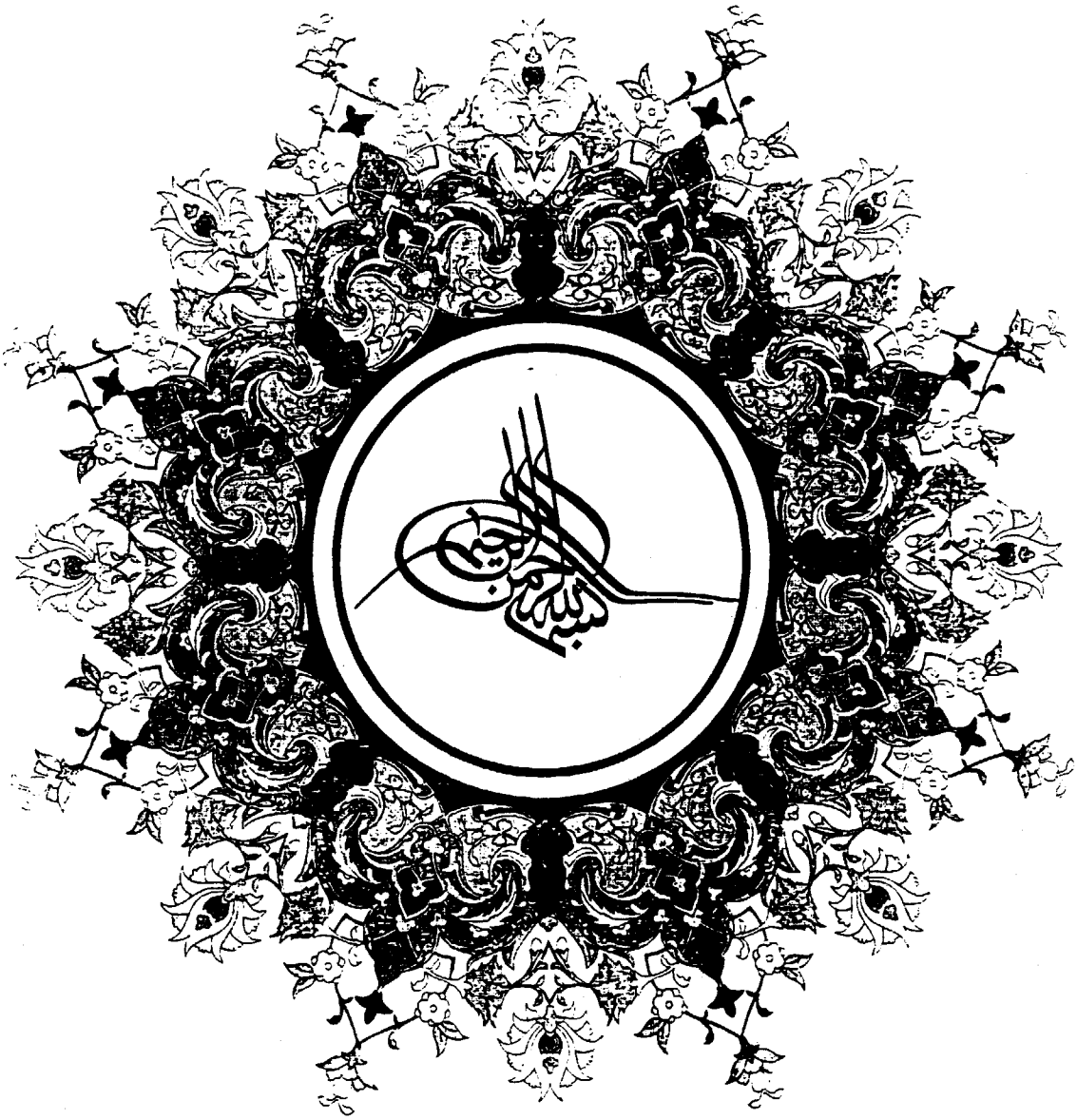

۳۸۷۱۳

۱۳۸۰/۱۰/۱۱
مرکز اطلاعات و مدارک علمی ایران
تهیه مدارک

دانشگاه تربیت معلم
دانشکده علوم - گروه زیست شناسی

پایان نامه کارشناسی ارشد (M. Sc)
رشته علوم گیاهی ، گرایش فیزیولوژی

عنوان:

بررسی کاروتنوئیدها در عکس العمل گیاه گوجه فرنگی (*Lycopersicon esculentum Mill.*) رقم red cloud به تنش های محیطی

استادراهنما :
جناب آقای دکتر رمضانعلی خاوری نژاد
استاد مشاور :
سرکار خانم دکتر مه لقا قربانلی

015609
۳۸۷۱۳

نگارش :
زهرا اوراقی

آبان - ۱۳۸۰

۳۸۷۱۳

تقدیـم

تقدیـم به :

بهترین نعمت های خداوند و ترجمه عشق و محبت در زندگی ام

پدر و مادرعزیزم

و

تقدیـم به :

ستاره های پر فروغ آسمان زندگی ام

خواهر و برادر عزیزم،

نرگس و علی

تشکر و قدر دانی

با سپاس به درگاه خالق هستی که به من سعادت کوشش در راه کسب علم و دانش را عطا فرمود و توانائی قدم نهادن در راهی را به من ارزانی داشت که اگر توفیق سپردن آن را داشته باشم هرگز پایانی نخواهد داشت .

در ابتدا بر خود واجب میدانم که از زحمات بی‌دریغ استاد محترم و گرانقدرم جناب آقای دکتر رمضانعلی خاوری نژاد تشکرنمایم که با صبر و دقت بسیار و رهنمودهای گرانبار علمی و عملی و مساعدت‌های مشوقانه خویش در مراحل مختلف مرا همراهی نمودند .

از استاد گرانقدرم سرکار خانم دکتر مه لقا قربانلی کمال تشکر را دارم که با صبر و متانت فراوان مشاورت این پژوهش را تقبل فرمودند .

مراتب سپاس خود را از استاد گرانقدر جناب آقای دکتر احمد مجد که در دوره کارشناسی ارشد توفیق شاگردیشان را داشتم بعمل می آورم .

مراتب سپاس خود را از استاد گرانقدر سرکار خانم دکتر پروین رستمی مدیریت محترم گروه زیست شناسی و نماینده محترم تحصیلات تکمیلی بعمل می آورم .

از خانم فرزانه نجفی که در کلیه مراحل پژوهش یاریم نمودند کمال تشکر را دارم. از خانم فرزامی سپهر که مرا از نظریات و راهنمایی هایشان بهره مند ساختند .

از اساتید خود در دوره کارشناسی دانشگاه ارومیه کمال تشکر را دارم .

از آقایان ترابی ، نیازی و علی زاده کمال تشکر را دارم .

از دوستان بسیار عزیزم خانم ها معصومه پور اسماعیل ، مریم میرزائیان ، منیره جعفری ، فرخنده رضا نژاد ، زهرا اسرار، الهام عطاران و تمامی دوستانی که به هر نحو ممکن مرا از رهنمودها و یاریشان بهره مند ساختند ، کمال تشکر را دارم و از خداوند منان موفقیتشان را خواستارم .

تشکر و قدر دانی

بر خود واجب می‌دانم کمال تشکر را از جناب آقای نادر چاپار زاده نمایم که مـرا از نظرات و پیشنهادات خویش بهره مند ساختند .

از آقایان حسین عباسپور و بهروز نقی لو به خاطر همکاریهای‌شان کمـال تشـکر را دارم و از خداوند منان موفقیتشان را خواستارم .

و در نهایـت صمیما نه ترین مراتب تشـکر خود را به بهترین نعمت‌های خدا وند در زنـدگی ام ، به پـدر و مـادر عزیزم تقدیـم می‌نمایم و تـوفیـق خدمتگذاری به ایشـــان را از خـداوند منان خواهانم .از خـواهر و بـرادر عـزیزم ، نـرگس و علـی که ستـاره های پر فروغ زندگی ام هستند ، کمال تشکر را دارم .

در پایان از خداوند منان توفیق شکر گذاری نعمتهایش را مسئلت دارم .

