دانشکده علوم

پایان نامه کارشناسی ارشد فیزیولوژی گیاهی

بررسی تاثیر اسید سالیسیلیک بر میزان پرولین و فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز (GPOX) در گیاه نخود (*Cicer arietinum* L.) مواجه با تنش خشکی

استاد راهنما:

دکتر مهرداد لاهوتی

استاد مشاور:

دکتر علی گنجعلی

نگارش و پژوهش:

رضوان رمضان نژاد

تابستان ۱۳۹۱

فهرست مطالب

چکیده ۱

فصل اول: مقدمه و کلیات

۱-۱ مقدمه ۴

۱-۱ ویژگی های گیاه شناسی نخود ۶

۱-۱-۱ مورفولوژی نخود ۶

۱-۱-۲رده بندی گیاه نخود (*Cicer arietinum* L.) ۷

۱-۱-۳ انواع بذر در گیاه نخود ۸

۱-۱-۴ ترکیبات شیمیایی نخود ۸

۱-۲ تنش خشکی ۹

۱-۲-۱ تاثیر تنش خشکی بر فتوسنتز ۹

۱-۲-۲ چگونگی درک تنش توسط سلول ۱۲

۱-۲-۳ آبسزیک اسید به عنوان هورمون علامت در تنش خشکی ۱۲

۱-۲-۴ نقش اسمولیت ها در تنظیم اسمزی گیاهان مواجه با تنش خشکی ۱۴

۱-۴-۶ تاثیر تنش خشکی بر فعالیت آنتی اکسیدانها ۱۵

۱-۴-۷مکانیسمهای سازشی گیاهان در شرایط تنش خشکی ۱۶

۱-۵ هورمون‌های گیاهی ۱۹

۱-۵-۱ اسید سالیسیلیک ۱۹

۱-۵-۱-۱ تاریخچه اسید سالیسیلیک ۱۹

۱-۵-۱-۲بیوسنتز اسید سالیسیلیک ۲۱

۱-۵-۱-۳- شکل ذخیره ای اسید سالیسیلیک در گیاهان ۲۲

۱-۵-۱-۴ برهمکنش SA با هورمون های گیاهی ۲۳

۱-۵-۱-۴-۱ برهمکنش SA با اسید جیبرلیک (GA) ۲۳

۱-۵-۱-۴-۲ برهمکنش SA با اتیلن ۲۶

۱-۵-1-۵ نقش SA در تولید گرما ۲۷
۱-۵-۱-۶ اثر اسید سالیسیلیک بر گلدهی ۲۸
۱-۶-اهداف تحقیق: ۲۹

فصل دوم: مواد و روش ها

مواد و روش ها ۳۱
۲-۱ کاشت بذر و اعمال تیمارهای آزمایشی ۳۱
۲-۲- سنجش پارامترهای مورفولوژیکی گیاه ۳۲
۲-۲-۱ اندازه گیری طول ریشه و اندام هوایی ۳۲
۲-۲-۲به دست آوردن وزن خشک ریشه و اندام هوایی ۳۲
۲-۲-۳ اندازه گیری شاخص نسبت وزن خشک اندام هوایی به ریشه ۳۲
۲-۳-۱ سنجش شاخص پایداری غشا ۳۲
۲-۳-۲ سنجش کارایی فتوسیستم (F_V/F_M) II : ۳۳
۲-۳-۳ اندازه گیری مقاومت روزنه ای ۳۳
۲-۳-۴ اندازه گیری پتانسیل آب برگ ۳۳
۲-۴ سنجش پارامترهای بیوشیمیایی ۳۴
۲-۴-۱ استخراج و سنجش رنگیزه های فتوسنتزی (کلروفیل و کاروتنوئید) ۳۴
۲-۴-۲ استخراج و سنجش پرولین ۳۴
۲-۴-۲-۱ تهیه معرف اسید نین هیدرین ۳۵
۲-۴-۲-۲رسم منحنی استاندارد پرولین ۳۶
۲-۴-۳-روش استخراج عصاره آنزیمی ۳۷
۲-۴-۴-روش استخراج و سنجش گایاکول پراکسیداز ۳۷
۲-۵ آنالیزهای آماری ۳۷

