیر و نیمه گرمسیر نیز کشت می‌شود (بهنیا، ۱۳۷۳).

۱-۵- اهمیت اقتصادی، سطح زیر کشت و تولید جو

مواد تشکیل دهنده دانه جو بسیار متفاوت می‌باشد که به ویژگی‌های ژنتیکی و شرایط زندگی گیاه بستگی دارد. دانه‌های جو دارای مقدار زیادی سلولز هستند و روغن آن‌ها کمتر از ذرت و یولاف می‌باشد. جو برای مصرف غذای حیوانات، صنایع مالت سازی، آب جو، داروسازی و نیز در تغذیه انسان کاربرد دارد. جو در تغذیه گاوهای شیری از نظر ارزش غذایی با ذرت برابر است (بهنیا، ۱۳۷۳؛ نورمحمدی و همکاران، ۱۳۸۰).

سطح زیر کشت جو در سال زراعی ۸۸-۱۳۸۷ حدود ۱/۶۸ میلیون هکتار برآورد شده است که ۴۳/۱۶ درصد آن آبی و ۵۶/۸۴ درصد آن دیم می‌باشد. میزان تولید جو در ایران در سال زراعی ۸۸-۱۳۸۷ حدود ۳/۴۵ میلیون تن برآورد شده است. عملکرد جوهای آبی و دیم کشور به ترتیب ۳۲۹۳/۲۱ و ۱۱۱۷/۸۲ کیلوگرم در هکتار گزارش شده است. در سال زراعی ۸۸-۱۳۸۷ سطح زیر کشت جو در استان آذربایجان شرقی ۷۲۳۰۱ هکتار بود که ۲۴۵۷۳ هکتار آن اراضی آبی و ۴۷۷۲۸ هکتار آن اراضی دیم را شامل می‌شد. تولید جو در این استان ۱۰۸۷۴۰/۴۱ تن می‌باشد. عملکرد جوهای آبی و دیم به ترتیب ۲۵۸۴/۳۸ و ۹۴۷/۷۵ کیلوگرم در هکتار بوده است (بی‌نام، ۱۳۸۸).

۱-۶- تنش سرما

هر کاهشی در میزان رشد یا هر آسیب وارد شده به بافت، سلول یا متابولیسم گیاه که در نتیجه مواجهه مستقیم گیاه با دماهایی کمتر از حد دماهای آستانه‌ای برای فعالیت‌های مطلوب فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی و نمو مورفولوژیکی رخ می‌دهد و باعث کاهش پتانسیل عملکرد ژنتیکی گیاه می‌شود، به آسیب سرما موسوم است (میرمحمدی میبیدی و ترکش اصفهانی، ۱۳۷۹).

افت شدید دما موجب سرمازدگی گیاهان غیرمقاوم می‌شود. بر اساس شدت سرما و زمان وقوع آن علائمی مانند سوختگی یا مرگ برگ‌ها، مرگ دانه گرده، از بین رفتن گل‌ها، ایجاد گیاهچه‌های ضعیف، پژمردگی، توقف در رشد و مرگ کامل بوته مشاهده می‌شود (خواجه‌پور، ۱۳۷۸؛ میرمحمدی میبیدی و ترکش اصفهانی، ۱۳۷۹). چنانچه سرمازدگی پس از شروع رشد بهاری در اواخر زمستان یا اوایل بهار اتفاق بیفتد به آن سرمازدگی بهاری گویند. سرمای بهاری معمولاً به بافت‌های مریستمی به ویژه اندام‌های زایشی آسیب می‌رساند، در حالی که در سرمازدگی زمستانی احتمال خسارت به کلیه اندام‌ها مانند برگ، طوقه و ساقه وجود دارد (خواجه‌پور، ۱۳۷۸).

