



دانشگاه آزاد اسلامی  
واحد مهرشهر

مقدمه‌ای بر تنش آبی و خشکی در گیاهان

و

نقش اسید آبسزیک در ایجاد و کنترل تنش

استاد راهنما:

جناب آقای دکتر حبیبی

توسط:

محمد سرحدی

تأسیسات 82

«فهرست مطالب»

ردیف	عنوان
	مقدمه
2	فصل اول: تنش آبی و تنش خشکی در گیاهان
3	تنش آبی
4	چگونگی پیدایش تنش آبی
6	اثرات تنش آبی بر رشد گیاه
7	اثرات تنش آب بر ساختمان گیاه
8	تنش آب در سطح سلولی
1	اثرات تنش آب بر تنفس و فتوسنتز
1	اثرات مفید تنش آبی
1	مقاومت در مقابل بی آبی
1	حساس ترین مراحل رشد گیاه نسبت به کم آبی
1	مقاومت به خشکی
1	فرار از خشکی
1	تحمل خشکی با حفظ ذخیره آب
1	تحمل خشکی با عدم ذخیره آب
1	تکامل گیاهان و کارایی مصرف آب
2	فصل دوم: اسید آبسزیک- هورمون تنش
2	معرفی اسید آبسزیک و نقش این هورمون در گیاهان
2	بیوسنتز و متابولیسم
3	آبسزیک اسید و مواد ضد تعرق

3  
3  
3  
4  
4  
5

کشف اسید آبسیزیک

خواب و جوانه زدن بدر و نقش ABA در انجام آن

اسید آبسیزیک و از دست رفتن آب

اسید آبسیزیک چگونه عمل می کند؟

بررسی مجدد مکانیسم روزنه ای و نقش ABA در انجام آن

فهرست منابع

[www.kandoo.cn.com](http://www.kandoo.cn.com)

[www.kandoo.cn.com](http://www.kandoo.cn.com)

[www.kandoo.cn.com](http://www.kandoo.cn.com)

[www.kandoo.cn.com](http://www.kandoo.cn.com)

پناه بلندی و پستی تویی

ندانم چه ای هر چه هستی تویی

[www.kandoo.cn.com](http://www.kandoo.cn.com)

[www.kandoo.cn.com](http://www.kandoo.cn.com)

[www.kandoo.cn.com](http://www.kandoo.cn.com)

[www.kandooch.com](http://www.kandooch.com)

فصل اول:

تنش آبی و تنش خشکی در گیاهان

**Water stress  
And  
Drought stress  
In plants**

[www.kandooch.com](http://www.kandooch.com)

[www.kandooch.com](http://www.kandooch.com)

[www.kandooch.com](http://www.kandooch.com)

## تنش آبی

تنش آبی در گیاهان (Water stress) با کمبود آب به وضعیتی اطلاق می شود که در آن سلول ها از حالت آماس خارج شده باشند. دامنه تنش آبی از کاهش جزئی پتانسیل اب در اواسط روز تا پژمردگی دائم و خشک شدن گیاه متغیر است. به عبارت ساده تر تنش آبی زمانی رخ می دهد که سرعت تعرق بیش از سرعت جذب باشد با کاهش مقدار آب در خاک و عدم جایگزینی آن پتانسیل آب در منطقه توسعه ریشه ها کاهش یافته و پتانسیل آب در گیاه نیز به طور مشابهی تقلیل می یابد و اگر شدت تنش آب زیاد باشد این امر باعث کاهش شدید فتوسنتز مختل شدن فرآیندهای فیزیولوژیکی و سرانجام خشک شدن و مرگ گیاه می گردد.

علت اصلی ایجاد تنش آبی در گیاهان تعریق یا کافی نبودن جذب آب و یا ترکیبی از این دو می باشد. در اواسط روز همیشه بین تعرق و جذب تاخیر وجود دارد و علت این تاخیر همانطور که قبلا گفته شد مقاومت گیاه در مقابل حرکت آب است. می دانیم که تعرق به وسیله عواملی مانند ساختمان و سطح برگ ها اندازه منافذ روزنه ها، تعداد روزنه ها و دیگر عوامل موثر بر شیب فشار بخار بین گیاه و هوا کنترل می گردد. حال آنکه جذب آب به سیستم ریشه ای گیاه هدایت موئینگی خاک و مقاومت سلول

های ریشه بستگی داشته و مسلم است که بین فرآیندهایی که با عوامل مختلف کنترل می شوند هماهنگی وجود ندارد و لذا تعرق و جذب نمی توانند دقیقا منطبق بر یکدیگر باشند.

### چگونگی پیدایش تنش آبی

اگر تعرق زیاد باشد تنش آبی ممکن است در طی کمتر از یک ساعت در گیاه ظاهر شود ولی اکثر صدماتی که به گیاه وارد می آید در اثر تنش هایی است که تداوم آنها بیش از چندین روز است چنانچه فرضا یک گیاه را آبیاری و سپس به مدت چند روز تا رسیدن به مرحله پژمردگی خود رها نمائیم در روز نخست پتانسیل آب در خاک صفر بوده و پتانسیل آب ریشه نیز در همین حد است. پتانسیل آب برگ در یکی دو روز پس از آبیاری در اواسط روز پائین آمده و سپس در شب همگی بر هم منطبق می شوند. تا 5 روز اول هر چند تمام پتانسیل ها نسبت به روز اول کاهش نشان می دهند اما تفاوت بین پتانسیل آب برگ و خاک در طول روز در حدی است که باعث جذب آب می گردد. تا این که بسته به نوع خاک تقریبا از روز ششم به بعد پتانسیل آب برگ و خاک و ریشه همگی در حدود 15- بار بوده و هیچ گونه اختلاف پتانسیلی برای این که آب به داخل گیاه وارد شود وجود نخواهد داشت. از این مرحله به بعد گیاه قادر به ادامه حیات نمی باشد.

البته تاثیر تنش در قسمت های مختلف گیاه یکسان نمی باشد. یعنی اگر تنش آبی از حد معینی فراتر رود نمی توان انتظار داشت که کل گیاه یک دفعه خشک شود زیرا در داخل خود گیاه نیز رقابت برای آب وجود دارد. مثلا برگ های جوان آب مورد نیاز خود را از برگ های مسن می گیرند و هنگامی که گیاه با تنش آبی مواجه می شود ابتدا برگ های مسن از بین می رود و راس ساقه تا آخرین مراحل که تمام برگ ها پژمرده شوند به نمو خود ادامه می دهند. همچنین در پاره ای از گیاهان آب جمع شده در میوه به سایر قسمت های گیاه منتقل می شود از جایی که رشد میوه ها در بسیاری از گیاهان در شب که تعرق گیاه کم است صورت می گیرد چنانچه ملاحظه شود میوه رشد چندانی ندارد. باید متوجه شد که گیاه با تنش آبی مواجه است ولو این که ظاهرا امر در برگ ها مشخص نباشد.

#### اثرات تنش آبی بر رشد گیاه

واضح است که تنش طولانی آب موجب کاهش اندازه گیاه می شود. گرچه کاهش آماس سلول مهمترین عامل کوچک ماندن اندازه گیاه است ولی تنش آب تقریبا بر هر فرایندی از گیاه موثر بوده و علاوه بر آماس عوامل دیگری نیز دخالت دارند فشار آماس در سلول های در حال رشد کم است ولی برای اتساع سلول ها به حداقلی از فشار اعضا گیاه نیز حائز



اهمیت است. از طرف دیگر فرآیندهای آنزیمی نیز احتمالاً به طور مستقیم با پتانسیل آب کنترل می شوند. گاهی اوقات این سوال پیش می آید که آیا کاهش پتانسیل آب می تواند ساختمان پروتئین ها متابولیسم کربوهیدرات ها و ازت شده و روشن ترین دلیل آن این است که تغییر ساختمان پروتئین ها در اثر کاهش پتانسیل آب بر فعالیت انزیم ها موثر واقع می گردد. اثر احتمالی دیگر مختلف نمودن ساختمان ظریف سلول ها و منحرف نمودن مواد غذایی از مسیر متابولیکی طبیعی خود می باشد.

معمولاً اثر تنش آب بر رشد گیاه تصاعدی است. مثلاً با بسته شدن روزنه ها میزان فتوسنتز تقلیل پیدا کرده و تامین اکسید کربن نیز تقلیل می یابد. ولی تنش آب همچنین توانائی پروتولاسم را برای عمل فتوسنتز کاهش داده و کاهش فتوسنتز باعث می شود جابجائی کربوهیدرات ها و مواد تنظیم کننده رشد تقلیل یافته و اختلال در متابولیسم ازت نیز به کاهش آماس و رشد می افزاید. کاهش رشد باعث کاهش سطوح سنتز کننده نور شده و مقدار نسبی کربوهیدرات موجود برای رشد در مقایسه با گیاهانی که تحت تنش قرار نگرفته اند کم می باشد.

صدمات وارده در اثر تنش آب در برخی از مراحل بحرانی مخصوص بیش از مراحل دیگر است. دوره بحرانی زمانی است که اندام های زایشی

گیاه تشکیل یافته و موقع گرده افشانی و تلقیح فرا می رسد. ریزش غوزه هائی که مواجه به تنش آب می باشند به خوبی شناخته شده است. تنش شدید آب در مرحله تولید تار ابریشمی و کاکل در نرت میزان محصول را به مقدار زیادی کاهش می دهد. با در نظر گرفتن این حقایق مسلم است که اثر تنش آب در مراحل مختلف دوره رشد کاملاً متفاوت می باشد. مثلاً آبیاری چغندر قند در اواخر دوره رشد نه تنها محصول را افزایش نمی دهد بلکه میزان قند آن را نیز کاهش می دهد.