فصل سوم: نتایج

۳-۱نتایج مربوط به بررسی صفات مورفولوژیکی ۳۹
۳-۱-۱ ارتفاع گیاه ۳۹

۳-۱-۲ وزن خشک اندام هوایی ۴۱

۳-۱-3 طول ریشه ۴۳

۳-۱-۴ وزن خشک ریشه ۴۴

۳-۱-۵ نسبت وزن خشک بخش هوایی به وزن خشک ریشه..... ۴۵

۳- ۲ نتایج مربوط به بررسی پارامترهای فیزیولوژیکی ۴۷

۳-۲-۱ مقاومت روزنه ای ۴۷

۳-۲- ۲ شاخص پایداری غشاء ۴۹

۳-۲-۳ کارایی فتوسیستم II (Fv/Fm)..... ۵۳

۳-۲-۴ پتانسیل آب برگ ۵۵

۳-۳نتایج مربوط به بررسی متغیرهای بیوشیمیایی..... ۵۷

۳-۳-۱ میزان پرولین..... ۵۷

۳-۳- ۲ نتایج مربوط به بررسی رنگیزه های فتوسنتزی ۶۰

۳-۳-۲-۱ محتوای کلروفیل a..... ۶۰

۳-۳-۲-۲ کلروفیل b ۶۱

۳-۳-۲-۳ نسبت کلروفیل a/b..... ۶۳

۳-۳-۲-۴ محتوای کلروفیل کل..... ۶۵

۳-۳- ۲-۵ کاروتنوئید..... ۶۷

۳-۳-۲-۶ فعالیت گایاکول پراکسیداز ۷۰

فصل چهارم: بحث و نتیجه گیری

۴-۱ بحث در نتایج حاصل از پارامترهای مورفولوژیکی ۷۵

۴-۲ بحث در نتایج حاصل از صفات فیزیولوژیکی ۷۸

۴-۳بحث در نتایج حاصل از صفات بیوشیمیایی..... ۸۲

پیشنهاد ۸۸

منابع ۸۹

پیوست ۹۸

چکیده انگلیسی ۱۱۴

فهرست اشکال

شکل ۱-۱ نمایی از دانه ، برگ و گل نخود..... ۶

شکل ۱-۲ تجزیه و تخریب پروتئین D_1 توسط آنزیمهای ویژه در شرایط تنش خشکی..... ۱۰

شکل ۱-۳ افزایش مسیر انتقال الکترون چرخه ای در زمان تنش..... ۱۱

شکل ۱- ۴پاسخهای گیاهی به تنش خشکی. چپ، پاسخهای سازشی بلند مدت، راست، پاسخهای سازشی کوتاه مدت ۱۸

شکل ۱-۵ ساختار شیمیایی سالیسیلیک اسید ۲۰

شکل ۱- ۶ مسیر شماتیک برای بیوسنتز و متابولیسم SA..... ۲۵

شکل ۲-۱ نمودار منحنی استاندارد پرولین..... ۳۶

فهرست جداول

جدول ۱- آنالیز واریانس داده های مربوط به صفات مورفوفیزیولوژیکی دو ژنوتیپ نخود..... ۹۹

جدول۲- آنالیز واریانس داده های مربوط به صفات فیزیولوژیکی دو ژنوتیپ نخود..... ۱۰۰

جدول ۳- آنالیز واریانس داده های مربوط به صفات بیوشیمیایی دو ژنوتیپ نخود..... ۱۰۱

جدول ۴-اثر ژنوتیپ، مقدار مصرف اسید سالیسیلیک بر خصوصیات مورفولوژیکی ۱۰۲

جدول۵- اثر ژنوتیپ، مقدار مصرف اسید سالیسیلیک بر خصوصیات فیزیولوژیکی..... ۱۰۳

جدول ۶- اثر ژنوتیپ، مقدار مصرف اسید سالیسیلیک بر خصوصیات بیوشیمیایی..... ۱۰۴

جدول ۷- بررسی اثرات متقابل تنش و اسید سالیسیلیک (SA) بر صفات مورفولوژیکی دو ژنوتیپ نخود..... ۱۰۵

جدول ۸- بررسی اثرات متقابل تنش و اسید سالیسیلیک (SA) بر صفات فیزیولوژیکی دو ژنوتیپ نخو د ۱۰۶

جدول ۹- بررسی اثرات متقابل تنش و اسید سالیسیلیک (SA) بر صفات بیوشیمیایی دو ژنوتیپ نخود..... ۱۰۷

جدول ۱۰- مقایسه میانگین تاثیرسطوح مختلف تنش xژنوتیپ برشاخص های مورفوفیزیولوژیکی نخود..... ۱۰۸

جدول۱۱- بررسی اثرات متقابل تنش × اسید سالیسیلیک (SA) xژنوتیپ بر صفات موفوفیزیولوژیکی..... ۱۰۹

جدول ۱۲- مقایسه میانگین تاثیرسطوح مختلف تنش xژنوتیپ برشاخص های فیزیولوژیکی..... ۱۱۰

جدول ۱۳- بررسی اثرات متقابل تنشx اسید سالیسیلیک (SA)xژنوتیپ بر صفات فیزیولوژیکی..... ۱۱۱