تنش سرما معمول‌ترین تنش محیطی دوره جوانه‌زنی بذر محسوب می‌شود. اثر سوء این تنش در مرحله جذب آب طی فرآیند جوانه‌زنی بذر به علت افزایش غیر طبیعی نشت محلول‌های مختلف در نتیجه کامل نبودن غشای پلاسمایی سلول‌ها رخ می‌دهد (میرمحمدی میبیدی و ترکش اصفهانی، ۱۳۷۹). دمای پایین

تغییراتی را در اجزای سلولی القا می‌کند که از جمله این تغییرات می‌توان به کاهش کارآیی غشاهای پلاسمایی، کاهش سیالیت غشا، تغییر در فعالیت کانال‌های یونی، تغییر در توزیع اسیدهای چرب اشباع شده و اشباع نشده و تغییر در ساختار کربوهیدرات‌ها اشاره کرد (لینچ و تامپسون، ۱۹۸۲؛ نایت و همکاران، ۱۹۹۶). از اثرهای تنش سرمای زمستانی می‌توان یخ‌زدگی، برآمدگی خاک، خشکی ناشی از سرما، پوشیده شدن گیاه درون یخ، فرسودگی گیاه زیر پوشش برف برای مدت طولانی، وجود بیماری‌ها زیر پوشش برف و کمبود مواد غذایی را نام برد (خواجه‌پور، ۱۳۷۸).

۱-۷- تنش یخ‌زدگی

یخ‌زدگی موجب خسارت به گیاهان زراعی شده و توزیع گونه‌های زراعی و وحشی را محدود می‌کند. بنابراین درک مکانیسم یخ‌زدگی و چگونگی خسارت‌های ناشی از آن به گیاهان، اهمیت کاربردی زیادی دارد (پیرس، ۲۰۰۱). تنش یخ‌زدگی در معنای وسیع خود به مفهوم فشارها و تنش‌های پیچیده قابل وقوع در هنگام رویارویی گیاهان با دماهای زیر صفر می‌باشد. خسارت ناشی از تنش یخ‌زدگی می‌تواند به صورت مستقیم یا غیرمستقیم باشد که ممکن است برگشت پذیر یا برگشت ناپذیر باشند (میرمحمدی میبدی و ترکش اصفهانی، ۱۳۷۹). دماهای پایین تغییرات مورفولوژیکی، بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی در گیاهان ایجاد می‌کند که اغلب با دمای یخ‌زدگی و بقای زمستانی گیاه وابسته هستند (فاولر و همکاران، ۱۹۹۹). بقای زمستانی و قابلیت تولید محصول تحت تأثیر تنش‌های زمستانی از جمله دماهای یخ‌زدگی، طول دوره یخ‌زدگی، تشکیل شبکه یخ، غرق شدگی در آب و تنش‌های اکسیداتیو می‌باشند (واراپتیان و جکسون، ۱۹۹۷).

تشکیل یخ در درون گیاه برای بقای گیاه زیان آور است. ساختار مشبک و غیرقابل انعطاف یخ با کاهش دما توسعه یافته و ممکن است به داخل دیواره و غشاهای سلولی نفوذ کند و خسارت وارده از طریق فرآیندهای عادی سلولی قابل جبران نمی‌باشد. زمانی که دما کاهش می‌یابد، یخ تنها در خارج سلول تشکیل

می‌شود (اندروز، ۱۹۹۶). تشکیل اولیه یخ خارج سلولی تحت کنترل هسته‌های یخی^۱ (براش و همکاران، ۱۹۹۴) و پروتئین‌های ضد انجماد^۲ (هان و همکاران، ۱۹۹۴) است. قسمت‌های مختلف گیاهی زمانی که نمی‌توانند از تشکیل هسته‌های یخی و توسعه یخ جلوگیری کنند، یخ می‌زنند (پیرس، ۲۰۰۱). میزان آسیب دیدگی در گیاهانی که در معرض دماهای پایین قرار می‌گیرند به عوامل زیادی مانند مرحله رشد گیاه، مدت و شدت یخ‌زدگی، سرعت سرد شدن و دوباره گرم شدن و تشکیل یخ در درون سلول یا خارج سلول، وابسته است (بک و همکاران، ۲۰۰۴). نوع آسیب وارده بر گیاهان تحت تنش یخ‌زدگی به شرایط اقلیمی منطقه نیز بستگی دارد (میرمحمدی میبیدی و ترکش اصفهانی، ۱۳۷۹).