چکیده

در این پژوهش، اثر تنش نور بالا و تنش شوری (بـه تنـهایی و بـاهم)، در گیاهـان گوجه فرنگی (*Lycopersicon esculentum Mill*) رقم Red Cloud مطالعه گردید. گیاهـان در دو محیط نوری مختلف (250μ molphoton.m^{-2}s^{-1} و 1200 μ molphoton.m^{-2}s^{-1}) تحت شوری (100 mM) تیمار شدند. گیاهان در طی ۴ هفته آنـالیز شـدند کـه تیمارهـا در ایـن ۴ هفتـه عبارتند از : ۷ روز تیمار، ۷ روز تیمـار و ۷ روز حـذف شـوری، ۲۱ روز تیمـار و ۲۱ روز تیمار و ۷ روز حذف شوری.

در این ۴ هفته، اثر تیمار کوتاه مـدت (۷ روزه)، تیمـار بلنـد مـدت (۲۱ روزه) و ظرفیت یا توانایی بهبود گیاهان تیمار شده مطالعه گردید.

در مطالعه تغییرات بیوشیمیایی در گیاهان کوتاه مدت تیمارشده، افزایش محتـوای کاروتن و گزانتوفیل، نقطه جبران CO_2 ، میزان تنفس، محتوای پرولیـن بـرگ و کـاهش محتوای کلروفیل و میزان فتوسنتز در هر دو محیط نوری مشاهده شد.

در گیاهان بلند مدت تیمار شده، افزایش محتوای کاروتن و گزانتوفیل (فقط در نور پایین)، نقطه جـبران CO_2 ، مـیزان تنفـس، محتـوای پرولیـن بـرگ و ریشـه، فعـالیت پـراکسیـداز ریشـه، محتـوای پروتئیـن بـرگ و ریشـه (فقـط در نـور پـایین) و کربوهیدرات های محلول ریشه (فقط در نـور پـایین) و کـاهش محتـوای کلروفیـل و میزان فتوسنتز در هر دو محیط نوری و کاهش قندهای محلول برگ و ریشه، پروتئیـن های برگ و ریشه و کاروتن در نور بالا مشـاهده شـد. عمومـاً، در دوره حـذف شـوری ، بهبود گیاهان تیمار شده در نور پایین بهتر از گیاهان تیمار شده در نور بالا بـود.

فهرست

عنوان — صفحه

تشکر و قدر دانی

چکیده

فصل اول (مقدمه)

۱-۱- اهداف و پیشینه تحقیق ۱

۱-۲- معرفی تیره سیب زمینی ۲

۱-۳- مشخصات گیاه شناسی گوجه فرنگی و خاستگاه آن ۳

۱-۴- تنش فتواکسیداتیو در گیاهان ۴

۱-۵- تشکیل اکسیژن سینگلت ۵

۱-۶- تولید سوپر اکسید ۵

۱-۷- فرایندهای خاموشی غیر فتوشیمیایی ۷

۱-۸- رابطه بین آسکوربات پراکسیداز و کاتالاز ۸

۱-۹- مکانیسمهای مقاومت در برابر تنش ۸

۱-۱۰- سازگاری یا خوگیری فتوسنتزی ۹

۱-۱۱- انواع کاروتنوئیدها ۱۱

۱-۱۲- نقش کاروتنوئیدها در گیاهان ۱۲

۱-۱۳- بیوسنتز کاروتنوئیدها ۱۴

۱-۱۴- عملکرد لوتئین و کاروتنوئیدهایی که در غیاب آن تجمع می یابند ۱۵

۱-۱۵- عملکرد محافظتی چرخه گزانتوفیل ۱۹

۱-۱۶- تنش شوری و بعضی اثرات آن و پاسخ های گیاه به این تنش ۱۹

فصل دوم (مواد و روش ها)

۲-۱- نحوه کاشت و نگهداری گیاه ۲۲

۲-۲- نحوه تیمار دهی و زمان برداشت ها ۲۲

۲-۳- نحوه برداشت ۲۳

۲-۴- سنجش رنگیزه های فتوسنتزی ۲۴

۲-۵- سنجش فتوسنتز ، تنفس و نقطه جبران CO_2 فتوسنتزی ۲۶

۲-۶- سنجش پرولین آزاد ۲۷

فهرست

عنوان | صفحه

۲-۷- سنجش فعالیت آنزیم پراکسیداز ۲۸
۲-۸- سنجش پروتئین کل با استفاده از روش لوری ۲۹
۲-۹- جداسازی قند های محلول ۳۰
۲-۱۰- محاسبات آماری ۳۲