جدول ۱۴- مقایسه میانگین تاثیرسطوح مختلف تنش xژنوتیپ برشاخص های بیوشیمیایی..... ۱۱۲

جدول ۱۵- بررسی اثرات متقابل تنشx اسید سالیسیلیک (SA) × ژنوتیپ بر صفات بیوشیمیایی..... ۱۱۳

چکیده

به منظور بررسی اثرات توام تنش خشکی و اسید سالیسیلیک (SA) بر تغییرات مورفوفیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاه نخود، آزمایشی بر روی دو ژنوتیپ از مجموعه کلکسیون نخود مشهد[1] (MCC441 و MCC358) در چهار سطح تنش خشکی بر اساس ظرفیت زراعی[2] (۱۰۰%FC، ۷۵%FC ، ۵۰%FC و ۲۵%FC) و تیمار SA (۰/۷mM) به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملا تصادفی و با سه تکرار صورت گرفت. بر اساس نتایج به دست آمده ، تنش خشکی باعث کاهش تمام پارامترهای مورفولوژیکی گیاه شد که در مورد ارتفاع و وزن خشک بخش هوایی تاثیر تنش خشکی بر ژنوتیپ MCC358 بیشتر از ژنوتیپ دیگر بود. طول ریشه در ژنوتیپ MCC441 در شرایط تنش خشکی در سطح تنش ۷۵%، ۵۰% و۲۵% کاهش بیشتری نسبت به شاهد یافت. در شرایط تنش خشکی مقاومت روزنه ای گیاه افزایش یافت که این افزایش در ژنوتیپ MCC358 نسبت به شاهد بیشتر بود. سایر پارامترهای فیزیولوژی (پتانسیل آب برگ، شاخص پایداری غشاء و کارایی فتوسیستم II) در شرایط تنش خشکی کاهش یافت که در تمام این موارد تاثیر تنش خشکی بر ژنوتیپ MCC441 بیشتر از ژنوتیپ دیگر بود. در شرایط تنش خشکی میزان کلروفیل b،a و کلروفیل کل کاهش و نسبت کلروفیل a/b افزایش یافت که در ژنوتیپ MCC441 این افزایش در نسبت کلروفیل a/b نسبت به شاهد بیشتر از ژنوتیپ دیگر بود. میزان کاروتنوئیدها نیز در شرایط تنش خشکی کاهش یافت که در ژنوتیپ MCC441 نسبت به شاهد بیشتر بود. میزان پرولین برگ در سطح تنش ۲۵% و ۵۰% افزایش یافت که در ژنوتیپ MCC441 این افزایش بیشتر از ژنوتیپ دیگر بود. فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز نیز در سطح تنش ۵۰% و۲۵% به طرز معنی داری افزایش یافت که در ژنوتیپ MCC358 این افزایش نسبت به شاهد بیشتر بود. تیمار SA باعث افزایش ارتفاع و وزن خشک بخش هوایی و همچنین طول و وزن خشک ریشه شد که این افزایش در ژنوتیپ MCC358 بیشتر از

1- Mashhad Chickpea Collection (MCC) 2- Field capacity(FC)

ژنوتیپ دیگر بود. نسبت وزن خشک اندام هوایی/ وزن خشک ریشه بعد از تیمار با SA کاهش یافت که در ژنوتیپMCC441 نسبت به شاهد کاهش بیشتری نشان داد. مقاومت روزنه ای،کارایی فتوسیستم II وپتانسیل آب برگ بعد از تیمار با SA افزایش یافت که در ژنوتیپ MCC358 این افزایش بیشتر از ژنوتیپ دیگر بود، اما افزایش شاخص پایداری غشاء در ژنوتیپ MCC441 بیشتر بود. همچنین تیمار SA باعث افزایش رنگیزه های فتوسنتزی شد. میزان پرولین در ژنوتیپ MCC441 بعد از تیمار با SA افزایش یافت. همچنین تیمار SA باعث افزایش فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز در ژنوتیپ MCC358 شد، اما تاثیر معنی داری بر میزان فعالیت آنزیم مذکور در ژنوتیپ MCC441 نداشت. به نظر می رسد که تاثیر زیان آور تنش خشکی بر ژنوتیپ MCC441 بیشتر از ژنوتیپ MCC358 بوده است و SA نتوانست تاثیرات آنتی اکسیدانی خود را در بهبود شرایط ناشی از تنش خشکی در ژنوتیپ MCC358 به خوبی اعمال کند.