غلات زمستانی چون در پاییز کاشته می‌شوند و قبل از غلات بهاری برداشت می‌شوند، از اثرات گرما و خشکی تابستان در امان می‌مانند. یک محدودیت بزرگ برای رشد غلات کاشته شده در پاییز، وقوع یخ‌زدگی در طول زمستان است (لیوینگستون و همکاران، ۲۰۰۵). یخ‌زدگی در زمان طویل شدن ساقه در غلات باعث صدمه یا مرگ مریستم‌های بالایی و پایینی گره می‌شود، چنین صدمه‌ای ممکن است باعث پنجه‌زنی زودتر، تولید خوشه‌های سفید رنگ و ایجاد پنجه‌های جدید شود. یخ‌زدگی در طی گلدهی ممکن است موجب عقیمی، سقط جنین، از بین رفتن ریشک‌ها و پرچم‌های تازه خارج شده از گیاه شود. معمولاً خطر یخ‌زدگی پاییزی کمتر از یخ‌زدگی بهاری است، چون دمای پایین طبیعی باعث تطابق گیاهچه‌ها و به عقب افتادن فصل رویش برای بهبود گیاهان صدمه دیده می‌شود. در بهار وقتی گیاهچه‌ها در معرض هوای گرم قرار می‌گیرند، مقاومت به سرمای خود را از دست می‌دهند (میرمحمدی میبیدی و ترکش اصفهانی، ۱۳۷۹).

۱-۷-۱- یخ‌زدگی بین سلولی

مولکول‌های آب در حالت مایع شبکه‌ای از پیوندهای هیدروژنی دارند که پایداری ساختاری مولکول‌های بیولوژیکی مانند پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک را تأمین می‌کنند و باعث حفظ ساختار دو لایه‌ای و سیالیت غشاها می‌شوند. این ویژگی نقش کلیدی را در حفظ یکپارچگی عملکرد سلول‌های زنده بازی

1- Ice nucleation

2- Antifreeze proteins

می‌کند (بریتون و همکاران، ۲۰۰۰). تشکیل یخ در گیاهان در فضای خارج سلولی صورت می‌گیرد. در دماهای زیر صفر، پتانسیل شیمیایی یخ کمتر از آب مایع است. بنابراین وقتی یخ بین سلولی تشکیل می‌شود در پتانسیل آب خارج سلولی کاهش ایجاد می‌شود. این کاهش در پتانسیل آب و غلظت کم محلول در فضای بین سلولی موجب حرکت آب به سمت پایین شیب شده و آب از داخل سلول به فضای بین سلولی حرکت می‌کند. در ۱۰- درجه سانتی‌گراد بیشتر از ۹۰ درصد فعالیت اسمزی آب به حرکت بیرون سلول و فضای بین سلولی تمایل دارد (توماشو، ۱۹۹۸). این فرآیند باعث پسابیدگی^۱ و خشک شدگی^۲ سلول می‌شود و در نتیجه آن حجم سلول کاهش می‌یابد، اما دیواره سلولی در مجاورت غشای پلاسمایی باقی می‌ماند و یخ در فضای میان نقاط اتصال دیواره‌های سلولی تشکیل می‌شود (اندروز، ۱۹۹۶). ادامه این فرآیند موجب از بین رفتن یکنواختی غشا و نشت مواد محلول می‌شود و در نهایت تخریب سلولی منجر به آسیب رسانی به فتوسنتز، ساخت پروتئین‌ها و فرآیندهای معمول متابولیکی می‌گردد (ماهاجان و توتیجا، ۲۰۰۵).