#### اثرات تنش آب بر ساختمان گیاه

گیاهانی که در معرض تنش آب قرار دارند نه تنها اندازه شان کاهش می یابد بلکه خصوصیات ساختمانی و بخصوص برگ های آنها نیز تغییر می کند. سطح برگ اندازه سلول ها، و حجم منافذ بین سلولی معمولاً کاهش پیدا می کند. ولی مقدار کوتین، تعداد کرکها، تعداد رگبرگها، روزنه ها و ضخامت لایه های پارانشیمی برگ ها افزایش می یابد. نتیجه این وضعیت ضخامت نسبتاً زیاد، چرمی شدن و کوتینی شدن شاخ و برگ است که گاه از خصایص گیاهان مقاوم به خشکی می باشد. تقریباً هر گیاهی که با تنش آب مواجه گردد یکی از این علائم در آن مشاهده خواهد شد. یکی از مثال های مربوط به کاهش تنش آب برای کسب حالت مورد نظر سایه دادن

برگ های توتون است تا بتوان برگ های نازک و بزرگی جهت ساختن سیگار برگ تولید کرد. رشد برگ ها به حدی نسبت به تنش آب حساس است که می توان از آن به عنوان شاخص احتیاج به آبیاری استفاده نمود. تفاوت های بین ساختمان برگ های قسمت های بالا و پائین درخت و نیز برگهائی که در سایه قرار دارند با برگهائی که در معرض آفتاب می باشند ناشی از اختلاف تنش آب در آنهاست.

#### تنش آب در سطح سلولی

به طور کلی وضعیت آب در گیاه به وسیله تنش آب سلول کنترل می گردد. مهمترین اثرات کمبود آب در بافت های مریتسمی بر روی فعالیت های سازندگی از قبیل ساختن DNA و RNA و مواد جدار سلول می باشد. البته برای بزرگ شدن سلول وجود حداقل فشار آماس مورد نیاز است. حساسیت منطقه نسبت به تنش آب بین گونه های مختلف متفاوت است. به نظر می رسد که اگر تنش آب بر تقسیم سلولی کمتر از اثر آن بر نمو سلول است.

کاهش آماس باعث تقلیل نمو سلول می شود که به نوبه خود موجب کاهش نمو برگ، شاخه و ریشه ها می گردد. کاهش آماس همچنین بر

دیگر فرآیندهای وابسته به آماس سلول از قبیل باز شدن روزنه ها موثر است.

احتمالا می توان گفت که اغلب اثرات تنش آب بجز آنهایی که مستقیما از طریق کاهش آماس وارد عمل می شود بستگی به از دست دادن آب پروتوپلاسم دارد. خارج ساختن قسمتی از آب اطراف مولکولهای پروتئینی تغییر ترکیب آن می شود که بر نفوذ پذیری درجه آبکی بودن لزوجت و فعالیت های آنزیمی آن موثر می باشد.

در از دست دادن آب توسط گیاه دو مرحله متمایز وجود دارد که عبارتند از: مرحله اولیه برخورد گیاه با تنش آب است و مرحله جبران یا سخت شدن که در صورتی اتفاق می افتد که طور مدت تنش آب از چندین روز تجاوز نماید. این دو مرحله از طریق ساختمان پروتوپلاستم و فرآیندهای فیزیولوژیکی مثل تنفس قابل تشخیص می باشند. از خصوصیات مرحله واکنش می توان کاهش لزوجت پروتوپلاستم افزایش نفوذ پذیری نسبت به آب، اوره و گلیسرین تجزیه پروتئین ها و افزایش تنفس را نام برد. اگر تنش آب ادامه یابد مرحله جبران بروز می کند که از خصوصیات آن افزایش لزوجت به مقدار بیش از حد اولیه خود، کاهش نفوذ پذیری نسبت به آب و اوره و کاهش فرآیندهای فیزیولوژیکی از قبیل

تنفس می باشد. اگر گیاه قبل از صدمات حاصله از پژمردگی دائم آبیاری شود این فرآیندها برگشت نموده و شرایط گیاه به وضعیت طبیعی خود بر می رسد.

### اثرات تنش آب بر تنفس و فتوسنتز

تنش آب از طریق کاهش سطح برگ، بسته شدن روزنه ها و کاهش فعالیتهای سیستم پروتوپلاسمی موجب تقلیل فتوسنتز می گردد. برخی از پژوهشگران اظهار داشته اند که اغلب اثرات شدید خشکی عبارت از کاهش سطوح سنتز کننده نور و تولید مواد خشک است. علاوه بر این کاهش مقدار فتوسنتز در هر واحد سطح برگ نیز مهم است. کاهش زیاد فتوسنتز را در واحد سطح برگ های گیاهانی که با تنش آب مواجه می باشند مربوط به بسته شدن روزنه ها دانسته اند. این حقیقت که کاهش تعرق و فتوسنتز به یک میزان صورت می گیرد موید نظریه فوق می باشد. به طور کلی کاهش سرعت فتوسنتز از زمانی که کمبود آب جزئی است شروع شده و تقریباً در آماس صفر متوقف می شود. اثرات کمبود آب بر تنفس متغیر است. در بعضی آزمایشات تنفس موقتا افزای یافته و هرچه تنش آب شدید گردد سرعت تنفس کاهش می یابد. دلیل این موضوع هیدرولیز نشاسته به قند است که در گیاهانی که در معرض تنش آب قرار دارند مشاهده می

گردد. تنش آب موجب تغییرات زیادی در انواع و مقادیر کربوهیدرات های گیاه می شود. با افزایش تنش آب در برگ ها میزان نشاسته آنها کاهش یافته و معمولا مقدار قند افزایش می یابد. البته افزایش مقدار قند در تمام گونه ها صادق نیست. احتمالا تغییرات نسبت قندها و پلی ساکاریدها مربوط به تغییرات فعالیت های آنزیمی است.

بین گونه های مختلف از نظر اثرات تنش آب بر متابولیسم کربوهیدرات ها اختلاف زیادی وجود دارد. این واکنش از این لحاظ پیچیده است که غالبا کاهش تنفس کندتر از فتوسنتز بوده و باعث تخلیه ذخیره مواد غذائی و تغییر خواص کربوهیدرات های مختلف می گردد. پژمردگی گیاهان باعث افزایش اسیدهای آمینه شده و هیدرولیز پروتئین ها بعد قابل ملاحظه ای بالا می رود.

اطلاعات موجود پیرامون اثرات تنش آب بر تولید و انتقال مواد تنظیم کننده رشد بسیار اندک است. اما از روی اثرات آن بر متابولیسم ازت و کربوهیدرات ها چنین به نظر می رسد که تولید تنظیم کننده های رشد نیز تحت تاثیر قرار می گیرد. تنش آب تولید اکسین را در نوک درختان متوقف ساخته و ذخیره این ماده برای کامبیوم قطع می گردد. به طوری که فعالیت های آن را تغییر می دهد. با تنش آب در گیاهان جابجائی ترکیبات آلی به

مقدار زیادی کاهش می یابد. همچنین نحوه انتقال مواد نیز تغییر می کند. احتمالاً به نظر می رسد که کاهش انتقال مواد تولیدی در برگ ها یکی از عوامل تقلیل فتوسنتز در گیاهانی باشد که تحت تنش آب قرار گرفته اند.

### اثرات مفید تنش آب

تنش آب همواره زیان آور نیست. در بعض شرایط تنش جزئی آب با وجودی که رشد را تقلیل می دهد می تواند در بهبود کیفیت محصولات گیاهی موثر واقع شود. تنش جزئی آب کیفیت میوه های سیب، گلابی، هلو و آلو را افزایش داده است. با افزایش تنش آب در طی رسیدن دانه های گندم میزان پروتئین آن بالا می رود. تنش آب بر خاصیت معطر بودن توتون می افزاید. ولی تنش آب باعث افزایش ازت و نیکوتین سیگار نیز می شود. که خاصیت خوبی به شمار نمی رود. همچنین گفته اند که تنش آب مقدار روغن نعناع و چربی میوه های زیتون را افزایش می دهد. تنش آب موجب افزایش درصد روغن در سویا نیز می شود.

**مقاومت در مقابل بی آبی:**  
طبق تعریف مقاومت در برابر بی آبی عبارت است از هر نوع روشی که گیاه به وسیله آن بتواند دوره های تنش آب محیط را تحمل نماید. مقاومت گیاهان در برابر بی آبی به دو روش عملی می شود. یکی اینکه پروتوپلاسم

قادر است بدون وارد آمدن خساراتی کمبود آب را تحمل نماید. دیگر این که خصوصیات ساختمانی و فیزیولوژیکی به نحوی است که اثرات کشنده تنش آب را به تعویق انداخته یا خنثی می‌کند.

ساختمان پروتوپلاسم تعدادی از گیاهان به نحوی است که می‌توانند شرایط هوای آزاد را بدون آنکه از بین بروند تحمل نمایند. از گیاهان بذری می‌توان علفها و بوته های مختلف کویری مثل درمنه را نام برد. بین گونه های مختلف علفها، بوته ها و درختان مناطق نیمه کویری نیز از نظر مقاومت در مقابل خشکی تفاوت هائی موجود است. این تفاوت ها در مواردی که زنده ماندن گیاه بیش از محصول ارزش داشته باشد حائز اهمیت است. شاید زیتون مثال بارزی در این مورد باشد زیرا می‌تواند به علت مقاومت زیاد برگ ها در مقابل خشکی در شرایطی که برای اغلب گیاهان بیش از حد خشک است رشد نماید.