واژه های کلیدی: تنش خشکی ، اسید سالیسیلیک ، شاخص پایداری غشاء ، ژنوتیپ ، کارایی فتوسیستم II

فصل اول

مقدمه و کلیات

۱-۱ مقدمه

حبوبات به دلیل میزان پروتئین بالا (تقریباً دو برابر غلات) و توانایی تثبیت بیولوژیکی ازت در کشاورزی و تغذیه بشر اهمیت قابل توجهی دارند . در بین حبوبات، نخود یکی از مهمترین آنهاست ، که از نظر سطح زیر کشت با داشتن متجاوز از ۱۰ میلیون هکتار سطح زیر کشت جهانی، پس از لوبیای معمولی رتبه دوم و از نظر میزان تولید دانه پس از لوبیا و نخود فرنگی رتبه سوم را به خود اختصاص داده است(۶۵).

نخود محصولی است که در سرتاسر دنیا کشت می شود و به شرایط آب و هوایی متفاوت از معتدل تا گرم و از مرطوب تا خشک سازگار است (۱۵). این گیاه به عنوان یک منبع غذایی مهم برای انسان و جانوران مطرح می باشد. علاوه بر آن در حاصلخیزی خاک به ویژه در مناطق خشک و کم باران نقش مهمی ایفا می کند. خصوصیاتی همچون توانایی تثبیت نیتروژن، ریشه دهی عمیق و استفاده مؤثر از نزولات جوی سبب شده است که این گیاه نقش مهمی در ثبات تولید نظام های زراعی در کشاورزی پایدار ایفا نماید(۶۵).

خشکی یکی از مهم ترین عوامل تنش است در کشور ما نیز نخود نسبت به سایر حبوبات از سطح زیر کشت، تولید و اهمیت بیشتری برخوردار بوده، اما عملکرد آن نسبتاً پایین است. پتانسیل پایین عملکرد ارقام نخود را میتوان به علت به کارگیری محدود نهادهای کشاورزی و عدم اتخاذ روش های مناسب تولید دانست. عامل مهم دیگری که سبب کاهش تولید و نوسان های دایمی یا موقتی عملکرد آن میشود، حساسیت ارقام موجود به تنشهای زیستی (آفات و بیماریها) و غیرزیستی (خشکی ، شوری، سرما و...) است. در میان تنشهای غیرزیستی، شوری و خشکی به ویژه بر رشد و عملکرد نخود تأثیر منفی دارند، به طوری که در خاکهای شور عملکرد گیاه اندک است(۵۴).

ازدیاد جمعیت و نیاز روز افزون بشر به مواد غذایی از یک طرف و محدودیت منابع تولید از طرف دیگر اندیشه محققان و دولتمردان را در این راستا سوق داده که تنها راه دستیابی به خود کفایی کشاورزی ، به دلیل محدود

بودن منابع آب و خاک هر کشور افزایش عملکرد در واحد سطح می باشد، و این میسر نمی گردد، مگر با تولید ارقام پر محصول که با بهره گیری از علم ژنتیک می توان به این مهم دست یافت .

پژوهشگران تلاشهای بسیاری کرده اند تا بتوانند از هورمونهای گیاهی به صورت کاربرد خارجی به منظور بهبود کارایی گیاهان استفاده کنند. از طرفی استفاده از سالیسیلیک اسید به عنوان یک شبه هورمون گیاهی بسیار مورد توجه قرار گرفته است. این شبه هورمون که یک ترکیب فنولیک می باشد ، نقش مهمی در تنظیم فعالیتهای بیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاهان ایفا می کند. امروزه مطالعات گوناگونی تاثیر غلظتهای مختلف این فیتوهورمون گیاهی را در گیاه نخود در تنشهای گوناگون مورد بررسی قرار داده اند. این پژوهش به دلیل اهمیت نخود در بین حبوبات به عنوان یک منبع غذایی مهم و با توجه به شرایط آب و هوایی خشک کشور ایران که باعث کاهش میزان تولید این محصول شده است، و برای تعیین میزان حساسیت ژنوتیپ های نخود نسبت به شرایط تنش خشکی و همچنین بررسی اثر سالیسیلیک اسید بر بهبود تحمل آسیبهای ناشی از تنش خشکی در گیاه مزبور انجام شد.

۱-۲ ویژگی های گیاه شناسی نخود

۱-۲-۱ مورفولوژی نخود

نخود، گیاهی است با نام علمی *Cicer arietinum* از خانواده حبوبات و علفی، یک‌ساله، کوچک، کرک‌دار، روزبلند که تقریبا ۲۵ تا۵۰ سانتی‌متر ارتفاع دارد. گلهای آن سفید رنگ مایل به قرمز یا آبی بطورتک تک بر روی ساقه قرار دارد. میوه ی آن بصورت نیام و غلاف آن کوچک، متورم و نوک تیز بطول ۲ تا ۳ سانتیمتر است، که در آن یک دانه نخود به رنگ نخودی یا سیاه قرار می گیرد .

