



وزارت علوم، تحقیقات و فناوری



دانشگاه دامغان

دانشکده علوم

گروه زیست شناسی

پایان نامه کارشناسی ارشد علوم گیاهی (فیزیولوژی)

مطالعه تاثیر برهم کنش تنفس خشکی و سالیسیک اسید بر روی برخی
صفات مورفولوژیک و فیزیولوژیک گیاه شیرین بیان *(Glycyrrhiza glabra* L.)

توسط:

شیوا رضایی کهخا

استاد راهنما :

دکتر مهری بهنام نیا

اساتید مشاور:

دکتر مهدی خورشیدی

دکتر تقی لشکر بلوکی

تقدیم به

پدرو مادر فداکار و دلسوزم که در تمامی لحظات سخت زندگی یار و مشفق من بودند و
دلگرمی‌هایشان آرامش بخش تنها یم بود.

تقدیم به

همسر مهربان و صبورم که همیشه سنگ صبورم بود و همیشه با راهنماییهای سازنده خود
راهبر من در انجام این مهم بود.

سپاس و قدردانی

در آغاز هیچ نبود، یک کلمه بود و آن خدا بود.

منت خدایی را که هر چه هست لطف اوست و هرچه خواستم بیاندازه عنایت کرد. خدایی که تنها ییهایم با یاریش با شکوه‌تر می‌گردد، سختی‌هایم با بردن نامش آسان می‌شود و پائیز و زمستان ایامم با تلاؤ حضورش زیباتر از بهار می‌گردد. خدایی که مرا به آنچه صلاحم بود راهنمایی کرد، نه آنچه خود اصرار می‌نمودم. امروز که برگ دیگری از زندگیم در راستای علم و فرهنگ ورق می‌خورد از پروردگارم که در این مدت عنایت او بیش از لیاقت من بود، بسیار سپاسگزارم.

صمیمانه‌ترین و خالصانه‌ترین تشکر خود را تقدیم به استاد راهنمای عزیز و گرانقدرم خانم دکتر مهری بهنام نیا می‌کنم که در تمام این مراحل همچون مادری مهربان و دلسوز یاریم کرد و به خاطر ایشان بود که تنها ییهای و غربت را با کمال میل تحمل می‌کردم. تمام موفقیت‌هایم را پس از خدای مهربان به ایشان مدبیونم. چه بسا بدون راهنمایی‌های ایشان پیمودن این راه غیر ممکن بود. اگر کمی و کاستی در این مجموعه مشاهده کردید، به خاطر عدم رعایت راهنمایی‌های ایشان بوده است. امیدوارم روزی گوشه‌ای از محبت‌های ایشان را جبران کنم.

زیباترین و بهترین شادی‌ها را برای استاد مشاور عزیزم آقای دکتر مهدی خورشیدی آرزومندم. ایشان در کمال صبر و حوصله به گفته‌های اینجانب گوش فرا می‌دادند و مرا هدایت می‌کردند، مشاوره‌های ایشان واقعاً ارزنده بود.

در پایان از تمامی کسانی که صمیمانه برای اینجانب زحمت کشیدند و ممکن است نام آنها را فراموش کرده باشم، بنهیت سپاسگزارم.