فصل سوم (نتایج)

۳-۱- نتایج مورفولوژیک ۳۳
۳-۲- نتایج سنجش رنگیزه های فتوسنتزی ۳۵
۳-۳- نتایج نقطه جبران CO_2 ..... ۳۷
۳-۴- نتایج میزان فتوسنتز ۳۸
۳-۵- نتایج میزان تنفس ۳۸
۳-۶- نتایج پرولین برگ ۳۹
۳-۷- نتایج پرولین ریشه ۳۹
۳-۸- نتایج پراکسیداز ۴۰
۳-۹- نتایج پروتئین ۴۰
۳-۱۰- نتایج قند محلول ۴۱
۳-۱۱- جداول و نمودارها ۴۲

فصل چهارم (بحث و تفسیر)

۴-۱- بحث نتایج مورفولوژیک ۸۰
۴-۲- بحث نتایج رنگیزه های فتوسنتزی ۸۰
۴-۳- بحث نتایج فتوسنتز ، تنفس و نقطه جبران CO_2 فتوسنتزی ۸۱
۴-۴- بحث نتایج پرولین ۸۲
۴-۵- بحث نتایج پراکسیداز ۸۳
۴-۶- بحث نتایج پروتئین ۸۳
۴-۷- بحث نتایج قند محلول ۸۴

پیشنهادات

منابع

فصل اول

مقدمه

۱-۱ - اهداف و پیشینه تحقیق :

پاسخ‌های گیاهان به تنش های متنوع محیطی به شیوه های مختلف مورد بررسی قرار گرفته است که در این میان ، بررسی سیستم آنتی اکسیدانی گیاهان یکی از جالب‌ترین و مهم‌ترین آنها به شمار می رود .

کاروتنوئیدها گروهی از آنتی اکسیدانها هستند (به ویژه کاروتنوئیدهای چرخه گزانتوفیل) ، که امروزه اثرات درمانی آنها بر روی بیماریهای عروق کرونر و سرطانهای متعدد مورد بررسی و تحقیق قرار دارد و پزشکان مصرف غذاهای سرشار ازکاروتنوئیدها را توصیه می‌کنند.

نقش کاروتنوئیدهای مذکور در طی تنش های نوری اثبات شده است ، اما چنین به نظر می رسد که نقش این چرخه و رنگیزه های آن محدود به محافظت نوری نشده و در سایر تنش ها نیز بتواند نقش هایی را ایفا کند مثلاً در طی مطالعات انجام شده بر روی تنش سرما، این تنش در دو محیط نوری بالا و پایین مورد بررسی قرار گرفت و نتایج حاصله دلالت براین داشته است که در تنش سرما حتی در نور پایین علائم بازدارندگی نوری بروز می‌کند. همچنین در تنش نیتروژن نیز نقش رنگیزه های چرخه گزانتوفیل نشان داده شده است . از دیگر تنش هایی که باعث فعال شدن این چرخه می‌شود می‌توان بکارگیری جریان الکتریکی و تیمار های حرارتی را نام برد .

تنش شوری یکی از مهمترین تنش های موجود است که غالباً این تنش همراه تنش نوری است و در این پژوهش سعی شده است که اثر متقابل این دو نوع تنش بررسی شود و وضعیت کاروتنوییدها در این شرایط مورد بررسی قرار گیرد.

از دیگر اهداف این پژوهش بررسی دوره ای تغییرات فیزیولوژیکی گیاه گوجه فرنگی در طی دوره اعمال تنش است.

۱-۲ - معرفی تیره سیب زمینی (Solanaceae) :