ریشه ی آن به‌خوبی منشعب شده و تا عمق ۱ الی ۲ متری خاک نفوذ می‌کند. ساقه ی آن مستقیم، منشعب، استوانه‌ای و پرزدار است. برگ‌های آن مرکب، متناوب که حدود ۵ سانتی‌متر طول داشته و دارای ۹ تا ۱۵ جفت برگچه با یک برگچه ی منفرد در انتها است. گل‌های نخود دارای کاسه ی گلی بلند و باریک بوده که از ۵ کاسبرگ به هم پیوسته تشکیل یافته است. همچنین دارای یک تخمدان و ۱۰ پرچم به‌شکل دیادلفوس است. پرچم‌ها هم زمان با بازشدن جداره ی غشاء بساک به طور دسته جمعی و قبل از باز شدن گل در بالای کلاله قرار می‌گیرند، لذا امکان دگرگشنی را کاهش می‌دهند(۱۰۶).

شکل ۱-۱ نمایی از دانه ، برگ و گل نخود (www.centralclubs.com)

۱-۲-۲رده بندی گیاه نخود (*Cicer arietinum* L.)

نخود زراعی با نام علمی *Cicer arietinum* می باشد که به خانواده بقولات (Fabaceae) تعلق دارد و رده بندی آن به صورت زیر است (۱۰۶) :

شاخه : MegnolioPhyta

رده : MegnolioPsida

زیر رده : Rosidae

راسته : Fabales

تیره : Fabaceae

زیر تیره : Faboideae

جنس : Cicer

گونه : arietinum

۱-۲-۳ انواع بذر در گیاه نخود

الف : نخود کابلی : در نخود نوع کابلی رنگ بذر معمولا سفید تا کرم است و هر غلاف یک یا دو بذر درشت داشته و وزن هزار دانه آن بیشتر از ۲۵۰ گرم می باشد. ارتفاع بوته متوسط تا بلند و بدون ماده رنگی آنتوسیانین (گلها سفید رنگ) است. بیشتر ارقام نخود در دنیا از نوع کابلی هستند، به جز قسمت های کوچکی در ایران و در دره نیل که به کشت نوع محلی اختصاص یافته است . نخود کابلی را در بهار کشت می کنند (۱۰۶) .

ب: نخود محلی یا دسی : نخود دسی دارای بذور کوچک با شکلهای نامنظم و رنگ های مختلف می باشند. معمولا در هر غلاف ۲ تا ۳ بذر وجود دارد. ارتفاع گیاه کوتاه و حاوی مواد رنگی آنتوسیانین (گلهای ارغوانی رنگ) است . نخودهای دانه سیاه متعلق به گروه نخود محلی هستند و دانه آنها معمولا به صورت لپه استفاده می شود. نخودهای دانه سیاه از لحاظ مقاومت به بیماریها و آفات نسبت به نخودهای دانه سفید مقاومتر می باشند(۱۰۶).

۲-۱-۴ ترکیبات شیمیایی نخود :

در صد گرم نخود مواد زیر موجود است:

آب ۱۰ گرم، پروتئین ۲۰ گرم، نشاسته ۱۵۵ میلی گرم، کلسیم ۱۵۰ میلی گرم، فسفر ۳۵ میلی گرم، آهن ۷ میلی گرم، سدیم ۲۵ میلی گرم، پتاسیم ۷۸۰ میلی گرم، ویتامین آ ۵۰ واحد، ویتامین ب۱ ۰/۳ واحد، ویتامین ب۲ ۰/۱۵ واحد، ویتامین ب ۳۲ میلی گرم و مواد روغنی ۵ گرم

نخود همچنین دارای مقدر بسیار کمی ارسنیک ، اسید اگزالیک ، اسید استیک و اسید مالیک و املاح کمیابی نظیر بور ، لیتیوم و مس است . ضمنا دارای موادی مانند لسیتین ، گالاکتان ، ساکاروز ، دکستروز و سلولز در نخود وجود دارد(۱۰۶).

۱-۳ تنش خشکی

تنش گیاهی به هر عامل زیستی و غیر زیستی گفته می شود که در چرخه زندگی گیاه ایجاد اختلال نماید. تنش ها به عنوان عوامل محدود کننده رشد گیاهان و تولید محصولات زراعی جهان مطرح می باشند(۱۱).