چکیده

تنش خشکی به عنوان یک عامل محدود کننده تولیدات گیاهی است. بنابراین ترکیبات زیادی در زمینه به حداقل رساندن اثرات سوء این تنش استفاده شده است. یکی از این ترکیبات که دارای خاصیت آنتیاکسیدانی می‌باشد، اسید سالیسیلیک است. در این پژوهش ابتدا بذر گیاه شیرین بیان در سینی‌های نشا حاوی پیت ماس کاشته شد و بعد از ظهرور برگ پنجم به محیط کشت هیدروپونیک انتقال داده شد. پس از کامل شدن پنجمین برگ اصلی، تیمار اسید سالیسیلیک در سه سطح (صفر، $3/0$ و $0/0$ میلی مول) و PEG در چهار سطح ($0/0$ ، $1/2$ ، $1/4$ و $1/6$ مگاپاسکال) اعمال گردید. سپس اثرات سالیسیلیک اسید و تنش خشکی بر پارامترهای مورفولوژیکی و بیوشیمیابی در گیاه شیرین بیان مورد مطالعه قرار گرفت. نتایج نشان دادند که تنش خشکی و تیمار $0/3$ میلی مولار سالیسیلیک اسید وزن خشک و تر ریشه و برگ را کاهش داد. در آزمایشات بیوشیمیابی مقدار رنگیزه‌های فتوسنتزی، ترکیبات فنلی، آنتوسیانین‌ها، قندهای احیاء کننده، پروتئین، پرولین، مالون‌دآلدئید و پراکسید هیدروژن و GPOX مورد مطالعه قرار گرفت. نتایج نشان داد که مقدار پراکسیداسیون لبیید، قندهای احیاء‌کننده و پرولین در گیاهان افزایش یافت که نشان دهنده تنش ناشی از خشکی بر گیاه و فعال شدن مکانیسم‌های دفاعی در این شرایط است. کاهش میزان پروتئین در این شرایط نشان دهنده آسیب ناشی از این تنش بر سنتز پروتئین و افزایش تجزیه آن است. از طرف دیگر تعديل کاهش پروتئین، رنگیزه‌های فتوسنتزی و قندها و افزایش این پارامترها و فعالیت شیمیابی نشان دهنده نقش SA بر افزایش مقاومت این گیاه در برابر تنش خشکی می‌باشد. بنابراین سالیسیلیک اسید در غلظت‌های پائین‌تر از $3/0$ میلی‌مول در رفع آسیب اکسیداتیو نقش دارد؛ ولی غلظت $0/3$ میلی‌مولار SA اثرات تنشی ناشی از تنش خشکی را تشدید می‌کند.

فهرست

فصل اول: مقدمه

۱	- ۱-۱- گیاهان و تنفس‌های محیطی
۱	- ۱-۲- تنفس خشکی
۲	- ۱-۳- عکس العمل گیاهان در برابر تنفس خشکی
۴	- ۱-۴- اثرات تنفس خشکی بر فرآیندهای مختلف تکوینی و فیزیولوژیکی گیاه
۴	- ۱-۴-۱- اثرات تنفس خشکی بر جوانه زنی
۵	- ۱-۴-۲- اثرات تنفس خشکی بر رشد گیاه
۶	- ۱-۴-۳- اثر خشکی بر فتوسنتر
۷	- ۱-۴-۴-۱- اثر خشکی بر رنگیزه‌های کلروفیلی
۷	- ۱-۴-۴-۲- اثر خشکی بر روزنه‌ها
۸	- ۱-۴-۴-۴- اثر خشکی بر پراکسیداسیون لیپیدها
۹	- ۱-۴-۵- اثر خشکی بر پروتئین‌ها
۱۰	- ۱-۴-۶- اثر خشکی بر اسیدهای امینه
۱۰	- ۱-۴-۷- اثر خشکی بر قند
۱۱	- ۱-۴-۸- مکانیسم دفاعی گیاهان در برابر تنفس اکسیداتیو ناشی از خشکی
۱۱	- ۱-۴-۸-۱- آنزیم گایاکول پراکسیداز
۱۲	- ۱-۴-۸-۲- پراکسید هیدروژن
۱۲	- ۱-۴-۸-۳- ترکیبات فنلی
۱۳	- ۱-۴-۸-۴- آنتوسیانین