تجزیه‌های دقیق‌تر نشان داده‌اند که پسابیدگی باعث وارد آمدن آسیب به غشا در حالت‌های مختلف می‌شود. در گیاهان عادت‌دهی نشده، دماهای یخ‌زدگی نسبتاً بالاتر، به عنوان مثال از ۲- تا ۴- درجه سانتی‌گراد، باعث شل شدن ناشی از انبساط^۳ می‌گردد که به علت چرخه کاهش یا افزایش فشار اسمزی در اثر یخ زدن و آب شدن اتفاق می‌افتد. بین ۴- تا ۱۰- درجه سانتی‌گراد شکل غالب صدمه در گیاهان، تغییر در ساختار لیپیدهای غشا است. در دمای پایین‌تر از ۱۰- درجه سانتی‌گراد، پتانسیل آب پایین و پسابیدگی شدید باعث گسیخته شدن سلول‌ها از یکدیگر و تخریب آن‌ها می‌شود (توماشو، ۱۹۹۸). یخ‌زدگی از طریق پسابیدگی معمولاً به صورت ناگهانی در سطح وسیع رخ می‌دهد. بیشتر از ۷۵ درصد آب برگ‌های همیشه بهار مقاوم به یخ‌زدگی به صورت یخ در فضای بین سلولی رسوب می‌کند (زو و بک، ۱۹۹۱). در گندم هسته‌های یخی نزدیک سطح برگ و در زیر بافت اپیدرم در دمای ۲/۴- درجه سانتی‌گراد پدیدار می‌شوند. در طی تنش یخ‌زدگی تشکیل کریستال‌های یخ بین سلولی در لایه‌های سلولی زیر پوست توسعه می‌یابد. به همین دلیل سلول‌های اپیدرمی سریع‌تر از سلول‌های مزوفیل تخریب می‌شوند (پیرس و اش‌ورث، ۱۹۹۲).

1- Dehydration

2- Desiccation

3- Expansion-induced lysis

پیرس (۱۹۸۸) نشان داد که تشکیل کریستال‌های یخ در آوندهای چوبی درون دستجات آوندی، فضای بین سلولی اطراف دستجات آوندی، محفظه زیر روزنه و بین سلول‌های مزوفیل مجاور نیز رخ می‌دهد و توسعه خارج سلولی یخ در آوندهای چوبی موجب خروج گازها از محل می‌شود.

۱-۷-۲- یخ‌زدگی درون سلولی

تشکیل یخ درون سلولی در طی یخ‌زدگی سریع اتفاق می‌افتد. معمولاً در طی سرد شدن آهسته در گیاهان متحمل، یخ‌زدگی درون سلولی رخ نمی‌دهد (براش و همکاران، ۱۹۹۴). وقتی سرعت سرد شدن به اندازه کافی آهسته باشد، تعادل اسمزی سلول برقرار می‌باشد و پخش آب به خارج از سلول با کاهش دما ادامه خواهد یافت. سرد شدن سریع باعث بر هم خوردن تعادل اسمزی شده و تشکیل یخ خارج سلولی سریع‌تر از انتشار آب به خارج از سلول می‌شود. به عبارت دیگر سرعت انتقال آب از درون به بیرون سلول کافی نبوده و در نتیجه یخ‌زدگی درون سلولی رخ می‌دهد (مازور، ۱۹۶۳). با افزایش سرعت سرد شدن اختلافات بین فشار اسمزی درون و خارج سلول افزایش می‌یابد و از این رو درجه سرد شدگی^۱، یعنی اختلاف در دمای حقیقی و نقطه یخ‌زدگی سیتوپلاسم، نیز افزایش می‌یابد (مالدرو و مک‌گان، ۱۹۹۰). با افزایش سرعت سرد شدن شعاع کریستال‌های یخ کاهش می‌یابد (مازور، ۱۹۶۱؛ مالدرو و مک‌گان، ۱۹۹۰). شکستگی و تخریب غشای پلاسمایی باعث توسعه سریع یخ درون سلولی در سیتوپلاسم می‌شود (داوگرت و استپانکوس، ۱۹۸۳). بلوری شدن مجدد^۲ هم در یخ خارج سلولی و هم درون سلولی رخ می‌دهد، هر چند که میزان کل یخ با افزایش دما کاهش می‌یابد. اگر سرعت گرم شدن سریع باشد خسارات ناشی از یخ‌زدگی درون سلولی می‌تواند جبران شود، زیرا مانع بلوری شدن مجدد یخ می‌شود (مالدرو و مک‌گان، ۱۹۹۰). وقتی یک بافت گیاهی فاقد منابع داخلی برای تشکیل هسته‌های یخ باشد، تا مدت‌های طولانی در حالت بسیار سرد باقی می‌ماند، مگر این که تشکیل یخ توسط منابع خارجی مولد هسته‌های یخی تشدید شود (میرمحمدی میبیدی و ترکش اصفهانی، ۱۳۷۹).