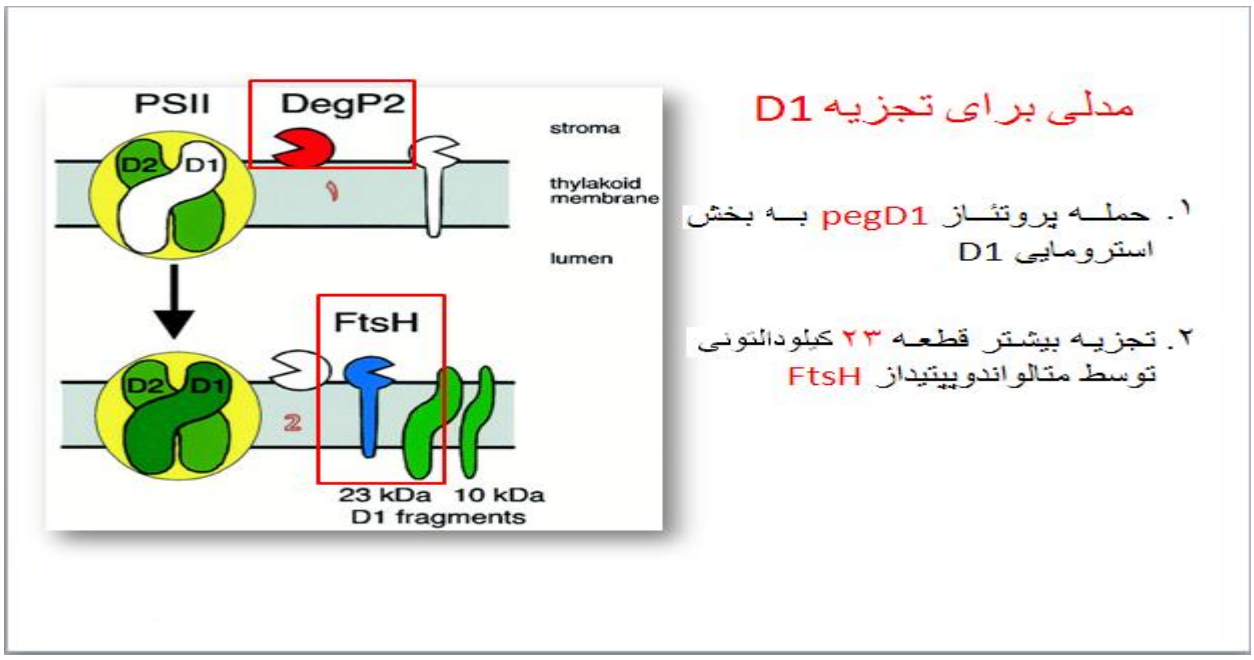
خشکی یکی از مهمترین تنش های محیطی محدودکننده تولید محصولات زراعی است (۶۸). تنش خشکی زمانی در گیاه حادث می شود، که میزان آب دریافتی گیاه کمتر از تلفات آن باشد. این امر ممکن است به علت اتلاف بیش از حد آب یا کاهش جذب و یا وجود هر دو مورد رخ دهد(۸۹). در مورد نخود تولید اندک محصول در زمان تنش خشکی ممکن است ناشی از تاثیر تنش در هریک از مراحل رویشی، زایشی و یا به دلیل خشکی نهایی در پایان چرخه زندگی گیاه باشد(۹۰).

خشکی به عنوان مهم ترین فاکتورکنترل کننده عملکرد محصولات گیاهان ، تقریبا روی کلیه فرایندهای رشد گیاهان تاثیر گذار است (۹۱). علاوه برتغییرات فیزیولوژیکی که دراثر کمبود آب در گیاه ایجاد می شود، آسیب اکسیداتیو نیز از عوامل مهم محدود کننده رشد و تولیدات گیاهی است، که در شرایط تنش ایجاد می شود. بیشترین صدمه در گیاهان مواجه با تنش، با آسیبهای اکسیداتیو در سطح سلول همراه است(۱۸).