۱۴	۲-۱- سالیسیلیک اسید
۱۴	۱-۱- مقدمه
۱۵	۱-۲- بیوسنتز و متابولیسم سالیسیلیک اسید
۱۵	۱-۲-۱- بیوسنتز سالیسیلیک اسید
۱۵	۱-۲-۲- آنالوگ های سالیسیلیک اسید
۱۶	۱-۲-۳- متابولیسم و ذخیره سالیسیلیک اسید
۱۷	۱-۲-۴- انتقال سالیسیلیک اسید
۱۸	۱-۳- ن نقش های فیزیولوژیکی سالیسیلیک اسید
۱۸	۱-۳-۱- تاثیر سالیسیلیک اسید بر رشد گیاه
۱۹	۱-۳-۲- تاثیر بر گلدھی
۱۹	۱-۳-۳- تاثیر بر تولید حرارت
۲۰	۱-۳-۴- تاثیر بر ویژگی های مرتبط با فتوسنتز
۲۱	۱-۳-۵- تاثیر بر تغذیه مواد معدنی
۲۱	۱-۳-۶- تاثیر بر متابولیسم نیترات
۲۲	۱-۳-۷- اثر بر اتیلن
۲۲	۱-۴- سالیسیلیک اسید و مقاومت به تنفس های غیر زیستی
۲۲	۱-۴-۱- سالیسیلیک اسید و تنفس خشکی
۲۳	۱-۴-۲- سالیسیلیک اسید و تنفس شوری
۲۴	۱-۴-۳- سالیسیلیک اسید و تنفس گرمای
۲۵	۱-۴-۴- سالیسیلیک اسید و تنفس فلزات سنگین

۱-۲-۵- سالیسیلیک اسید و رادیکال های آزاد اکسیژن در طول تنفس های زیستی و غیر
زیستی ۲۶

۱-۳- ۱- گیاه شیرین بیان ۲۷

۱-۳- ۱- ترکیبات شیمیایی ۳۰

۱-۳- ۲- خواص درمانی ۳۰

۱-۴- اهداف ۳۰

فصل دوم: مواد و روش‌ها.

۲-۱- کشت گیاه ۳۱

۲-۱-۱- تهیه و انتخاب دانه‌های مورد پژوهش ۳۱

۲-۱-۲- کشت گیاه در سینی نشاء ۳۱

۲-۱-۳- کشت هیدروپونیک ۳۱

۲-۲- نحوه اعمال تیمارها ۳۲

۲-۳- مطالعه صفات مورفولوژیکی گیاه ۳۲

۳-۱-۱- اندازه گیری وزن تر اندام هوایی و ریشه ۳۲

۳-۱-۲- اندازه گیری وزن خشک اندام هوایی و ریشه ۳۲

۳-۲- مطالعات بیوشیمیایی ۳۳

۳-۳-۱- اندازه گیری کلروفیل و کاروتونوئید ۳۳

۳-۳-۲- اندازه گیری ترکیبات فنلی ۳۴

۳-۴-۱- سنجش آنتوسبیانین ۳۴

۳-۴-۲- سنجش پراکسیداسیون لیپید‌ها ۳۵

۳-۴-۳-۱- مالون د آلدید ۳۵

۳۵	۲-۴-۴-۲- سایر آلدئید ها
۳۶	۲-۴-۵- اندازه گیری پراکسید هیدروژن
۳۶	۲-۴-۶- اندازه گیری قندهای احیا کننده
۳۷	۲-۴-۷- سنجش پرولین
۳۷	۲-۴-۸- تهیه معرف
۳۸	۲-۴-۹- روش اندازه گیری پرولین
۳۸	۲-۴-۱۰- منحنی استاندارد
۳۸	۲-۴-۱۱- سنجش پروتئین
۳۹	۲-۴-۱۲- استخراج پروتئین
۳۹	۲-۴-۱۳- رسم منحنی استاندارد
۳۹	۲-۴-۱۴- سنجش آنزیم گایاکول پراکسیداز

فصل سوم: نتایج

۳-۱-۱- تاثیر تنفس خشکی و سالیسیلیک اسید بر صفات مورفولوژیکی گیاه شیرین بیان	۳۹
۳-۱-۱-۱- وزن تر اندام هوایی	۳۹
۳-۱-۱-۲- وزن تر ریشه	۴۰
۳-۱-۱-۳- وزن خشک اندام هوایی	۴۲
۳-۱-۱-۴- وزن خشک ریشه	۴۳
۳-۱-۲- نتایج تاثیر تنفس خشکی و سالیسیلیک اسید بر رنگیزه های فتوسنترزی	۴۴
۳-۱-۲-۱- کلروفیل	۴۴
۳-۱-۲-۲- کاروتینوئید	۴۴
۳-۱-۳- نتایج حاصل از تاثیر تنفس خشکی و سالیسیلیک اسید بر ترکیبات فنلی	۴۵