گیاهان این تیره معمولا علف هایی یک ساله (مانند گوجه فرنگی و سیب زمینی) یا بوته های دو ساله و پایا و گاهی نیز درختچه های با ساقه های سخت و چوبی و خاردار و یا فاقد خار هستند . برگ ها متناوب وفاقد گوشوارک و با پهنکی ساده و گاهی مانند برگ های گوجه فرنگی مرکب شانه ای و دارای برگچه های نا برابرهستند . گل ها نرماده و یا به ندرت تک جنسی و ۵ پر و چهار چرخه ای و مادگی ۲ برچه ای بوده، فرمول کلی گل در آنها به صورت ۵ کاسبرگ + ۵ گلبرگ + ۵ پرچم +۲ برچه است که برچه ها بطور مورب و در جهت خلفی و قدامی گل قرار می گیرند .گل آذین ها معمولا به صورت گرزن دو سویه است ولی عدم رشد برخی ازگلها و همچنین توقف رشد جوانه های مولد انشعابات در آنها موجب می شود تا حالت گرزن یک سویه و حلزونی شکل به خود گیرند. در عین حال این تحلیل بلادون ها (شابیزک) بسیارشدید است و باعث می شود تا گل آذین ها در این گیا هان با بقیه گیاهان متفاوت باشد و حتی گلها ظاهرا به صورت منفرد روی ساقه قرار گیرند. میوه به صورت سته یا کپسول است. دانه ها آلبومن دار و دارای جنین راست ، خمیده و یا حلزونی هستند. کروموزوم پایه (x=12) است. تیره سیب زمینی را ازنظر کاربرد دارویی و غذایی باید یکی ازتیره های بسیار مهم نهاندانگان به شمار آورد. برخی ازآنان ازنظر غذایی اهمیت جهانی دارند مثل سیب زمینی که روزانه در حد قابل توجهی ، غذای مردم جهان را تشکیل می دهد (قهرمان، ۱۳۷۳) .

این تیره یکی ازتیره های مهم با ۵۸ جنس و نزدیک به ۲۰۰۰ گونه است که ۹۰۰ گونه آن را فقط جنس سولانوم تشکیل می دهد. گونه های سیب زمینی در نواحی گرمسیری به فراوانی یافت می شود و به تدریج به طرف مناطق معتدله از وفور آنها کاسته می شود. خاستگاه و عرصه اصلی انتشار این تیره آمریکا است که حدود ۴۰ جنس ازآن در آنجا می رویند. ۱۰ جنس در اروپا ، ۱۵ جنس در آسیا و ۱۰ جنس در آفریقا انتشار دارد .۱۲ جنس این تیره به طور پراکنده درنواحی مختلف ایران می روید (قهرمان ،۱۳۷۳).

۱-۳ - مشخصات گیاه شناسی گوجه فرنگی و خاستگاه آن :

گوجه فرنگی با نـام علمـی (*Lycopersicon esculentum Mill.*) و ازتیره سیب زمینی می باشد گیاهی است علفی و کرکدار،که معمولا به صـورت یکسـاله کشت می‌شود

اشکال وحشی لیکو پرسیکون دارای بیش از۸ گونه است. توزیـع و پراکنـدگـی طبیعـی گونه های وحشی أین گیاه محدود به کوههای آند می شود. این گیاه ابتدا ازموطن خود یعنی پرو به ایتالیا و سپس به سایر مناطق اروپا گسترش یافت.

گوجه فرنگی در مناطق بومی یا گرمسیری بصـورت چنـد سـاله اسـت ولـی در منـاطق معتدله به صورت یکساله کشت می شود .

برگها در این گیاه درشت بوده و به طول ۲۰ سانتی متر می رسند ،برگچه ها تخـم مرغی تا تخم مرغی نیزه ای ،بطور نامنظم بریده تا شانه ای،جام گـل چرخـی، بـه قطـر ۲/۵ -۲ و به رنگ زرد ، کاسه گل دارای ۵ دندانه بوده که تا قـاعده بریـده شـده و روی میوه باقی می ماند قاعده گل ها روی ساقه به طور سه در میان در گره های برگی ظاهر می‌شود گلدهی بصورت دایره ای بوده و در هر روز یک تا دو گل باز می شود.گل دهـی در یک گل آذین قبل ازآنکه درگل آذین قدیمی تر متوقف گردد ، شروع می شـود . بـه این دلیل تمامی مراحل باز شدن معمولا در یک شاخه وجود دارد .

گل دو جنسی بوده و مادگی توسط لوله تو پر ایجاد شـده بوسـیله پـرچـم هـا پوشـیده می‌شود دانه های گرده ازحفره های جانبی و کناری پرچم ها بـه داخـل حفـره مرکـزی ریخته می شوند ،از آنجا که گل به حالت آویزان است ،دانه هـای گـرده توسـط نـیروی ثقل به دهانه لوله جایی‌که کلاله قرار دارد ، می افتند.پس گرده افشانی به صورت خـود به خودی صورت می گیرد.