۱-۳-۱ تاثیر تنش خشکی بر فتوسنتز

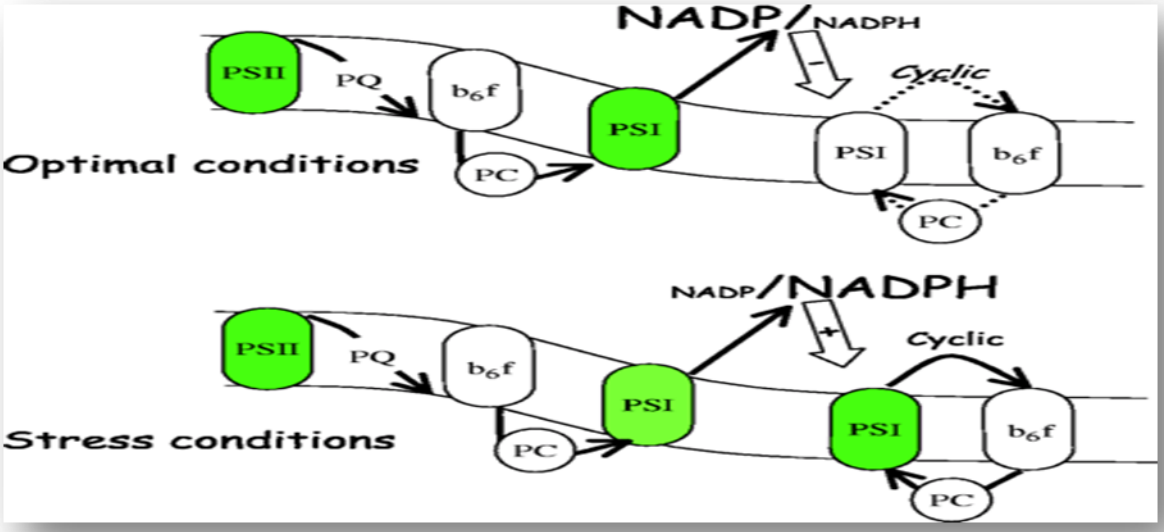
در شرایط تنش خشکی، روزنه ها در گیاه بسته می شوند، و متعاقب آن غلظت CO_2 در بافت مزوفیل کاهش می یابد. به دنبال این وضعیت واکنشهای تاریکی فتوسنتز مختل شده و محصولات حاصل از واکنشهای روشنایی که شامل ATP و NADPH است، مصرف نمی شود. در چنین شرایطی به دلیل عدم اکسید شدن مولکول NADPH ، مصرف $NADP^+$ جهت دریافت 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 سوپر اکسید (O_2^-)، پر اکسید هیدروژن (H_2O_2) و رادیکال هیدروکسیل (OH^-) می گردد(۱۰۰). از طرفی تنش خشکی با کاهش مقدار پروتئین های متصل به کلروفیل باعث کاهش کمپلکس پروتئین – رنگدانه های برداشت کننده نوری فتوسیستم II می گردد. فتوسیستم II نقش مهمی در پاسخهای فتوسنتزی گیاه به عوامل محیطی در شرایط تنش خشکی ایفا می کند(۷۵). تنش بروی مرکز واکنش فتوسیستم II و نیز LHC II از جمله تجزیه D_1 ، D_2 و CP_{43} (موجگیردرونی) تاثیر گذاشته و موجب تجزیه پروتئینهای آنها می شود (شکل ۲-۱)(۳۲).



شکل ۱-۲ تجزیه و تخریب پروتئین D_1 توسط آنزیمهای ویژه در شرایط تنش خشکی(Croce و همکاران،۲۰۱۱)

مسیر خطی انتقال الکترون به تنش حساس بوده و جریان الکترون از این مسیر کاهش می یابد. در شرایط تنش بخشی از الکترونها به جای انتقال به فتوسیستم I صرف انتقال H به داخل لومن می شوند. اسیدی شدن لومن ازآزادشدن الکترون از $P_{۶۸۰}$ جلوگیری می کند. با کاهش مسیر خطی انتقال الکترون مسیر چرخه ای جریان الکترون افزایش می یابد. با کاهش چرخه کالوین نسبت NADP/NADPH افزایش یافته و الکترون فتوسیستم I صرف احیا $O_۲$ می شود. در این شرایط نسبت ATP/ADP نیز افزایش می یابد (شکل ۲-۳)(۵۰).



شکل ۱-۳ افزایش مسیر انتقال الکترون چرخه ای در زمان تنش خشکی که منجر به افزایش نسبت NADP/NADPH می شود (Joliota و همکاران، ۲۰۱۱).

همچنین تنش خشکی باعث کاهش میزان کلروفیل در مرحله رویشی و زایشی گیاه می شود. کاهش در میزان کلروفیل باعث کاهش ظرفیت دریافت نور در گیاه شده و در نتیجه تولید گونه های اکسیژن کنشگر حاصل از دریافت انرژی مازاد نوری ، با تخریب رنگیزه های فتوسنتزی در شرایط تنش خشکی، کمتر می شود(۶۲).