۱-۳-۳	- ترکیبات فنلی اندام هوایی ۴۵
۲-۳-۳	- ترکیبات فنلی ریشه ۴۶
۳-۴	- نتایج تاثیر تنفس خشکی و تیمار سالیسیلیک اسید بر مقدار آنتوسیانین ۴۷
۳-۴-۱	- آنتوسیانین اندام هوایی ۴۷
۳-۴-۲	- آنتوسیانین ریشه ۴۸
۳-۴-۵	- نتایج حاصل از تاثیر تنفس خشکی و سالیسیلیک اسید بر آلدئید ها ۴۹
۳-۵-۱	- مالون دی آلدئید اندام هوایی ۴۹
۳-۵-۲	- مالون دی آلدئید ریشه ۵۰
۳-۵-۳	- سایر آلدئید های اندام هوایی ۵۱
۳-۴-۵	- سایر آلدئید های ریشه ۵۲
۳-۶	- نتایج حاصل از تاثیر تنفس خشکی و سالیسیلیک اسید بر میزان پراکسید هیدروژن ۵۳
۳-۶-۱	- پراکسید هیدروژن اندام هوایی ۵۳
۳-۶-۲	- پراکسید هیدروژن ریشه ۵۴
۳-۷	- نتایج تاثیر تنفس خشکی و سالیسیلیک اسید بر قندهای احیا کننده ۵۵
۳-۷-۱	- قندهای احیا کننده اندام هوایی ۵۵
۳-۷-۲	- قندهای احیا کننده ریشه ۵۵
۳-۸	- نتایج حاصل از تاثیر تنفس خشکی و سالیسیلیک اسید بر میزان پرولین ۵۶
۳-۸-۱	- پرولین اندام هوایی ۵۶
۳-۸-۲	- پرولین ریشه ۵۷
۳-۹	- نتایج حاصل از تاثیر تنفس خشکی و سالیسیلیک اسید بر میزان پروتئین گیاه ۵۸
۳-۹-۱	- پروتئین اندام هوایی ۵۸

۵۹	۳-۹-۲- پروتئین ریشه
۶۰	۳- نتایج تاثیر تنفس خشکی و تیمار سالیسیلیک اسید بر آنزیم گایاکول پراکسیداز ...
۶۰	۳- ۱- گایاکول پراکسیداز اندام هوایی
۶۱	۳- ۲- گایاکول پراکسیداز ریشه

فصل چهارم: بحث

۶۴	۴- ۱- اثر تیمارهای خشکی و سالیسیلیک اسید بر پارامترهای مورفوЛОژیکی
۶۵	۴- ۲- تاثیر تیمارهای خشکی و سالیسیلیک اسید بر رنگیزه های فتوسنترزی
۶۵	۴- ۱- ۲- ۴- کلروفیل
۶۶	۴- ۲- ۲- ۴- کاروتونوئید
۶۷	۴- ۳- تاثیر تیمارهای خشکی و سالیسیلیک اسید بر ترکیبات فنلی
۶۸	۴- ۴- اثر تنفس خشکی و سالیسیلیک اسید بر مقدار آنتوسیانین
۶۸	۴- ۵- اثر تیمارهای تنفس خشکی و سالیسیلیک اسید بر غلظت آلدھید ها
۶۸	۴- ۱- ۵- ۴- مالون دی آلدئید
۶۹	۴- ۲- ۵- ۴- سایر آلدئید ها (پروپانال، بوتانال، هگزانال و پروپانال دی متیل استال)
۷۰	۴- ۶- تاثیر تنفس خشکی و سالیسیلیک اسید بر میزان پراکسید هیدروژن
۷۱	۴- ۷- تاثیر تنفس خشکی و سالیسیلیک اسید بر میزان قندهای احیا کننده
۷۱	۴- ۸- اثرات تنفس خشکی و سالیسیلیک اسید بر مقدار پرولین
۷۲	۴- ۹- تاثیر تیمارهای سالیسیلیک اسید و تنفس خشکی بر پروتئین ها
۷۳	۴- ۱۰- اثرات تنفس خشکی و سالیسیلیک اسید بر آنزیم گایاکول پراکسیداز
۷۶	۵- منابع
۱۱۶	پیوست