در گیاهانی زراعتی اختلاف مقاومت در برابر خشکی بی اهمیت می‌باشد. زیرا اگر خشکی زیاد ادامه یابد این گیاهان از بین می‌روند. در این گیاهان به مقدار محصول بیش از زنده ماندن گیاه توجه می‌شود. و میزان محصول هم از زمانی که پتانسیل آب خاک به 1- یا 2- بار یعنی به مراتب قبل از مواجه شدن با خط خشکی می‌رسد شروع به کاهش می‌کند. بیشتر



مقاومت گیاهان مزوفیت در مقابل خشکی احتمالاً ناشی از خصوصیات فیزیولوژیکی و مورفولوژیکی آنهاست که موجب اجتناب یا به تعویق افتادن تنش آب گیاه می گردد. سه نوع از این مقاومت ها وجود دارند که عبارتند از:

**الف- تطبیق فصل رویش:** در بسیاری از گیاهان یکساله کویری جوانه زدن رشد و گل دادن در طی چند هفته پس از بارندگی و خیس شدن سطح خاک صورت می گیرد. این گیاهان قبل از ایجاد تنش شدید آب دوره زندگی خود را به اتمام می رسانند. گیاهان یکساله زمستانی نیز مثل چمن های نوع مدیترانه ای در طی فصل گرم و خشک به خواب می روند. مقدار محصول در انواع گیاهان زراعتی که بشود آنها را زود کشت نموده تا قبل از رسیدن خشکی تابستان رشد خود را تکمیل نمایند. بیش از انواع دیررس است.

**ب- پراکندگی زیاد سیستم های ریشه:** یکی از طرق مطمئن مقابله در برابر صدمات حاصله از خشکی وجود ریشه های عمیق پراکنده و پرانشعاب شبیه ریشه های ذرت خوشه ای است. گیاهانی مثل سیب زمینی پیاز و کاهو که دارای ریشه های سطحی و کم انشعاب می باشند سریعتر از گیاهانی که ریشه عمیق دارند مثل یونجه، ذرت و گوجه فرنگی صدمه می

بینند ترکیب توانائی گیاه در ساختن ریشه های عمیق و شرایطی از خاک که مناسب ریشه های عمیق باشد وضعیت را به وجود می آورد که از نظر مقاومت در مقابل بی آبی مفید می باشد.

ج- کنترل تعرق: سومین طریقه به تعویق انداختن تنش آبی کاهش تعرق است. برخی از گیاهان با ریزش برگ های خود در مقابل آب واکنش نشان می دهند. بسیاری از گیاهان با بستن روزنه های خود واکنش نشان می دهند. در هر دو روش تلفات آب کاهش می یابد و طول عمر گیاهانی که با این روش ها عمل می کنند بیش از سایر گیاهان است. عکس العمل روزنه ها که با تنش آب بسته می شوند. همراه با لایه کوتینی روی برگ ها یکی از عوامل موثر در کنترل تعرق است.

سخت شدن: صدمات وارده در اثر تنش ناگهانی آب بیش از تنش تدریجی در طی یک دوره طولانی است. گیاهانی که یک یا چند دوره با تنش آب مواجه بوده اند به اصطلاح «سخت» شده و صدمات وارده به آنها در اثر خشکی کمتر از گیاهانی است که قبلاً با تنشی مواجه نبوده اند. بعضی از محققین سخت شدن را مربوط به تغییرات پروتوپلاسم در جهت افزایش لزوجت و ظرفیت آب پیوندی و نیز کاهش نفوذ پذیری آن می دانند. افزایشی که در نسبت ریشه به شاخه، کوچکی برگها، ضخامت لایه کوتینی

و رگبرگهای متراکم گیاهان تحت تنش مشاهده می شود احتمالاً در مواردی که گیاه مجدداً مواجه به تنش آب می شود مفید است. این خصوصیات موجب می شود موقعی که روزنه ها با تنش آب بسته می شوند آب کافی در اختیار بافت ها قرار گرفته و میزان تعرق پائین نگهداشته شود. بنابراین گیاهانی که قبلاً با تنش آب مواجه شده اند ممکن است بر تلفات آب کنترل بهتری داشته باشند تا گیاهانی که قبلاً تحت تنش نبوده اند. از سویا می توان به عنوان یک مثال نام برد که پس از مواجه شدن با تنش آب میزان تعرق آن پائین می آید. زیرا مقدار چربی در سطح برگ گیاهان تحت تنش زیادتر از سایر گیاهان است. بوته های جوان گوته های علفی غالباً قبل از نشاء با کاهش مقدار آب «سخت» می شوند.

گرچه تنش آب باعث کاهش رشد می شود ولی مشاهده شده است که رشد گیاهان تحت تنش پس از آبیاری مجدد سریعتر از گیاهان مشابهی بوده است که مواجه با تنش آب نبوده اند تنش آبی بر تمام جنبه های رشد گیاه موثر بوده و باعث تغییرات شدید در آناتومی، فیزیولوژی، مورلوژی و بیوشیمیایی آن می گردد. اثرات تنش آبی ممکن است بعضاً جنبه عمومی داشته و در مواردی نیز خاص یک گیاه باشد.

صدمات وارده در اثر تنش آب در برخی از مراحل رشد بیش از مراحل دیگر است. از جمله این مراحل می توان زمان گلدهی، گرده افشانی، و تلقیح و یا میوه دهی را نام بدر. در جدول صفحه بعد حساس ترین مرحله رشد به تنش آبی در مورد بعضی از گیاهان زراعی و باغی ذکر شده است.

[www.kandoo.cn.com](http://www.kandoo.cn.com)

[www.kandoo.cn.com](http://www.kandoo.cn.com)

[www.kandoo.cn.com](http://www.kandoo.cn.com)

حساس ترین مراحل رشد گیاه نسبت به کم آبی

نوع گیاه	حساس ترین مراحل رشد
گندم	ساقه دهی خوشه دهی
ذرت	گل دهی، دانه دهی
جو	ساقه دهی، خوشه دهی
سورگوم	شروع خوشه دهی
برنج	شروع خوشه دهی، گل دهی
نخود ولوبیا	گل دهی، پر شدن علفها
گوجه فرنگی	شروع میوه دهی
خیار	شروع میوه دهی
درختان میوه	اولین زمان تشکیل میوه ها
پنبه	گل دهی، غوزه دهی
چغندر قند (غده)	فاقد مرحله بحرانی
چغندر قند (بذری)	مرحله گل دهی
هویج	فاقد مرحله بحرانی

شروع غده دهی	سبب زمینی
--------------	-----------

[www.kandoocn.com](http://www.kandoocn.com)

[www.kandoocn.com](http://www.kandoocn.com)

[www.kandoocn.com](http://www.kandoocn.com)

[www.kandoocn.com](http://www.kandoocn.com)

## مقاومت به خشکی

برحسب تعریف مقاومت به خشکی عبارت است از توانائی گونه ها یا ارقام زراعی از نظر رشد و تولید در شرایط خشکی است. تاثیر یک دوره خشکی طولانی بر فرآیندهای متابولیکی گیاه به عوامل زیادی بستگی دارد که از آن جمله زمان خشکی در رابطه با دوره رشد گیاه ظرفیت نگهداری آب در خاک و خصوصیات فیزیولوژیکی گیاه را می توان نام بدر. مقاومت به خشکی در گیاهان زراعی نسبت به گونه های وحشی متفاوت است. اگر یک گیاه زراعی با خشکی زیاد مواجه شود. از بین رفته و با مقدار محصول آن به شدت کاهش می یابد. حال آنکه در گونه های وحشی زنده ماندن آن مطرح بوده و مقدار تولید در نظر گرفته نمی شود. با این وجود به دلیل کمبود آب در اکثر مناطق خشک مقاومت ارقام مختلف گیاهان زراعی به خشکی همیشه مورد نظر بوده و به عنوان یکی از فاکتورهای اصلاح نبات در نظر گرفته می شود.

مقاومت به خشکی از طرف گیاه به سه روش اعمال می شود که عبارتند از فرار از خشکی، تحمل خشکی با ذخیره آب در بافت ها و تحمل خشکی بدون ذخیره آب در بافت ها.

## 1- فرار از خشکی

دو ویژگی مهم گیاه را قادر می سازد از خشکی فرار کرده و در عین حال عملکرد قابل ملاحظه ای نیز داشته باشد. این دو خصوصیت عبارتند از سرعت نمو فیزیولوژیکی و شکل پذیری در مراحل مختلف رشد در مناطقی که احتمال وقوع کم آبی در اواخر دوره رشد وجود دارد. زودرس بودن محصولات یک مزیت به نظر می رسد. گیاهان این مناطق به صورت طبیعی با آن سازگاری پیدا کرده اند. ولی در مورد گیاهان زراعی یا باید از ارقام زودرس استفاده کرد و یا با اعمال روش های زراعی رسیدن محصول را به جلو انداخت. از جمله این روش ها مطابقت دادن فصل رویش با وضعیت آبی موجود است. شکل پذیری فیزیکی گیاه از راه های فرار از خشکی است. مثلاً گندم در صورت مواجهه با خشکی طول دوره گرده افشانی خود را کوتاه می کند و یا از وزن دانه های آن کاسته می شود.

## 2- تحمل خشکی با حفظ ذخیره آب

گیاهان زراعی قادرند از طریق جلوگیری از تلفات آب و حفظ ذخیره آن برای دوره های بحرانی با خشکی مقابله کنند. به منظور جلوگیری از تلفات آب، گیاه از طریق بستن روزنه ها، کاهش سطوح تبخیر کنند کاهش جذب



تابش و یا ترکیبی از این سه مقدار تعرق را کاهش می دهد. گیاهان گوشتی بیشترین کنترل را بر مسدود ساختن روزنه های خود داشته و می توانند به مدت چندین ماه دوره خشکی را تحمل نمایند. آناناس یکی از همین گونه های گیاهی است که با بستن روزنه ها خود خشکی های زیاد را تحمل می نمایند.