میوه گوجه فرنگی به قطر ۱۰-۲ سانتی متر ، کروی ، بیضـوی ، تخـم مرغـی یـاگلابـی شکل قبل ازو رسیدن پوشیده ازکرک های کوتاه غده دار است اما پس ازرسـیدن بـدون کرک و صاف وبه صورت سته ای درشت و قرمز یا نارنجی است .

۱-۴- تنش فتواکسیداتیو در گیاهان :

اکسیژن مولکولی ، بـه عنـوان نتیجـه اکسیداسـیون آب ، بوسـیله زنجـیره انتقـال الکترون فتوسنتزی تولید می‌شود ، این زنجیره همچنین می‌تواند اکسیژن را بـه عنـوان پذیرنده الکترون استفاده کنـد . حتـی تحـت شـرایط مطلـوب ، فرایندهـای متـابولیک فراوانی ، انواع اکسیژن فعال را تولید می کنند . در گیاهان ، مهم‌ترین این فرایندهـا بـا رویدادهای وابسته به نور پیش برده می شوند . از آنجایی‌کـه سـلول هـای فتوسـنتزی ، محتوی آرایش‌هایی از رنگیزه های فتوسنتزی هستند و این سلول‌ها اکسیژن را تولیـد و مصرف می‌کنند ، این سلول‌ها آماده یا مستعد برای تنش اکسیداتیو هستند .

سیستم انتقال الکترون فتوسنتزی ، منبـع اصلـی انـواع اکسـیژن فعـال در بـافت هـای گیاهی است (Asada , 1994) . این سیسـتم پتانسـیل لازم را بـرای تولیـد اکسـیژن سینگلت و سوپراکسید دارد . عقیده بر این است که ، تولید انواع اکسـیژن فعـال ، یـک پاسخ غیر قابل اجتناب عملکـرد زنجـیره انتقـال الکـترون فتوسـنتزی در یـک اتمسـفر اکسیژنی است .

فرایندهای فتوسنتزی اصلی مصرف کننده اکسیژن دو نوع هستند :

۱-فرایند اکسیژناسیون روبیسکو (فرآیند اساسی در مسیر تنفس نوری)

۲- احیاء مستقیم اکسیژن مولکولی بوسیله زنجیره انتقال الکترون PSI

بعلاوه ، اجزاء معینی از PSII قادر به احیاء اکسیژن مولکولی است (Kow , 1982 & Berger , 1993 & Benoun , 1994) .

متابولیسم گیاهی براحتی به انتشار نامنظم الکترون یا دادن انرژی بـه اکسـیژن تـن در نمی‌دهد ، تحت شـرایط غـیر تنـش ، سیسـتم دفـاعی آنتـی اکسـیدان ، محـافظت مناسبی را برعلیـه اکسـیژن فعـال و رادیکـال هـای آزاد اعمـال می‌کنـد (Asada & Tkahashi , 1993) . تنش اکسیداتیو اساساً یک فرایند تنظیم شده است و توازن بیـن ظرفیت‌های اکسیداتیو و آنتی اکسیداتیو ، سرنوشت گیاه را تعییـن می‌کنـد . مراکـز یـا جایگاه هایی مانند پروتئین مرکز واکنش PSII (D1) و فضای آپـوپلاسـتی محـافظت خیلی کمی را بر علیه آسیب اکسیداتیو دارند (Castillo & Greppin , 1988 ; Luwe , 1993) .

۱-۵ - تشکیل اکسیژن سینگلت :

رنگیزه های کلروفیل همراه سیستم انتقال الکترون مخزن اولیه اکسیژن سینگلت است . اکسیژن سینگلت هم‌چنین ، می‌تواند به عنوان فرآورده فرعی فعالیت لیپواکسیژناز باشد . اکسیژن سینگلت هم مشابه رادیکال هیدروکسیل شدیدا تخریب کننده است . دو استراتژی برای دفاع برعلیه اکسیژن سینگلت در غشاهای تیلاکوئیدی وجود دارد :

۱-تنظیم دستگاه جمع کننده نور برای حداقل کردن تولید کلروفیل تریپلت

۲- خاموشی سریع وضعیت کلروفیل تریپلت و اکسیژن سینگلت، توسط خاموش کننده های متصل به غشا

عمر کلروفیل سینگلت توسط دو فرایند عمده کاهش داده می‌شود(Harbinson , 1994):

۱-فتوشیمیایی و انتقال الکترون در مراکز واکنش،

۲- فرایند های درگیر در اتلاف دمایی انرژی تحریکی اضافی است که ، کلروفیل سینگلت (وضعیت تحریک شده) را به وضعیت زمینه فرومی نشاند .