فصل اول

مقدمه

۱- مقدمه

۱-۱ گیاهان و تنش های محیطی:

شرایط مختلف محیط در همه نقاط سطح زمین به یک میزان فراهم نیست و از این رو در نقاط مختلف، گیاهان متفاوتی دیده می‌شوند. بطور کلی عوامل اکولوژی عبارتند از : عوامل آب و هوایی یا اقلیمی، عوامل خاکی، عوامل زیستی. در نتیجه ترکیب و سیمای رستنیهای مختلف در هر گوشه جهان مشخص است و با نقاط دیگر تفاوت فاحش دارد. شرایط نامناسبی که لزوماً مرگ آنی را در پی نداشته و به طور دائم یا موقتی در یک محل حادث می‌شود را تنش می‌گویند. گیاهان در هر محلی که رشد کنند با تنش های متعددی مواجه اند، که این تنش ها شанс نمو و بقای آنها را محدود می‌سازد [۱]. در اغلب موارد تنش های خشکی، شوری و سرما نیز به دلیل اختلال در جذب آب به نام تنش غیرزنده (Abiotic غیرزنده) خوانده می‌شود. این تنش ها پاسخ های مشترکی را در گیاهان القاء می‌کنند که در شروع سیگنال با هم تفاوت دارند و همچنین توسط گیرنده های متفاوتی دریافت می‌شوند [۲] و [۳].

۱-۱-۱ تنش خشکی:

پدیده خشکی و خشکسالی همه ساله بخشی از کشور را دربر می‌گیرد. چنانچه در اثر خشکی هوا، رطوبت داخلی گیاه به کمتر از پنجاه درصد مقدار عادی خود برسد در این صورت گیاه دچار آبکشیدگی شده و چنانچه رطوبت داخلی گیاه کمتر از مقدار عادی ولی بالاتر از پنجاه درصد باشد، به آن پسآبیدگی گویند. میزان خسارت واردہ به گیاه در اثر

خشکی، بسته به طول مدت خشکی، زمان وقوع تنش، فراوانی وقوع تنش، نوع گیاه و خصوصیات ذاتی خاک متفاوت است.

بررسی این پدیده برروی گیاهان از جمله گیاهان دارویی حائز اهمیت می‌باشد. تنش خشکی یکی از مهم ترین عوامل محدودکننده رشد و تولید محصول در سراسر دنیا به شمار می‌آید. این تنش از طریق ایجاد تغییرات آناتومیک، مورفولوژیک، فیزیولوژیک و بیوشیمیایی بر جنبه‌های مختلف رشد و نمو گیاه تأثیر می‌گذارد که شدت خسارت خشکی بسته به طول مدت تنش و مرحله رشد گیاه متفاوت است. این تنش باعث کاهش فتوسنترز، هدایت روزنه‌ای، بیوماس،؛ رشد و در نهایت عملکرد گیاه می‌شود [۴ و ۵].

اولین بخش از سلول که در برابر تنش خشکی آسیب می‌بیند، غشاء سلول است که از بین رفتن یکپارچگی آن منجر به افزایش نشت الکترولیت و در نتیجه مرگ می‌شود [۶]. نتایج مطالعات نشان می‌دهد در شرایط تنش کمبود آب، روزنه‌ها در گیاه بسته می‌شوند. در واقع خشکی با اثر بر روی تنظیم کننده‌های رشد داخلی به ویژه اتیلن و آبسیزیک اسید می‌تواند باعث بسته شدن روزنه‌ها شود [۷].

۱-۱-۳ عکس العمل گیاهان در برابر تنش خشکی

مقاومت به خشکی به عبارتی توانایی گیاه در مقابله با دوره‌های خشکی است. گیاهان شبکه پیچیده‌ای از سیگنال‌ها را برای تطابق به تنش‌های آبی به کار می‌برند. گیاهان برای بقاء می‌توانند اثرات مضر ناشی از کاهش پتانسیل آب در پروتوبلاسم را به تاخیر انداخته (اجتناب از پسابیدگی) و یا اینکه دارای این توانایی هستند که در صورت خشک شدن پروتوبلاسم به

گیاه آسیب وارد نمی‌شود (تحمل پساییدگی). در هر صورت اختلافات بین گونه‌ای از نظر مقاومت به خشکی یا اجتناب از پساییدگی وجود دارد [۱].