افزایش کرک و موم در سطح شاخ و برگ باعث کاهش جذب تابش می شود. برگ ها نیز به صورت فعال می توانند جهت خود را نسبت به تابش تغییر داده و یا بر روی هم تا شوند تا حداقل تابش به آنها برسد. افزایش کرک و موم در سطح برگ ها باعث افزایش ضریب بازتاب (albedo) تابش می شود. بخصوص این که هوای موجود در بین کرک ها به سرعت مرطوب و به حد اشباع رسیده و عمل تبخیر را نیز متوقف می سازد. یکی دیگر از راه های مقابله با خشکی ریزش برگ ها و یا کم کردن سطح آنها است که در مورد برخی از گونه های گیاهی مشاهده می شود. حفظ تداوم جریان ورود آب از خاک به ریشه نیز از دیگر روش های تحمل گیاه به خشکی است. لازمه این کار آن است که اولاً ریشه ها از نظر عمق و انشعابها گسترش یافته و ثانیاً از مقاومت ریشه در مقابل ورود آب

به داخل آن کاسته شود. با کمبود آب نسبت ریشه به تاج گیاه افزایش می یابد.

### 3- تحمل خشکی با عدم ذخیره آب

بسیاری از فرآیندهای فیزیولوژیکی، مورفولوژیکی و بیوشیمیایی گیاه نسبت به آماس سلول ها حساس می باشد لذا حفظ آماس یعنی حفاظت از این فرآیندها حفظ آماس از طریق تنظیم وضعی اسمزی و افزایش قابلیت ارتجاع یا اندازه سلول امکان پذیر می باشد. که در مورد بسیاری از گونه ها و ارقام زراعی اعمال می گردد. در شرایط یکسان افزایش قابلیت ارتجاع برگ ها باعث پتانسیل آماس سلول ها می گردد. به طور کلی تنظیم اسمزی افزایش قابلیت ارتجاع، کاهش اندازه سلول و آب کشیدگی از طریق تحمل پروتوپلاسمی و تغییر در خصوصیات دیواره سلولی از روش های تحمل گیاه به خشکی می باشد.

### تکامل گیاهان و کارایی مصرف آب

با وجودی که از عمر کره زمین بیش از 4/6 میلیارد سال می گذرد و اولین گیاهان فتوسنتز کننده قریب 3 میلیارد سال قبل در دریاها بوجود آمده اند اما قدمت گیاهان خشکی زی از 0/5 میلیارد سال بیشتر نمی باشد. در طی این مدت در گیاهان تکامل بسیار زیادی صورت گرفته است. به

طوری که امروزه می توان تقریبا در هر نوع شرایط محیطی گیاهان خاص آن مناطق را پیدا کرد. مثلا بعضی از گیاهان در مناطقی می رویند که از کاملا از آب اشباع است. این گیاهان را هیدروفیت (hydrophyte) گویند. گونه های دیگری از گیاهان که فراتوفیت (pheretophyte) نام دارند در مناطقی رشد می کنند که سطح آب زیر زمینی بالا باشد تا بتوانند از آن استفاده کنند. برعکس گیاهانی وجود دارند که خشکی پسند هستند و قادرند بدون آب مدت ها به حیات خود ادامه دهند. این گیاهان زیروفیت (xerophyte) نام گرفته اند. گیاهان خشکی پسند برای مقابله با کم آبی انواع سازگاری ها را پیدا کرده اند که از آن جمله می توان گوشتی شدن بافت ها مومی شدن کوتیکول، ضخیم شدن اپیدرم و غیره را نام برد. سرانجام پاره ای از گونه های گیاهی در مناطق معتدل، از آب و هوای نیمه مرطوب گرفته تا آب و هوای نیمه خشک به خوبی رشد می کنند. این گیاهان که مزوفیت (mesophyte) نام دارند شامل انواع گیاهان زراعی که ما با آنها سرو کار داریم می باشند.

گیاهان مزوفیت آب مورد نیاز خود را عمدتا از طریق گسترش ریشه ها و در شرایطی که آب در دسترس باشد از خاک دریافت می کنند. وجود اختلاف پتانسیل آبی بین خاک، ریشه و برگ و اتمسفر باعث می شود تا

آب از خاک وارد ریشه و سپس از طریق برگ ها وارد اتمسفر شود. در حالت معمولی پتانسیل آب در خاک 0/3، ریشه 3-، در برگ 15- و در اتمسفر 500- بار بوده و همین امر موجب می شود که جریان آب از خاک به طریف ریشه نیز برقرار گردد.

هرچند وجود اختلاف پتانسیل آبی موجب جریان آب از خاک به سمت ریشه ها می شود اما مهبیایی آب نیز در خاک برای استفاده گیاه ساده نمی باشد. در این مورد سه نظریه وجود دارد. نظریه اول این است که آب موجود در خاک از ظرفیت زراعی تا حد پژمردگی به طور یکسان و یکنواخت می تواند در اختیار ریشه قرار گیرد. نظریه دوم حاکی از آن است که آب موجود در خاک ابتدا از ظرفیت زراعی تا یک نقطه بحرانی به صورت یکسان در اختیار بوده اما از این نقطه به بعد قابلیت دسترسی به آب مرتب کاهش پیدا می کند. نظریه سوم بیان می دارد که قابلیت دسترسی آب از همان ابتدا و از ظرفیت زراعی تا نقطه پژمردگی متغیر بوده و مرتب سیر نزولی دارد. از بین این نظریه ها در حال حاضر نظریه دوم بیشتر مورد تأیید کارشناسان می باشد.

گیاه برای کنترل آب در داخل خود نیز مکانیسم هایی را اعمال می کند. آب موجود در برگ ابتدا وارد محفظه زیر روزنه ها شده و سپس از آنجا

به خارج رانده می شود. مقاومت هایی که در این فرایند دخالت دارند (8-9) یکی مقاومت روزنه ای (stomatal resistance) در مقابل خروج آب از محفظه زیر روزنه و دیگری مقاومت آیرودینامیک در مقابل خروج بخار آب از لایه هوای چسبیده به برگ و وارد شدن آن به هوا می باشد (aerodynamic resistance). با توجه به این که کلروپلاست نیاز به گاز کربنیک داشته که باید از همین روزنه ها وارد گیاه می شود مکانیسم هایی که گیاه برای کم کردن تعرق و در عین حال عدم ممانعت از ورود گاز کربنیک به عمل می آورد بسیار پیچیده است که خود بخشی از فرایند تکاملی گیاهان را تشکیل می دهد.

مهمترین عاملی که باعث گسترش گیاهان در سطح خشکی ها گردید وجود نور زیاد بود. اما چون گاز کربنیک به تدریج مصرف و به عنوان یکی از گازهای نادر اتمسفر در آمد. لذا دستگاه های فتوسنتز کننده گیاه نیز خود را با شرایط سازگاری داده و تکامل پیدا کردند. فتوسنتز  $C_4$  که در برخی از گیاهان به وجود آمد مشتمل بر تثبیت موقت گاز کربنیک در ترکیبات 4 گربنه و سپس آزاد ساختن آن در سلول های گیاهی است. فتوسنتز  $C_3$  نیز این نقش را در ترکیبات 3 گربنه انجام می دهد. از طرف دیگر در برخی دیگر از گونه های گیاهی متابولیسم اسید کراسولاسین)

Crassulacean Acid Metabolism, CAM) تکامل پیدا کرد که گیاهان CAM را به وجود آورد. در این گیاهان گاز کربنیک موقتا در شب تثبیت و روز بعد آزاد می‌ود. گرچه این مکانیسم‌ها باعث می‌شود که حتی در شرایط کم آبی نیز فتوسنتز انجام شود. اما تولید محصول تابع عوامل محدود کننده دیگری نیز می‌باشد.

[www.kandooch.com](http://www.kandooch.com)

فصل دوم:

اسید آبسزیک - هورمون تنش

[www.kandooch.com](http://www.kandooch.com)

[www.kandooch.com](http://www.kandooch.com)

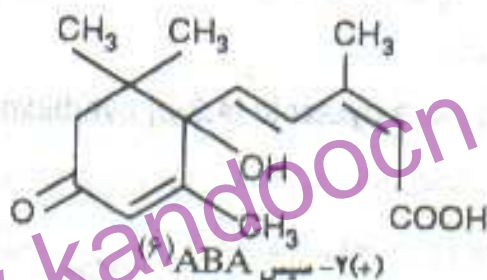
[www.kandooch.com](http://www.kandooch.com)

معرفی اسید آبسیزیک و نقش این هورمون در گیاهان

## آبسیزین ها

این گروه از ترکیبات همزان در دو آزمایشگاه کشف شدند. گروه وارینگ که بر روی خواب جوانه های بیرچ مطالعه می کردند یک ترکیب را جدا نمودند و آن را دورمین نامیدند. گروه کورن فورث که بر روی پیری برگ و میوه در پنبه تحقیق می کردند این ترکیب را آبسیزین نامیدند. آنالیزهای بعدی نشان داد که این دو ترکیب یکی هستند و نام اسید آبسیزیک را برای آن انتخاب کردند.

ABA برای انتقال اطلاعات از ریشه به قسمت های هوایی مورد استفاده قرار می گیرد. سیتوکنین ها نیز در این فرایند نقش دارند. ساختمان اسید آبسیزیک (ABA) در زیر نشان داده شده است.





ABA به دو شکل سیس و ترانس وجود دارد ولی فقط شکل سیس آن از لحاظ بیولوژیکی فعال می باشد. نور سبب ایزومر شدن شکل سیس به ترانس می شود و به نظر می رسد که هنگام استخراج اسید آبسیسیک از گیاه این اتفاق روی می دهد. بعضی از اثرات ABA در جدول صفحه بعد نشان داده شده است.