1-Undercooling

2- Recrystalization

۱-۷-۳- هسته‌های یخی و عوامل مولد آن

برای تشکیل هسته یخی پایدار مولکول‌های آب به صورت خودبخودی به هم پیوسته و هسته‌های یکنواخت را ایجاد می‌کنند. در صورتی که مواد دیگری نیز در تشکیل هسته یخی دخیل باشند، هسته‌های غیریکنواخت را ایجاد می‌کنند. هسته‌های یخی می‌توانند در سطح گیاه و یا در برخی موارد در درون گیاه تشکیل شوند. هسته‌های یخی غیریکنواخت برای فعال شدن باید در تماس با آب باشند و اگر سطح گیاه خشک باشد، هسته‌های بیرونی غیر فعال خواهند بود. در طی سرمازدگی در بسیاری از اقلیم‌ها، یک رطوبت مختصر روی سطح گیاه موجب فعالیت هسته‌های یخی غیریکنواخت موجود در سطح گیاه می‌شود. وجود برف و تگرگ نیز باعث شروع یخ‌زدگی در گیاهان می‌شوند (پیرس، ۲۰۰۱).

اجسامی که در طبیعت در تشکیل هسته‌های غیریکنواخت دخالت دارند شامل باکتری‌های مولد هسته یخی^۱ (INA)، مولکول‌های بیولوژیکی و ساختاری و مواد آلی و معدنی می‌باشند (پیرس، ۲۰۰۱). باکتری‌های مولد هسته یخی شامل دو گونه باکتری *Erwinia herbicola* و *Pseudomonas syringue* می‌باشند که در سطح اندام‌های هوایی گیاهان در بسیاری از گیاهان دیده شده‌اند (لیندو و همکاران، ۱۹۷۸b). در یک بررسی، ذرت با وجود جمعیت *P. syringue* در سطح برگ در ۳/۵- تا ۴- درجه سانتی‌گراد آسیب دید (آرنی و همکاران، ۱۹۷۶). براساس گزارش لیندو و همکاران (۱۹۷۸a) میزان خسارت در ۴- درجه سانتی‌گراد مستقیماً با لگاریتم جمعیت باکتری گونه *E. herbicola* موجود در برگ‌های ذرت متناسب بود. بنابراین همبستگی بالایی بین جمعیت باکتری‌های مولد هسته یخی و میزان خسارت یخ‌زدگی در گونه‌های حساس وجود دارد (لیندو و همکاران، ۱۹۸۲). جنس *P. syringue* در گیاهانی مانند لوبیا، یونجه و شبدر قرمز (ارکولانی و همکاران، ۱۹۷۴) بدون اثر بیماری‌زایی یافت شده است. این نژاد از باکتری در بسیاری از گیاهان عامل بیماری‌زایی می‌باشد و گیاه ممکن است میزبان آشکار یا غیر آشکار این پاتوژن باشد. جنس *E. herbicola* نیز در گندم، نیشکر (جیمز، ۱۹۵۵؛ دانکن و کولمر، ۱۹۶۴) و در برگ‌های

درختان میوه یافت شده است (ریگل و کلاس، ۱۹۷۲). این باکتری‌ها پروتئین‌هایی را می‌سازند که تشکیل هسته‌های یخی را در دمای ۲- درجه سانتی‌گراد مقدور می‌کند (پیرس، ۲۰۰۱).