گیاهان از نظر تبادل آب، بسته به زیستگاه و صفات فیزیولوژیکی به دو دسته تقسیم‌بندی می‌شوند. برخی گیاهان قادر به نگهداری محتوی آبی در حد مطلوب هستند و تبادل آبی آنها در سرتاسر روز به مقدار خیلی کمی تغییر می‌کند، به این گیاهان پایدار می‌گویند. در این گروه گونه‌های آبزی، گیاهان گوشته، گیاهان سایه پسند و تعدادی از علفهای چمنی و درختان مناطق مرطوب قرار می‌گیرند. روزنه‌های این گیاهان به کمبود آب بسیار حساس است و سیستم ریشه‌ای آنها گسترده و کارآمد است. عامل دیگری که به پایداری وضعیت آبی در این گیاهان کمک می‌کند، وجود اندامهای ذخیره کننده آب است. نوسانات روزانه و فصلی آب بر پتانسیل اسمزی و پتانسیل آب برگی این گیاهان اثر کمی می‌گذارند [۸]. در مقابل برخی گیاهان در مواجهه با خشکی، آب زیادی از دست می‌دهند و غلطت شیره سلولی آنها افزایش پیدا می‌کند به این گیاهان ناپایدار می‌گویند. بسیاری از گیاهان علفی در نقاط آفتابی جزء این دسته می‌باشند. این گروه از گیاهان می‌توانند نوسانات شدید پتانسیل آب و پژمردگی موقت را تحمل کنند. بهبود یافتن این گیاهان بعد از وقوع خشکی به سرعت انجام می‌گیرد، زیرا نسبت ریشه به تاج بالایی دارند و سیستم انتقال آب در آنها کارآمد است [۸].

براساس طبقه‌بندی دیگر، گیاهان را به گیاهان حساس و مقاوم به خشکی طبقه‌بندی می‌کنند. گیاهان حساس به خشکی، گونه‌هایی هستند که از خشکی فرار می‌کنند. این گیاهان برای بقاء در دوره‌های خشکی با تولید بذرهای مقاوم به پساییدگی یا اندامهایی که در زمین نفوذ می‌کنند؛ از پساییدگی محافظت می‌شوند. سپس بعد از یک بارندگی نسبتاً سنگین

با بهره‌گیری از منابع کربوهیدرات‌های ذخیره شده در اندام‌های خود سریع جوانه می‌زنند و به سرعت چرخه حیاتی خود را تکمیل می‌کنند. اکثر این گیاهان یکساله و زمستانه هستند [۱].
گیاهان مقاوم به خشکی خود به دو گروه اجتناب از پسابیدگی و مقاوم به پسابیدگی تقسیم می‌شوند [۸].

برای اجتناب از پسابیدگی، بدلیل خشکی هوا و یا خاک، مکانیسمهایی را به کار می‌برند تا بتوانند مقدار مناسبی آب در بافت‌های خود نگه دارند. این مکانیسم‌ها عبارتند از: کاهش تلفات آب، توانایی زیاد در انتقال و هدایت آب، ذخیره‌سازی آب می‌باشند [۳]. این گیاهان باداشتن روزنه‌های کوچک که در سطح زیرین برگ پراکنده هستند و اپیدرم دارای کوتین و کرکهای متراکم، قادر به رشد در شرایط کمبود آب می‌باشند.

مقاوم به پسابیدگی؛ یک توانایی خاص گونه‌هایی است که در آن پروتوبلاسم می‌تواند تلفات شدید آب را تحمل کند. گیاهان رستاخیز مانند *Plantagenium Craterostigma* با تغییر در ساختارهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی خود قادرند، حد نهایی خشکی را تحمل نمایند [۸].