### بعضی اثرات ABA

- 1- تسریع پیری برگها
- 2- ممانعت از رشد کلئوپتیل
- 3- ممانعت از تولید آمیلاز در بذر غلات
- 4- کنترل خواب بذر در بعضی از گونه ها
- 5- کنترل زمین گرایی ریشه
- 6- کنترل باز شدن روزنه ای

### بیوسنتز و متابولیسم

ABA از سه واحد ایزوپرن تشکیل شده است و در بیوسنتز آن از مسیر ترپینوئید استفاده می شود. دو مسیر برای بیوسنتز آن پیشنهاد شده است. یک مسیر مستقیم از موالوئیک اسید از طریق فارسنیل پیروفسفات و یک

مسیر غیر مستقیم به وسیله تجزیه اکسیداسیونی یک کاروتنوئید C<sub>40</sub> (وایولازانتین) بریا ایجاد یک ترکیب حد واسط 15 کربنی که سپس به ABA تبدیل می شود.

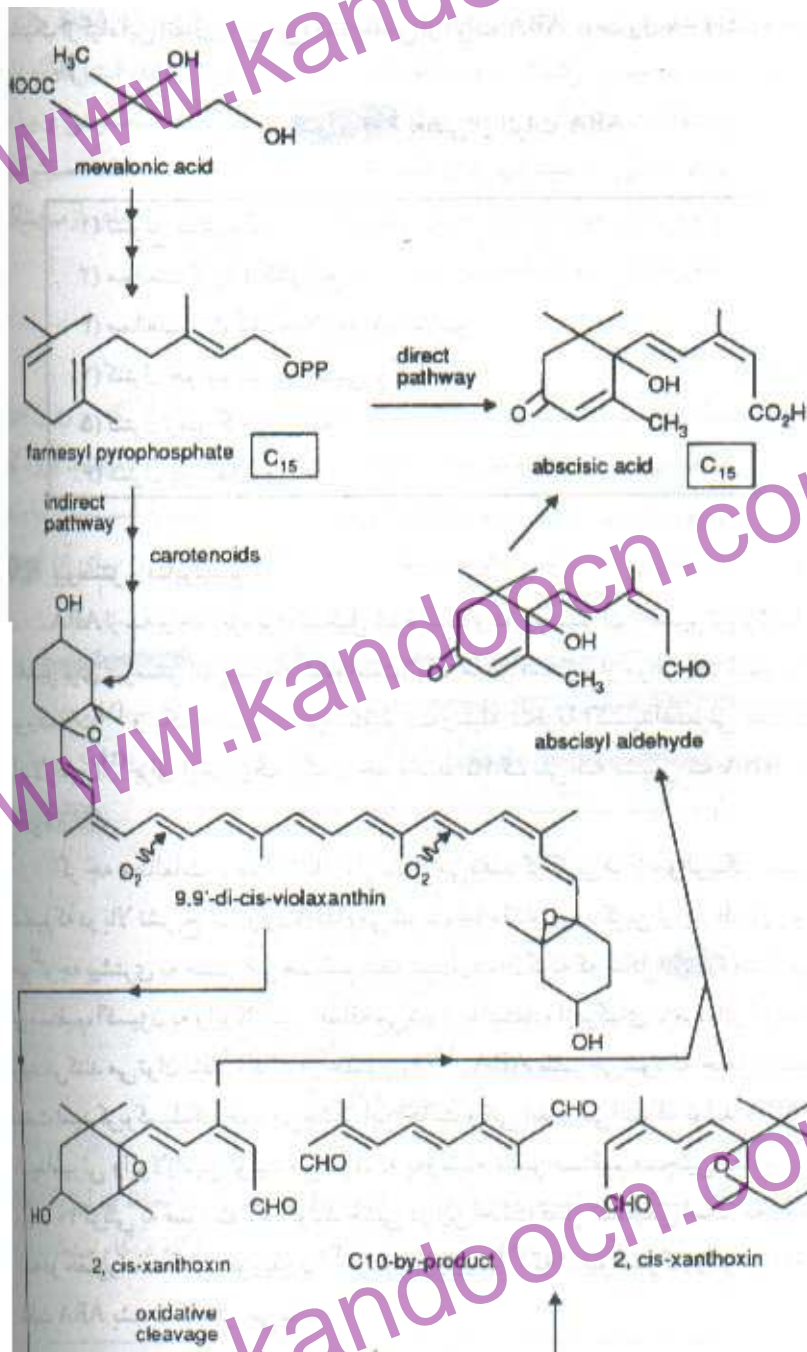
اگرچه مطالعات با مواد نشان دار نشان می دهند که کربن ها از موالوتیک اسید از طریق مسیر مستقیم که در بالا تشریح شد وارد ABA می شوند اما مقدار ورود کربن از این طریق بسیار کم می باشد. اخیرا توجه بیشتری به میسر غیر مستقیم شده است. همان گونه که شکل نشان می دهد در مسیر غیر مستقیم اکسیژن به وایولازانتین اضافه می شود. با استفاده از برگ های پژمرده ای که بسیار سریع ABA تولید می کنند می توان نشان داد که در حضور  $^{18}\text{O}_2$  ABA سنتز می شود که حامل اکسیژن نشان دار در قسمت اسید کربوکسیلیک خود می باشد. این حالت وقتی اتفاق می افتد که تولید ABA به وسیله تجزیه اکسیداسیونی وایولازانتین تولید می شود نه به وسیله مسیر مستقیم. همچنین مقادیر قابل توجهی از ترکیب 10 کربنی به صورت یک تولید جنبی در این حالت قابل تشخیص است. بعلاوه در گیاهان رشد یافته در حضور علف کش فلوریدون و نورفلورازون که از بیوسنتز کارتنوئیدها ممانعت می کنند غلظت ABA به شدت کاهش می یابد.

[www.kandoo.cn.com](http://www.kandoo.cn.com)

[www.kandoo.cn.com](http://www.kandoo.cn.com)

[www.kandoo.cn.com](http://www.kandoo.cn.com)

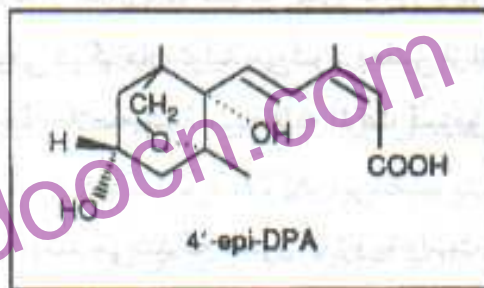
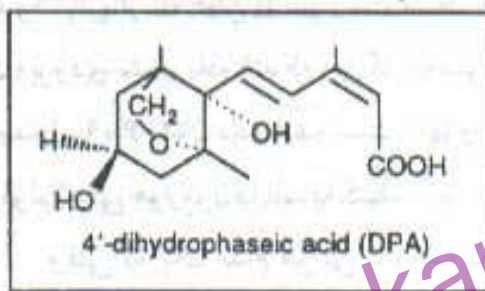
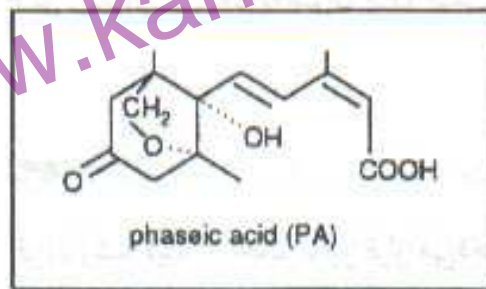
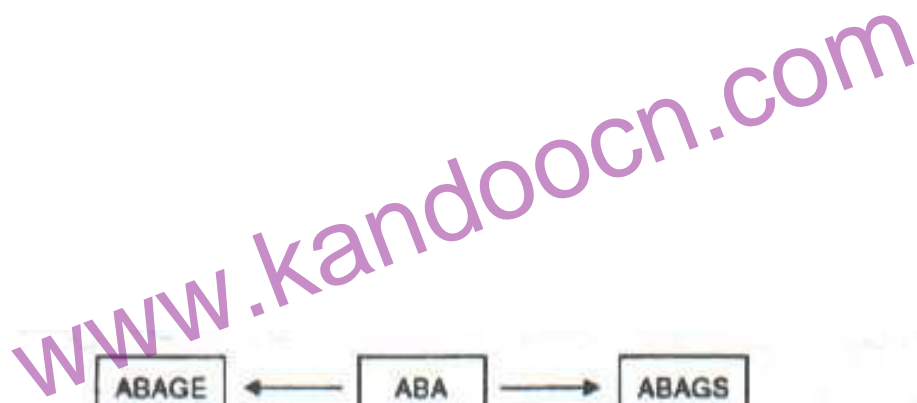
[www.kandoo.cn.com](http://www.kandoo.cn.com)



www.kandooch.com

ch.com

ABA به سهولت متابولیزم شده، تولید اسید فازئیک و دو نوع اسید دی هیدروفازئیک می‌کند. این ترکیبات در زیست آزمون بدون فعالیت بوده یا فعالیت کمی نشان می‌دهند و بنابراین تولید آنها به منزله غیر فعال سازی ABA است. همچنین ABA با گلوکز پیوندهایی را تشکیل می‌دهد که متداولترین آنها ABAGE می‌باشد. استرگلوکز از طریق گروه کربوکسیل تشکیل می‌شود اما گلوکوسید دیگر یعنی ABAGE نیز می‌تواند از طریق گروه کربوکسیلی در موقعیت 1 تشکیل و شد. به نظر نمی‌رسد که این فرم های پیوندی به صورت منابع آماده ABA آزاد عمل کند.



ABA در ریشه ها و اندم های هوایی تولید می گردد. قبلا نیز دیدیم که ABA از طریق آوند انتقال داده می شود. همچنین ABA در شیره آبکشی یافت شده است که به وسیله حلقه برداری با بخار آب از انتقال آن جلوگیری می گردد.