مطالعه عوامل مولد هسته‌های یخی تولید شده بوسیله گیاه مشکل است. تلاش برای جداسازی این عوامل اغلب باعث افت فعالیت می‌شود. هر چند گیاهان محتوی عوامل مولد هسته بدون باکتری هستند، برخی از این عوامل در دماهای یخ‌زدگی بالا عمل می‌کنند (پیرس، ۲۰۰۱). برای مثال *Prunus spp.* در حدود ۲- درجه سانتی‌گراد (گراس و همکاران، ۱۹۸۸) عمل می‌کنند. در مطالعات آزمایشگاهی در صورت نبود سطح مرطوب، با پاشش آب به گیاهان تشکیل هسته را ممکن می‌کنند (فولر و ویسنیوسکی، ۱۹۹۸). در این آزمایشات از برگ‌هایی با سطح خشک برای تشخیص وجود عوامل مولد هسته درونی نیز استفاده می‌شود (کاکو، ۱۹۷۳). سیمینوویچ و اسکارت^۱ (نقل از بریتون و همکاران، ۲۰۰۰) گزارش کردند که تعدادی از گونه‌های مقاوم به علت عدم وجود عوامل مولد هسته یخی فعال در دماهای بالاتر از ۵- درجه سانتی‌گراد، فراسرد^۲ می‌شوند که این عمل موجب محافظت گیاه طی دوره کوتاه می‌شود، اما از خطر یخ‌زدگی درون سلولی که موجب مرگ سلولی می‌شود، جلوگیری نمی‌کند.

۱-۸- فراسرد شدن

تشکیل یخ در درون گیاه، مستلزم وجود ذراتی به عنوان منابع تشکیل هسته‌های یخی است. ظاهراً به علت عدم وجود همین منابع هسته‌های یخی است که در برخی از درختان مقاوم، آب موجود در گیاه ممکن است بدون این که منجمد شود تا دماهای بسیار پایین سرد گردد که به این پدیده فراسرد شدن گویند (میرمحمدی میبدی و ترکش اصفهانی، ۱۳۷۹). در صورت فقدان این منابع آب می‌تواند در بالای ۴۰- درجه سانتی‌گراد به صورت فراسرد شده باقی بماند. این پدیده یکی از مکانیسم‌های اجتناب از یخ‌زدگی می‌باشد و از عوامل مهم در تحمل دمای پایین در بافت‌های ترد محسوب می‌شود. فراسرد شدن مکانیسم مهمی برای بقای برخی گونه‌های چوبی که باید در دماهای خیلی پایین زمستان زنده بمانند به شمار می‌آید (فولر و

1- Siminovitich and Scarth
2- Supercooling

لیمین، ۲۰۰۲). برخی از اندام‌ها و بافت‌های گیاهی دارای شرایط لازم برای وقوع پدیده فراسردی در آن‌ها هستند. به عنوان مثال این پدیده در بافت‌های مریستمی جوانه‌های گل گیاهان مقاوم نظیر زردآلو و گیلاس معمول است. فراسرد شدن در گیاهان علفی مانند جو نیز به مقدار زیادی دیده شده است (میرمحمدی میبیدی و ترکش اصفهانی، ۱۳۷۹). یخ‌زدگی تا زمانی که دما به اندازه کافی کاهش نیابد رخ نمی‌دهد. وجود مولدهای هسته یخی باعث تسریع کریستالی شدن آب فراسرد شده می‌شود. گیاهان حساس به سرما و یخ‌زدگی به محض تشکیل یخ در درون بافت خسارت می‌بینند و در طبیعت در این گیاهان فراسرد شدن مشاهده نمی‌شود. این گیاهان با تشکیل یخ در ۲- تا ۵- درجه سانتی‌گراد خسارت می‌بینند (لیندو و همکاران، ۱۹۸۲).