۱-۱-۴ اثرات تنفس خشکی بر فرآیندهای مختلف تکوینی و

فیزیولوژیکی گیاہ:

۱-۱-۴-۱- اثرات تنفس خشکی بر جوانه زنی:

جوانه زنی شامل فرآیندهای مربوط به انتقال مواد ذخیره ای به محور جنین و شروع فعالیت های متابولیک و رشد آن است. این مرحله از چرخه زندگی گیاهان نقش تعیین کننده ای در استقرار مناسب گیاه و عملکرد نهایی آن دارد زیرا جوانه زنی بذر یکی از آسیب پذیرترین و بحرانی ترین مراحل در چرخه زندگی گیاهان می باشد [۹].

در سراسر دنیا یکی از مهم ترین عوامل غیر زیستی و محدود کننده جوانه زنی و همچنین رشد اولیه گیاهچه ها، تنفس خشکی است [۱۰]. قابلیت دسترسی به آب و جذب آن توسط بذر، برای انجام فرآیندهای جوانه زنی و متعاقب آن رشد گیاهچه ها ضروری است. یکی از پیامدهای رایج ناشی از تنفس خشکی، کاهش پتانسیل آب در بستر بذر می باشد. پتانسیل منفی بالای آب خصوصاً در مراحل اولیه جوانه زنی، منجر به کاهش جذب آب توسط دانه و مانع تداوم فرآیندهای مربوط به جوانه زنی می شود [۹].

افزایش تنفس خشکی قابلیت دسترسی به آب را کاهش داده و اثرات نامطلوبی بر درصد و سرعت جوانه زنی و همچنین رشد گیاهچه ها خواهد داشت [۱۰]. رضازاده و کوچکی [۱۱] در آزمایش خود بر جوانه زنی بذرهای زنیان، رازیانه و شوید مشاهده کردند که با اعمال تنفس خشکی و شوری در دماهای مختلف، درصد و سرعت جوانه زنی و همچنین طول ریشه چه و ساقه چه تمامی گونه ها کاهش یافت؛ بطوریکه در میان بذرها، بذر شوید کمترین مقاومت را نسبت به تغییرات دما و پتانسیل اسمزی نشان داد.

آزمایشات مختلفی که با استفاده از PEG روی گیاهان مختلف انجام شده، نشان داده است که با کاهش پتانسیل آب توسط پلی اتیلن گلایکول مدت زمان لازم برای جوانه زنی افزایش می یابد [۱۲].

۱-۱-۴-۲ اثرات تنفس خشکی بر رشد گیاه:

گیاهان در دوره رویشی خود از نظر طولی و عرضی به سرعت رشد می‌کنند. همراه با افزایش اندازه، گیاهان به تدریج شکل خود را کسب کرده و به یک نسبت متوازن تاج به ریشه می‌رسند. افزایش اندازه سلول، سرعت تمایز برگ و تعداد تقسیم‌های سلولی نتیجه بر هم کنش عواملی از جمله فشار آماس، فیتوکروم، تنظیم کننده‌های رشد، گیرنده‌های نور آبی و عوامل سست کننده دیواره سلولی مانند H^+ می‌باشد [۱۳].

مطالعات زیادی بر روی تأثیر خشکی بر رشد گیاهان انجام شده است. محتوی نسبی آب برگ تأثیر زیادی بر روی سرعت رشد گیاه دارد. کاهش پتانسیل آبی برگ، در شرایط کمبود آب باعث متوقف شدن رشد سلول می‌شود و این امر ناشی از نبودن فشار آماس است. در نتیجه در شرایط خشکی، سلول‌ها نمی‌توانند به حداکثر اندازه خود برسند [۱۴].

یکی از پاسخ‌های مهم گیاه به تنفس خشکی، کاهش سطح برگ است. کاهش سطح برگ می‌تواند ناشی از کاهش تقسیم سلولی و همچنین پیری و ریزش برگ باشد [۱۵]. همچنین در شرایط خشکی سرعت رشد برگ‌ها کاهش یافته و دیواره سلولی سخت می‌شود. کمبود آب موجب کاهش اندازه برگ شده، که این کاهش، مقاومت گیاهان را به خشکی افزایش می-دهد [۱۶].