۱-۶- تولید سوپر اکسید :

دو مرکز تولید سوپر اکسید روی فتوسیستم یک وجود دارد (Asada , 1994 ; Foyer & Harbinson, 1994) . اساس احیا اکسیژن در *invivo* احتمالا از طریق فردوکسین (Fd) پیش برده می شود ، که فردوکسین احیا شده اکسیژن مولکولی را به رادیکال سوپر اکسید احیا می‌کند و سپس از طریق دیسموتاسیون سوپر اکسید ، پراکسید هیدروژن تولید می شود ، این فرایند خود به خود انجام می‌شود اما بوسیله سوپراکسید دیسموتاز (SOD) ، سرعت این فرایند به مقدار زیادی افزایش می یابد.

۱-۷- سیستم دفاعی آنتی اکسیدانی کلروپلاست و رابطه آن با فتوسنتز :

برای مقابله با سمیت انواع اکسیژن فعال ، سیستم دفاعی آنتی اکسیدانی قوی (مرکب از آنزیمی و غیر آنزیمی) در همه سلول های گیاهی حضور دارد .

درحالی‌که ، سوپراکسید و پراکسید هیدروژن بوسیله آنزیم ها پاک‌سازی می‌شوند، تخریب آنزیمی رادیکال هیدروکسیل و اکسیژن سینگلت ، مشاهده نشده است .سم زدایی این انواع ، بوسیله اسکونجرها یا جاروکننده های غیر آنزیمی وخاموش کننده های متصل به غشا انجام می‌شود.

آنتی اکسیدانهای غیر آنزیمی ، عموما مولکول های کوچکی هستند ، که از اینها ، آنتی اکسیدانهای هیدروفیلی (آسکوربات و گلوتاتیون) و آنتی اکسیدانهای لیپوفیلی (رنگیزه های کاروتنوئید و آلفا توکوفرول) ، اجزا اساسی موجودات فتوسنتزی هستند. ترکیبات فلاونوئیدی و فنولیک هم سوپراکسید ، اکسیژن سینگلت و رادیکال هیدروکسیل را پاک‌سازی می‌کنند . مولکول های کمپلکس مثل فیتیک اسید ، فیتوفریتین و فیتوکلاتین ها کمپلکس هایی را با فلزات برای ممانعت تولید رادیکال آزاد تشکیل می‌دهند.

اجزای آنتی اکسیدانی آنزیمی شامل سوپراکسیددیسموتاز ، کاتالاز ، آسکوربات پراکسیداز و آنزیم های درگیر در سنتز و باز تولید آنتی اکسیدانهای با جرم مولکولی پایین است . تخریب پراکسید هیدروژن ، یک عملکرد مهم پراکسیدازهای گیاهی است که، آسکوربات را به عنوان دهنده هیدروژن استفاده می‌کند . در برگ‌ها ، آسکوربات پراکسیداز در شکل های متصل شده یا باند شده به تیلاکوییید ، شکل استرومای و شکل سیتوزولی محلول یافت می‌شود (Chen , 1989 ; Asada , 1992) . آسکوربات پراکسیدازهای کلروپلاست از آسکوربات پراکسیدازهای سیتوزولی متمایزند ، جرم مولکولی آسکوربات پراکسیدازهای تیلاکوییدی ۱۰ کیلو دالتون بیشتر از پروتئین استرومایی است . نقش فرایندهای پراکسیداز مهلر در تنظیم انتقال الکترون فتوسنتزی نشان داده شده است . سیستم جاروکننده وابسته به آسکوربات در غشا تیلاکوییدی ، در تعدیل قدرت یا راندمان کوآنتومی فتوسیستم دو (بویژه در نور اضافی) نقش بسیار مهمی دارد .