۱-۹- نقش پروتئین‌های ضد انجماد در تحمل دماهای پایین

گیاهان می‌توانند موادی را بسازند که مانع از گسترش یخ در آن‌ها شود (پیرس، ۲۰۰۱). از این مواد می‌توان به پروتئین‌های ضد انجماد اشاره کرد (گریفیت و همکاران، ۱۹۹۷). پروتئین‌های ضد انجماد ابتدا در ماهی‌ها شناسایی شده‌اند (دووریس و همکاران، ۱۹۷۰). ویژگی مشخص این پروتئین‌ها "واکنش سریع به دما"^۱ می‌باشد. به این مفهوم که این پروتئین‌ها بدون این که اثری روی نقطه ذوب محلول در شرایط آزمایشی داشته باشند، باعث کاهش نقطه انجماد می‌شوند. این اثر که نتیجه پیوند پروتئین‌های ضد انجماد به سطح هسته یخی است از توسعه کریستال یخ جلوگیری می‌کند (توماشو، ۱۹۹۸). پروتئین‌های ضد انجماد مانع اتصال مولکول‌های اضافی آب به شبکه بلوری یخ می‌شوند. بلوری شدن مجدد یخ هنگامی رخ می‌دهد که دما درست زیر صفر درجه سانتی‌گراد باشد و یا در آن محدوده نوسان داشته باشد (گریفیت و همکاران، ۱۹۹۷). در طی بلوری شدن مجدد یخ، کریستال‌های کوچک یخ به هم پیوسته و کریستال‌های بزرگ یخ را بوجود می‌آورند. این پروتئین‌ها در غلظت‌های کم مانع از بلوری شدن مجدد یخ می‌شوند (یه و فیینی، ۱۹۹۶؛ توماشو، ۱۹۹۸).

پروتئین‌های ضد انجماد از ماهی‌ها، حشرات، چاودار و هویج جداسازی و توالی یابی شده‌اند (دووریس و همکاران، ۱۹۷۰؛ گریفیث و همکاران، ۱۹۹۷؛ وورال و همکاران، ۱۹۹۸). این پروتئین‌های ضد انجماد در شکل و ساختار متنوع هستند، ولی عملکرد یکسانی دارند (بریتون و همکاران، ۲۰۰۰). پروتئین‌های ضد انجماد حشرات قادر هستند در دامنه دمایی ۱۰-۵ درجه سانتی‌گراد واکنش سریع به دما نشان دهند و این میزان برای ماهی‌ها تقریباً ۱/۵ درجه سانتی‌گراد می‌باشد (تایشنکو و همکاران، ۱۹۹۷). هان و همکاران^۱ (نقل از گریفیث و همکاران، ۲۰۰۵) گزارش کردند که در چاودار زمستانی شش نوع پروتئین ضد انجماد وجود دارد و دامنه جرم مولکولی آن‌ها در محدوده ۱۶ تا ۳۵ کیلو دالتون قرار دارد. تمامی این پروتئین‌های ضد انجماد توانایی اتصال سطحی به سطح یخ را دارند و در شرایط آزمایشگاهی مانع از توسعه یخ می‌شوند.

بر اساس گزارش گریفیث و همکاران (۱۹۹۲) فاصله دمایی نقطه ذوب با دمایی نقطه انجماد در عصاره آپوپلاستی برگ‌های چاودار عادت‌دهی شده به سرما ۰/۳ درجه سانتی‌گراد بود. این نتایج نشان داد که این دامنه نقش مهمی در فعالیت پروتئین‌های آپوپلاستی برگ ندارد. در مقابل، برخی حشرات متحمل به یخ‌زدگی پروتئین‌های ضد انجمادی می‌سازند که می‌توانند در همان غلظت، از دامنه ۷ درجه سانتی‌گراد برخوردار شوند (توماشو، ۱۹۹۸). مطالعه واکنش سریع به دما در عصاره سلولی ۲۰ گونه تک لپه و دو لپه که به سرما عادت‌دهی شده بودند نشان داد که در چاودار، گندم بهاری و زمستانی، جو زمستانی و یولاف بهاری پروتئین‌های ضد انجماد در مایع آپوپلاستی در طی عادت‌دهی به سرما انباشته می‌شوند. ذرت و توتون گیاهان حساس به یخ‌زدگی هستند و حتی بعد از عادت‌دهی به سرما میزان قابل توجهی از پروتئین‌های ضد انجماد در مایع آپوپلاستی آن‌ها یافت نمی‌شود. پروتئین‌های ضد انجماد در اسفناج و کلزای بهاری نیز دیده نشده است و میزان بسیار کمی از آن در کلزای زمستانی و کلم پیچ یافت شده است. تمامی گیاهان دو لپه بعد از عادت‌دهی می‌توانند در ۱۴- درجه سانتی‌گراد نیز زنده بمانند. بنابراین شاید در گیاهان دولپه‌ای پروتئین‌های ضد انجماد در داخل سلول وجود دارند. همچنین ممکن است گیاهان دو لپه برای تحریک فعالیت ضد انجمادی نیاز دمایی متفاوتی داشته باشند (آنتی‌کاینن و گریفیث، ۱۹۹۷؛ گریفیث و همکاران،