۱-۱-۴-۳ اثر خشکی بر فتوسنترز

آب یک ماده ضروری برای فتوسنترز به شمار می‌آید. کمبود آب باعث کاهش حجم و آماس سلول و در نتیجه کاهش فعالیت فتوسنترزی می‌شود؛ همچنین کمبود آب به تدریج

فتوسنتز اثر می‌گذارد: CO_2 ثبیت شده به تنفس نوری را کاهش می‌دهد [۱]. خشکی بر اجزاء مختلف

۱-۱-۳-۴-۱- اثر خشکی بر رنگیزه های کلروفیلی

در گیاهان مختلف گزارش های متفاوتی در رابطه با تأثیر تنفس خشکی بر غلظت کلروفیل ارائه شده است؛ اما به نظر می رسد حفظ کلروفیل برگ و دوام فتوسنتز در شرایط خشکی یکی از شاخص های فیزیولوژیکی مقاومت به تنفس باشد [۱۶]. مانیوانام و همکاران (۲۰۰۷) ضمن بررسی تأثیر تنفس خشکی بر رشد و تغییرات بیوشیمیایی پنج رقم آفتتابگردان مشاهده نمودند که مقدار کلروفیل در واحد سطح برگ گیاهان در معرض تنفس افزایش و غلظت کلروفیل a، کلروفیل b و کل محتوای کلروفیل این گیاهان در مقایسه با گیاهان شاهد کاهش یافت [۱۷].

یکی از صدمات اکسیداتیو مهمی که در این شرایط ایجاد می شود تخریب مولکول کلروفیل است. به دنبال این تخریب گیاه رنگی به نظر می رسد که دلیل آن افزایش و قابل روئیت شدن رنگیزه های محافظه مانند کاروتونوئیدها (گرانتوفیل، کاروتون و لیکوپن) و آنتوسیانین می باشد [۱۸]. کاروتونوئیدها در این شرایط قادرند انرژی زیاد طول موج های کوتاه را گرفته و اکسیژن یک تایی را به سه تایی تبدیل کنند و با گرفتن رادیکال های اکسیژن تولید شده نقش آنتی اکسیدانی خود را ایفا کنند [۱۹].

۱-۱-۴-۳-۲-۱-اثر خشکی بر روزنه ها

عوامل متعددی در باز و بسته شدن روزندها دخالت دارند که شامل عوامل درونی و بیرونی است. از مهم ترین عامل درونی باز شدن روزندها، هورمون ها هستند. همچنین آب به عنوان مهم ترین عامل در باز و بسته شدن روزندها شناخته شده است.

در شرایط کمبود آب توانایی باز شدن روزندها به آرامی کاهش می یابد به این ترتیب که با کاهش مقدار آب، میزان اسید آبسیزیک در برگ ها افزایش می یابد و پدیده تنظیم اسمزی را در سلول های محافظت بر هم می زند. در شرایط کمبود شدید آب، روزندها به عوامل بیرونی واکنش نشان نمی دهند و همچنان بسته باقی می مانند [۱].

نتایج مطالعات نشان می دهد در شرایط تنش کمبود آب روزندها در گیاه بسته می شوند و متعاقب آن غلظت CO_2 در بافت مزو菲尔 کاهش می یابد و به دنبال این وضعیت واکنش های تاریکی فتوسنتز مختل شده و محصولات حاصل از واکنش های روشناختی، که شامل NADPH و ATP است؛ مصرف نمی شود. در چنین شرایطی به علت عدم اکسید شدن مولکول NADP^+ مصرف NADPH جهت دریافت الکترون کاهش می یابد؛ بنابراین مولکول اکسیژن در مسیر زنجیره انتقال الکترون به عنوان پذیرنده جانشین الکترون عمل می کند و منجر به شکل گیری رادیکال سوپراکسید (O_2^-)، پراکسید هیدروژن (H_2O_2) و رادیکال هیدروکسیل (OH^-) می گردد [۲۰ و ۲۱].

۱-۱-۴-۴- اثر خشکی بر پراکسیداسیون لیپیدها

مالون دآلدئید یکی از مهمترین بیومارکرهای استفاده شده جهت دستیابی به یک شاخص کلی سطح پراکسیداسیون لیپیدی و یکی از محصولات فرعی آن می باشد [۲۲]. مالون دی آلدئید یکی از مهمترین آنزیم هایی است که در تجزیه پراکسیدهای سلولی در شرایط تنش