در بالا گفته شد که دو علف کش فلوریدون و نورفلورازون به وسیله بازداری یکی از مراحل تولید ماده پیش نیاز سنتز ABA یعنی کارتنوئیدها سبب کاهش غلظت ABA می شوند. این وضعیت با طرز عمل ضد جیبرلین ها مشابه است. بنابراین می توان این دو ترکیب را به عنوان ضد آبسپین مورد توجه قرار داد. آبسپین های مصنوعی به آسانی در دسترس نمی باشند اما ABA نسبتاً ارزان است لذا در صورت نیاز به سطوح بالای آبسپین ها خود ABA را می توان به کار برد.

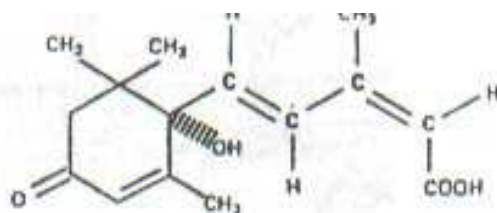
## 2-9-6- آبسپیک اسید و مواد ضد تعرق

کنترل باز شدن روزنه ای علاوه بر تعدیل مصرف آب، ممکن است آسیب سرمازدگی و جذب آلودگی ها را نیز تحت تاثیر قرار دهد. بنابراین کاهش روزنه ای می تواند اثر قابل توجهی بر رشد و نمود گیاه داشته باشد. به واسطه اثرات ABA بر روزنه ها تلاش قابل توجهی در رابطه با پتانسیل اقتصادی بودن مصرف ABA صورت گرفته است. در واقع

مصرف ABA سرعت تعرق را برای مثال در جو و قهوه کاهش می دهد اما اثرات آن فقط برای مدت 10 روز دوام دارد. البته می توان پس از این مدت ABA را مجددا مصرف کرد. اما هزینه های ناشی از کار و مواد شیمیایی منجر به غیر اقتصادی شدن این عمل می شود. بنابراین ABA در آینده ای نزدیک به عنوان ماده ضد تعرق در مقیاس مزرعه ای مورد استفاده قرار نخواهد گرفت.

### کشف اسید آبسیسیک

بررسی های انجام شده توسط محققان مختلف نشان داده است که قرار دادن برگ ها در شرایط روز کوتاه به تشکیل جوانه های زمستانی می انجامد و واضح است که نوعی علامت هورمونی در این امر دخالت دارد. وارینگ و همکارانش در ویلز با تخلیص تدریجی عصاره حاصل از درخت توس و ارزیابی آن در زی سنجی خواب گیاه چندین ترکیب را کشف کرده اند که در گیاه القا خواب می کرد. ترکیبی از بیش از همه این تاثیر را داشت حال اسید آبسیسیک (ABA) خوانده می شود. در همان زمان آدیکات و همکارانش در ایالت کالیفرنیا همین ماده را در ارتباط با ریزش قوزه های





پنبه یافتند به طور کلی ABA به نظر چندان نقشی در ریزش برگ ندارد.

### فرمول شیمیایی اسید آبسیسیک

ظرف چند سال اخیر نقش اسید آبسیسیک در تسریع خواب در درختان مورد بحث و گفتگو بوده است. کاربرد ABA بعد از آنکه خواب در اثر سرما از بین رفته است بیدار شدن جوانه را به تاخیر می اندازد ولی وقتی مقدار ABA در درختان سراسر یک فصل تحت شرایط مختلف ارزیابی شود مقادیر زیاد آن با دوره خواب هبستگی ندارد و برعکس. مثلاً معلوم شده که در نوک شاخه درخت سیب که فعالانه در حال رشد است مقدار ABA بیشتر از نوک در حال خواب است اگرچه در درختان هلو و مو حداکثر مقدار ABA مصادف با عمیق ترین مرحله خواب زمستانه است. ماهیت به ظاهر ضد و نقیض این نتایج را می توان براساس مفهوم تعادل هرومونی توجیه کرد یعنی مقدار ABA بازدارنده در مقایسه با مقدار هرومون های تسریع کننده رشد از قبیل سیتوکنین ها و ژیبیرلین ها. مثلاً در درخت افرا در روزهای کوتاه در شاخه های جوان ABA به بیشترین مقدار و ژیبیرلین به کمتری مقدار است و ABA موجود در شاخه می تواند

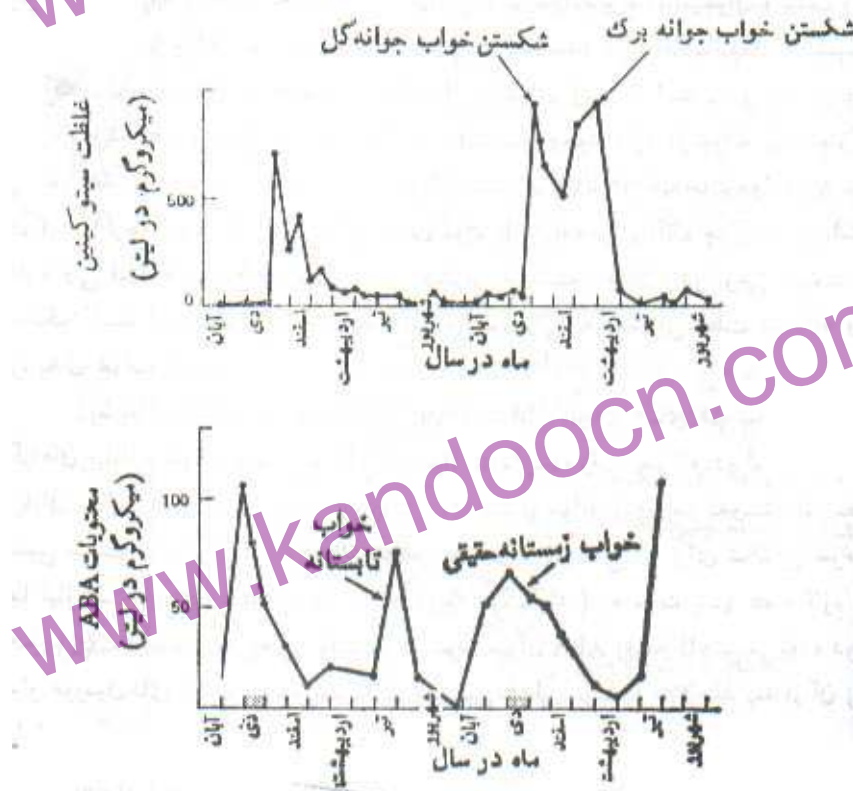
سبب خواب در روزهای کوتاه شود در شرایط روزهای بلند که مقدار ژیبیرلین زیاد است بر اثرات ABA غالب می آید و هورمون اخیر نمی تواند القاء خواب کند.

چگونگی کنترل ژنتیکی خواب تابستانه معلوم نیست. در درختان معینی فقط برگ های موجود در جوانه شکوفا می شود و سپس جوانه های دیگر تشکیل می گردد ولی در درختان تشکیل برگ ها ادامه می یابد و بعد از مدتی در اواسط تابستان متوقف می شود.

شرایط محیطی از قبیل تنش ناشی از کمبود محققاً می تواند این خواب را ترغیب کند، امکان کنترل هورمونی در این باره چندان مورد مطالعه قرار نگرفته است. در درخت بید مقدار ABA در تیرماه قبل از توقف رشد به طور چشمگیری بالا می ورد ولی در گونه های دیگر الگوی مشخصی مشاهده نشده است. با قرار دادن گیاه در دمائی کمی بالاتر از نقطه انجماد آب به مدت چند هفته خواب زمستانی معمولاً شکسته می شود. تصور می رفت که این دوره با تخریب ABA ارتباط دارد. ولی وقتی مقدار کل ABA اندازه گیری شود اغلب تفاوتی میان گیاهان آزمایشی و شاهد (کنترل) مشاهده نمی گردد. شاید تاثیر سرما را بدین ترتیب می توان تشریح کرد

که با پیشرفت دوره سرما مقدار زیادتری ABA به ABA- گلوکوزید تبدیل می شود و این امر ممکن است راه غیر فعال ساختن ABA باشد. طی دوره شکستن خواب مقدار مواد تسریع کننده مختلف از قبیل ستوکنین و ژیرالین نیز افزایش می یابد و هورمون های مزبور اثر هر ABA موجود را خنثی می سازد. بنابراین وضع جوانه نتیجه تعادل میان هورمون های تسریع کننده رشد و ABA است. هورمون اخیر فقط وقتی فعال است که میزان هورمون های تسریع کننده از قبیل ژیرالین ها طی روزهای کوتاه رو به کاهش می گذرد.

[www.kandooch.com](http://www.kandooch.com)



در شیره خام گیاه بید در زمستان که شاخه ها به حال خواب است و در تابستان که رشد متوقف می گردد مقدار زیادی ABA ملاحظه می شود. شکسته شدن خواب در بهار با کاهش ABA و افزایش سیتوکنین شیره همراه است. زمان باز شدن جوانه گل و جوانه برگ (فشش ها) مصادف با حد اکثر مقدار سیتوکنین است.

[www.kandooch.com](http://www.kandooch.com)

هورمون هایی که خواب را می شکنند به نظر مستقیماً در بافت های خود جوانه ساخته شده و ABA نیز در آنجا تجزیه می شود. اگر فقط بعضی از جوانه های روی درخت تحت تاثیر سرما قرار گیرد بعد از انتقال به شرایط گرم شروع به رشد می کند در حالی که جوانه های سرما ندیده هنوز به حال خواب است. این امر به وضوح نشان می دهد که شکستن خواب جوانه برخلاف شروع آن توسط هورمون هایی که در سراسر گیاه جریان دارد کنترل نمی شود.