۱-۳-۲ چگونگی درک تنش توسط سلول

اولین مرحله تغییر در یک پاسخ مولکولی در پاسخ به یک پیام محیطی (از قبیل کمبود آب) دریافت تنش توسط گیرنده های ویژه می باشد. این گیرنده ها آغاز کننده و یا سرکوب کننده یک پاسخ آبشاری هستند که اطلاعات را از طریق یک مسیر انتقال پیام منتقل می کند(۵۸). کومار (۲۰۱۱) بیان کرده است که تنش خشکی باعث القاء بیان ژنهای اسموسنسور AtHTK1 در آرابیدوپسیس می شود. AtHTK شامل یک بخش هیستیدین کیناز، یک بخش دریافت کننده و دو بخش تراغشایی بوده و احتمال دارد که اولین ترکیب حسگر تغییرات در پتانسیل اسمزی داخل سلول باشد، و بتواند آبشار انتقال پیام فرودست خود را فعال نموده و به این ترتیب باعث القا بیان ژن شود. ممکن است در طی کاهش آب برهمکنش ترکیبات آمفی فیلیک کاتیونی و آنیونی با غشای پلاسمایی باعث تغییر در وضعیت فیزیکی یا برهمکنش های لیپید- پروتئین غشاء شده و به این ترتیب دریافت تنش را در سلول بیدار کند(۵۸). تغییرات در وضعیت فیزیکی غشاء می تواند باعث فعال شدن پروتئین های غشایی مانند آکواپورین ها شود، که در کنترل حجم سلول یا تعادل تورگر نقش دارند. به نظر می رسد که فرایندهای پس رونویسی و پس ترجمه ای، بیش از بیان ژن در تنظیم کانالهای آبی نقش داشته باشند(۵۸).

۱-۳-۳ آبسزیک اسید به عنوان هورمون علامتی در تنش خشکی

آبسیزیک اسید (ABA) یک بازدارنده رشد گیاهی است ، که اثرات فیزیولوژیکی زیادی بر رشد و تمایز گیاهان دارد . آبسیزیک اسید بعنوان یک پیام رسان، در پاسخ به تنشهای خشکی و سایر تنشهای محیطی و نیز در بسیاری از فرایندهای فیزیولوژیکی از قبیل فتوسنتز و تنظیم باز و بسته شدن روزنه ها نقش دارد(۲). ABA در ساقه و ریشه در پاسخ به تنش های گوناگون از جمله تنش خشکی ساخته می شود(۳۰). تجمع ABA در

زمان تنش خشکی ممکن است به دلیل افزایش بیوسنتز و یا کاهش تجزیه آن باشد (۳۰) . تصور می شود که بیوسنتز ABA همراه با اپوکسیداسیون زآتین توسط زآتین اپوکسیداز به شکل پیش سازهای اپوکسی گزانتوفیل آغاز می شود (۳۰).

ABA بیان چندین ژن را از طریق فاکتورهای فعال کننده پاسخگر ABA و پروتئین کینازها یا برهمکنش فسفاتازها با Ca^{+2} در یک آبشار انتقال پیام القا می کند. همچنین ABA می تواند آبشار انتقال پیام را در داخل و خارج سلول فعال کند(۳۵). تاثیرات ABA بر روی بسته شدن روزنه ممکن است مربوط باشد به یک پیام شیمیایی که در ریشه ها آغاز و منجر به تغییر در سطوح آپوپلاستی ABA در برگها می شود. این رویدادها در نهایت منجر به بسته شدن روزنه می شود. در برگها، القا بسته شدن روزنه توسط ABA آپوپلاستی در شرایط تنش خشکی با واسطه فعالیت فسفاتاز D، هایپرپلاریزه شدن کانالهای Ca^{+2} غشایی و کانالهای K^{+2} تونوپلاست در سلولهای نگهبان روزنه صورت می گیرد(۲۸). توانایی ریشه ها در حفظ رشد گیاه در تنش های ملایم با تجمع ABA در ارتباط است. تجمع ABA داخلی در شرایط تنش خشکی تولید اتیلن را محدود کرده و از مهار رشد القا شده توسط اتیلن جلوگیری می کند(۲۹). بر خلاف ریشه ها رشد برگ به شدت در شرایط تنش خشکی مهار می شود. کشش سلولی برگ در طی تنش خشکی توسط تغییرات در pH ، تنظیم شده و مهار رشد با یک کاهش سریع در قابلیت توسعه دیواره سلولی گیاه همراه است (۵۷). این تغییرات با مهار اسیدی شدن دیواره سلولی همراه بوده که منجر به غیر فعال سازی H-ATP آز غشایی در شرایط تنش می شود(۳۵).اپوکسیدازهای دیواره سلولی نیز نقش مهمی در محدود کردن رشد سلولهای برگ در زمان تنش دارند(۳۵). تجمع ABA داخلی در شرایط تنش خشکی تولید اتیلن[1] را محدود کرده و از مهار رشد القا شده توسط اتیلن جلوگیری می کند. بنابراین می توان گفت که نقش مهم ABA در کنترل رشد ریشه و ساقه در شرایط تنش مستقیم نبوده و با محدود کردن تولید اتیلن باعث مهار رشد می شود(۳۵).

1-Ethylene