1- Hon *et al.*

۱۹۹۷؛ توماشو، ۱۹۹۸). پروتئین‌های ضد انجماد چاودار می‌توانند از سلول‌های دیواره به بافت چوبی و فضای بین سلولی آزاد شوند و از فرآیند بلوری شدن مجدد جلوگیری کنند. این فرآیند در طوقه نیز مهم است، زیرا این اندام در بقای زمستانی و بازیابی گیاهان حائز اهمیت می‌باشد (گریفیث و همکاران، ۱۹۹۷). به طور کلی پروتئین‌های ضد انجماد مانع از تشکیل یخ نمی‌شوند و با تأثیر گذاری بر گسترش یخ خسارات ناشی از یخ‌زدگی را کاهش می‌دهند و تحمل یخ‌زدگی را بالا می‌برند.

آن عده از پروتئین‌های ضد انجماد درون سلولی که مستقیماً با یخ تماس ندارند، ممکن است در اساس نقش‌های متفاوتی ایفا کنند (توماشو، ۱۹۹۸). به عنوان مثال برخی پروتئین‌های ضد انجماد ماهی می‌توانند مانع فعالیت پروتئین‌های تشکیل دهنده هسته یخی در گونه *Erwinia herbicola* شوند (پارودی - مورئال و همکاران، ۱۹۸۸). توانایی خنثی کردن هسته‌های یخی درون سلول‌های گیاهی می‌تواند به جلوگیری از تشکیل یخ درون سلولی کمک کند. ولی مشکل اساسی کاهش سریع دما به زیر صفر درجه سانتی‌گراد در نتیجه فراسرد شدن مایع بیرون سلولی می‌باشد (توماشو، ۱۹۹۸). به طور کلی نقش پروتئین‌های ضد انجماد گیاهی در تحمل یخ‌زدگی هنوز قطعی نشده است. با وجود این، فعالیت آشکار و تجمع این پروتئین‌ها در طی عادت‌دهی به سرما را نمی‌توان نفی کرد (توماشو، ۱۹۹۸).

۱-۱۰- نقش پروتئین‌های القایی دهیدرین^۱ در تحمل دماهای پایین

دهیدرین‌ها گروهی از پروتئین‌های گیاهی هستند که ناپایداری غشا و رسوب پروتئینی ناشی از دهیدراته شدن را کاهش می‌دهند. از میان این پروتئین‌های القایی، پروتئین‌های گروه دو^۲ LEA بیشتر معمول هستند (کلوز، ۱۹۹۶). دهیدرین‌ها می‌توانند به لیپیدهای غشا متصل شوند و با ایجاد یک ممانعت فضایی مانع از خسارت به ساختار دو لایه‌ای غشا و به هم ریختگی لیپیدهای غشا شوند. این پروتئین‌ها همچنین با افزایش غلظت یونی اثرات ناشی از پسابیدگی را کاهش می‌دهند (بریتون و همکاران، ۲۰۰۰). وولگر و هبر (۱۹۷۵) گزارش کردند که کلم و اسفناج عادت‌دهی شده به سرما، پلی‌پپتیدهایی را می‌سازند

1- Dehydrin

2- Late Embryogenesis Abundant