### خواب و جوانه زدن بذر و نقش ABA در انجام آن

خواب بذر نظیر خواب زمستانه جوانه های درختان خزان پذیر آشکارا از نظر بقاء ارزش دارد زیرا اگر بذرها به محض رسیدن در پائیز جوانه بزنند گیاه جوان و ظریف مواجه با خطر اولین سرما خواهد بود. وجود مقدار دقیقی از یک ماده بازدارنده مانند اسید آبسسیک در ترکیب بذر اطمینان از عدم فعالیت آن طی ماه های زمستان است. در بسیاری از بذرها مواد بازدارنده که در جدار بذر بقایای گل یا بافت میوه وجود دارد از جوانه

زدن جلوگیری می کند. اغلب بذر را می توان با روش ساده شستشوی زیاد در آب جاری وادار به جوانه زدن کرد. اگرچه گیاه می تواند از انواع زیادی مواد بازدارنده برای القاء چنین خوابی استفاده کند ولی اسید آبسیسیک به نظر یکی از مهمترین آنها است. مثلا در نوعی از درخت زبان گنجشک اسید آبسیسیک در همه بافت ها یافت می شود، بیشترین غلظت در دانه و فرابرد میوه به حال خواب است.

در طبیعت خواب بذر معمولا در اثر باران سنگین نور و یا دمای کم شکسته می شود. در گیاهان بیابانی خواب القاء شده ناشی از مواد بازدارنده وقتی بذر که در آب زیاد حاصل از باران سنگین شستشو می شود از میان می رود. کنترل جوانه زدن بذر به وسیله نور معمولا متضمن سیستم فتوکروم است. در مورد بذرهایی که برای شکستن خواب به سرما نیاز است دمای نسبتا کم (2 تا 5 درجه سانتیگراد) به مدت 4-6 هفته لازم است. با شکست تدریجی خواب در اثر سرما میزان ABA رو به کاهش می رود در ضمن مقدار هورمون های تسریع کننده رشد مانند ژیبیرلین ها طی سرما یا بلافاصله بعد از آن رو به افزایش می گذارد.

بعد از اینکه خواب شکسته شد جوانه زدن می تواند صورت پذیرد. در شرایط مطلوب فصل بهار از نظر دما، آب اکسیژن کافی متابولیسم تسریع

می شود. اگر به بذور خشک که به حال خواب نیست آب اضافه شود ساخته شدن پروتئین در جنین ظرف مدت 15 دقیقه آغاز می گردد. ساخته شدن rRNA- پیک به حال سکون که طی پیک جدید ساخته شود. علت این امر آن است که rRNA- پیک به حال سکون که طی نمو دانه در فصل قبلی ساخته شده و در دوره خشکی در جنین به صورت ذخیره است. بلافاصله بعد از آبیاری بذر آماده برای ترجمه به پروتئین است. این قبیل rRNA- پیک طویل العمر معمولاً آنزیم هایی چون پروتئاز و ایزوسیتراتاز را در پنبه کد می کند که در تجزیه مواد غذایی ذخیره دخالت دارد. در پنبه - RNA پیک که طی اولین 60% نمو جنین ساخته می شود مستقیماً به پروتئین مورد نیاز در رشد دانه ترجمه می شود ولی بیشترین rRNA- پیک ساخته شده در 40% آخر نمو جنین به صورت ذخیره در می آید. و تا جوانه زدن بذر در فصل بعدی به پروتئین ترجمه نمی شود.



## تغییرات سیستم پروتئین و هورمون سازی طی نمو، بلوغ و جوانه

### زدن بذر پنبه.

حال این سوالات پیش می آید که چگونه متابولیسم RNA-پیک های طویل العمر بعد از آنکه ساخته شد جلوگیری می کند. یک قرینه این است که با شستن بذر اثر بازدارندگی روی ترجمه RNA-پیک به حال سکون از میان می رود و چنانچه آبی که بذر با آن شسته شده و یا ABA مجدداً به



بذر افزوده شود ترجمه متوقف می گردد. بذر نارس پنبه حاوی ABA است که به نظر از ترجمه RNA-پیک به آنزیم های لازم طی جوانه زدن جلوگیری می کند. در تخمک پنبه ABA فقط بعد از اینکه به 60% اندازه نهائی خود رسید بوجود می آید. که مصادف با قطع شدن ارتباط آوندی با تخمک است. پیش از این زمان ماده دیگری شاید هورمونی مانند سیتوکنین از گیاه به تخمک می رسد که تقسیم سلول را در تخمک حفظ کرد. استنساخ آن بخشی از DNA که RNA-پیک لازم برای آنزیم جوانه زدن را تشکیل می دهد فعال می ساخت. با قطع ارتباط آوندی هورمون به تخمک نمی رسد تولید ABA شروع می شود و ساخته شدن DNA و تقسیم سلول متوقف می گردد، RNA-پیک برای آنزیم های جوانه زدن استنساخ شده ولی ترجمه نمی گردد. با بلوغ بذر پنبه تولید ABA متوقف می شود. و حالا مقدار آن در اثر شستشوی مکرر به وسیله باران واحتمالا تجزیه آنزیمی رو به کاهش می رود. بنابراین RNA-پیک موجود بعد از آنکه بذر بالغ به عنوان اولین مرحله رویش از خاک آب جذب می کرد برای ترجمه آماده است.

اسید آبسیسیک و از دست رفتن آن

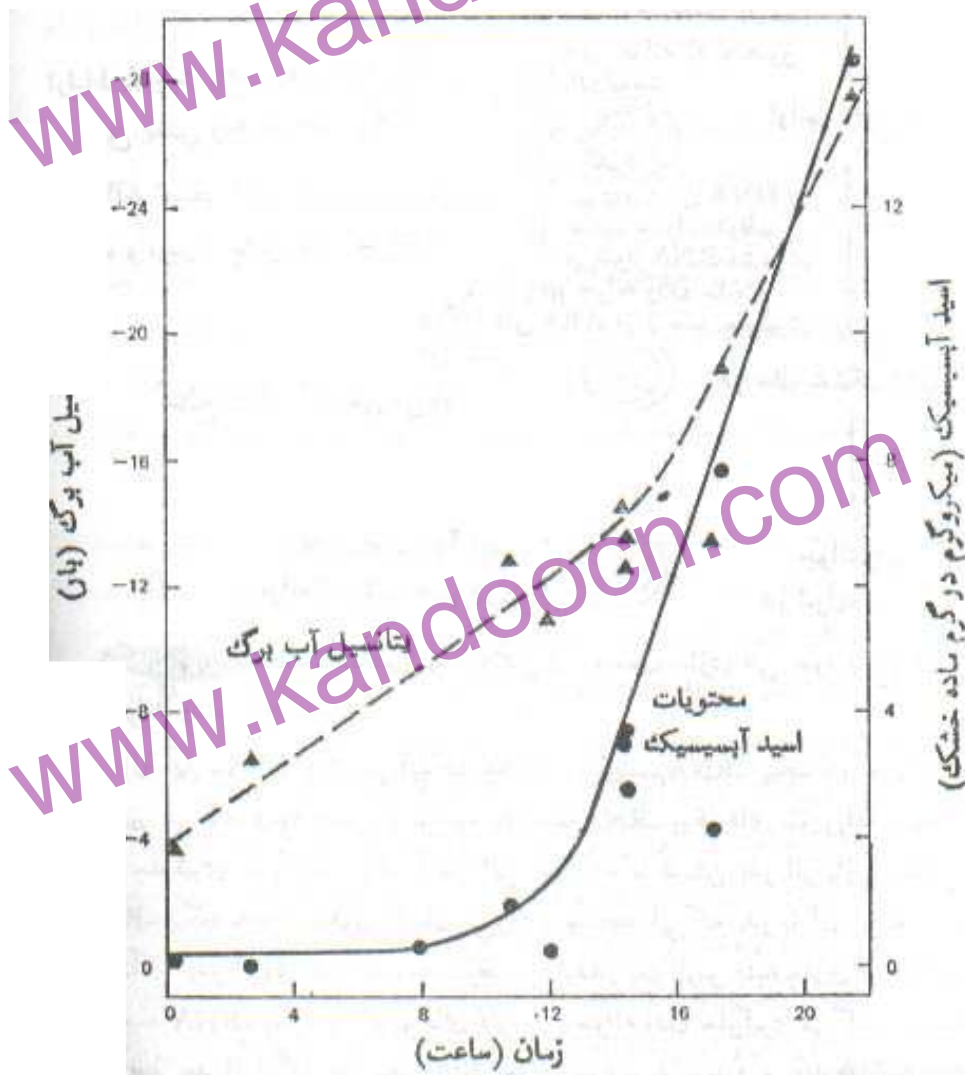
اسید آبسیسیک معمولاً در واکنش به تنش یا شرایط نامطلوب تشکیل می شود و به نوبه خود وضع گیاه را به منظور سازش با آن شرایط تغییر می دهد. چشمگیرترین نمونه آن ساخته شدن سریع ABA در واکنش به تنش ناشی از کمبود آب است. وقتی که گیاه دچار کمبود آب می شود محتویات ABA برگ ها سریعاً افزایش می یابد. این ABA روی سلول های روزنه تاثیر می گذارد و «تورم آنها را می گیرد» به طوری که سریع تر خیلی پیشتر از آنکه به علت از دست رفتن کلی آب مسدود گردد بسته شود. همانطور که می دانیم باز و بسته شدن روزنه ها به سبب جریان یون های پتاسیم به درون و خارج از سلول های روزنه است نقش ABA در این فریاند راندن پتاسیم به خارج از سلول های روزنه است تا زودتر بسته شود. با بسته شدن روزنه اتلاف آب محدود می شود و گیاه بهتر می تواند دوره خشکی را تحمل نماید. سایر تنشها نیز مانند دمای کم می تواند به ساخته شدن ABA و بسته شدن روزنه منتهی می شود. با فراهم شدن مجدد آب روزنه ها بلافاصله باز نمی شود. زیرا مدتی طول می کشد تا مقدار ABA نقصان یابد. پس از آن پتاسیم به سلول های روزنه منتقل می شود و روزنه باز می شود.

سایر موارد تغییر رشد گیاه در اثر ABA بیشمار است و الگوی کلی ندارد، جز آنکه غالباً در واکنش به شرایط نامناسب است. مثلاً یک رقم لوبیا به طور معمول در روزهای کوتاه گل می دهد ولی جوانه های باز شده در شرایط روز بلند می ریزد این امر می تواند به سبب افزایش ABA در گیاه در شرایط روز بلند باشد که تاثیر نامطلوب آن به تشکیل یک لایه ریزش در زیر جوانه می انجامد.

#### اسید آبسازیک چگونه عمل می کند؟

یکی از نقش های عمده اسید آبسازیک در گیاهان به نظر کنترل بسته شدن روزنه است. این اثر یک عمل سریع است. در صورتی که القاء خواب توسط ABA متضمن تغییرات کندتر در متابولیسم می باشد. ABA نظیر اکسین باید از طریق چندین مکانیزم اساسی عمل نماید. در بسته شدن روزنه سبب خروج پتاسیم از سلول های روزنه می شود. عمل آن در القاء خواب از کار انداختن سیستم RNA و پروتئین سازی است تاثیر اخیر باید انتخابی باشد زیرا اگر تمام تقسیم سلولی و ساخته شدن پروتئین متوقف شود جوانه های به حال خواب حتی تشکیل نمی گردد. مصرف ABA روی ساقه یا کولئوپتیل که به طور مصنوعی مقدار ABA درونی را بالا می برد نیز به طور سریع رشد آنها را متوقف می سازد. این نقش ABA

درونی در محدود ساختن رشد هنوز روشن نشده است. سرانجام ممکن است سوال شود که آیا اسید آبسسیک در پیری و مرگ گیاهان یکساله که قبلا اشاره شد دخالت دارد؟ مقدار ABA اغلب در برگ های رو به پیری افزایش می یابد ولی در ارتباط دادن با مرگ کل گیاه تا به حال موفقیت آمیز نبوده است. آشکارا، ما هنوز مطالب زیادی را باید درباره کنترل هورمونی این جنبه از چرخه زندگی گیاه سبز بیاموزیم.



## بررسی مجدد مکانیزم های روزنه ای و نقش ABA در انجام آن

وقتی که تورژسانس سلول های محافظ روزنه افزایش می یابد روزنه ها باز می شوند و وقتی که سلول های محافظ روزنه پژمرده می گردند روزنه ها بسته می شوند. با توجه به آنچه در بالا ذکر کردیم اکنون می توانیم باز و بسته شدن روزنه ها را با توجه به پتانسیل آبی سلول های محافظ روزنه توضیح دهیم. این بحث را با یک سلول روزنه ای پژمرده ( $P=0$ ) و روزنه بسته شده شروع می کنیم. اگر پتانسیل آبی ( $\phi$ ) سلول های روزنه ای کاهش یابد آب تحت تاثیر پدیده اسمزی از دیواره سلولی سلول های مجاور سلول روزنه ای وارد پروتوپلاست سلول روزنه ای می شود. حجم پروتوپلاست افزایش می یابد و یک فشار هیدواستاتیکی مثبت ایجاد می گردد. در این حالت به دلیل شکل سلول های روزنه ای و همچنین چگونگی ضخامت دیواره سلولی دو سلول روزنه ای از همدیگر فاصله می گیرند و شکاف روزنه ای باز می شود. اگر پتانسیل آبی  $\phi$  سلول های روزنه ای افزایش یابد عکس حالت بالا اتفاق می افتد و روزنه ها بسته می شوند. همانگونه که در بالا دیدیم انتقال حجم کمی از آب باعث تغییرات قابل توجهی در پتانسیل آبی سلول می گردد. سوالی که در اینجا مطرح می

شود آن است که چه عاملی سبب تغییر پتانسیل آبی سلول های روزنه ای می شود.

برای پاسخ به سلول های فوق باید دو جنبه دیگر ساختمان سلول های روزنه ای را مورد توجه قرار داد. اولاً سلول های روزنه ای تنها سلول های اپیدرمی هستند که ممکن است دارای کلروپلاست باشند. ثانیاً هیچ گونه پیوند پلاسمودسماتی بین سلول های روزنه ای و سلول هایی که آنها را احاطه کرده اند (سلول های کمکی) وجود ندارد. بنابراین سلول های روزنه ای ارتباطی با سیم پلاسم سلول های اپیدرمی ندارند. باز و بسته شدن روزنه ها بستگی به تغییرات موضعی در تورژسانس دارد. اگر سلول های روزنه ای جزئی از سیم پلاسم برگ می بودند آن گاه هر تغییری در  $\varphi$  سلول های روزنه ای از طریق تماس با سلول های مجاور و انتشار آب خنثی می شد. پدیده جدایی سیم پلاستی در گیاهان زمانی مورد استفاده قرار می گیرد که نیاز به ایجاد تفاوت در  $\varphi$  و  $\pi$  بین سلول های مجاور باشد.

اکنون مکانیسم باز و بسته شدن روزنه ای را مورد بررسی قرار می دهیم. گیاهان اغلب از طریق تغییر در توزیع یون های  $K^+$  بین سلول های

روزنه ای محلول آیوپلاست اطراف آنها پتانسیل اسمزی سلول های روزنه ای را تغییر می دهند. غلظت  $K^+$  50-100 میلی مول بر لیتر است و هنگامی که روزنه ها بسته هستند غلظت  $K^+$  50-100 میلی مول بر لیتر می باشد. تغییر غلظت  $K^+$  سبب تغییر در  $\pi$  سلول می شود که این تغییر نیز،  $\phi$  سلول را تحت تاثیر قرار می دهد. بنابراین  $\phi$  سلول به طور غیر مستقیم به وسیله توزیع یون های  $K^+$  کنترل می شود. این کنترل روزنه ای به وسیله ترکیباتی که در غشا سلول های روزنه ای قرار دارند صورت می گیرد و اینکه کنترل در چه جهتی باشد (باز یا بسته بودن روزنه) به تاثیر نور غلظت  $CO_2$  محیط اطراف سلول های روزنه ای و ابسیسیک اسید (ABA) که یک هورمون گیاهی می باشد بستگی دارد.

در ابتدا نقش نور را مورد بررسی قرار می دهیم. همان طور که می دانیم ATP در کلروپلاست ها با استفاده از شیب پروتون و اجزاء  $CF_0 / CF_1$  در ATPase موجود در غشا تیلاکوئیدی ساخته می شود. یک نوع ATPase بر روی غشا سلولی سلول روزنه وجود دارد اما به گونه ای قرار گرفته است که هیدرولیز ATP در سیتوپلاسم سبب آزاد شدن پروتون به آیوپلاست می شود. میتوکندری ها ATP را تولید می کنند، نور نیز از

طریق فرآیند فسفریلاسیون نوری ATP لازم برا برای ATPase سلول های روزنه ای تامین می کند. پروتون های آزاد شده به درون آیوپلاسم نه تنها PH آیوپلاستی را تغییر می دهند بلکه پتانسیل الکتروشیمیایی در دو سوی عرض غشاء را نیز تغییر می دهند. پتانسیل الکتروشیمیایی عرض غشا نتیجه تفاوت در بار الکتریکی بین درون و بیرون غشا می باشد. آزاد شدن پروتون ها باعث می شود که پتانسیل درون غشا نسبت به بیرون آن منفی تر گردد. این تغییر در پتانسیل منجر به فعال شدن کانال  $K^+$  می شود. کانال  $K^+$  یکی از اجزای تشکیل دهنده غشاء سلول است که برای یون های  $K^+$  اختصاصی می باشد، و در نتیجه باز شدن این کانال  $K^+$  سریعاً در جهت شیب غلظت به درون سیتوزول انتشار می یابد. برخی شواهد حضور یک انتقال دهنده توأم  $H^+$ ،  $K^+$  را در غشاء پلاسمایی سلول های روزنه پیشنهاد می کنند که این انتقال دهنده به وسیله نور فعال می شود. بنابراین نور سبب افزایش سریع غلظت  $K^+$  در سلول روزنه ای می شود که منجر به افزایش شکاف رونه ای می شود. در تاریکی  $K^+$  از سلول های روزنه ای به درون آیوپلاست حرکت می کند و روزنه ها بسته می گردند. تاریکی هیچ گونه فرایند ویژه ای را فعال نمی کند. در غیاب نور



$K^+$  به آرامی به بیرون از سیم پلاسما و به درون آیوپلاسما انتشار می یابد و در نتیجه شکاف روزنه ای به آرامی بسته می شود.

در بالا گفته شده که غلظت  $CO_2$  و ABA نحوه عمل سلول های روزنه ای را تحت تاثیر قرار می دهند. در شرایطی که غلظت  $CO_2$  کمتر از مقدار معمولی باشد (در حضور نور) روزنه ها باز می گردند و وقتی که غلظت  $CO_2$  زیاد باشد روزنه ها بسته می شوند. اثرات  $CO_2$  از طریق تغییر غلظت  $K^+$  اعمال می گردد اما جزئیات مکانیسم نحوه تاثیر آن هنوز مشخص نشده است. نقش ABA در این رابطه اعمال می گردد اما جزئیات مکانیسم نحوه تاثیر آن هنوز مشخص نشده است. نقش ABA در این رابطه جالب می باشد. در حالی که نور سبب باز شدن سریع روزنه ها می شود و حذف نور سبب بسته شدن تدریجی روزنه ها می گردد، ABA عکس نور عمل می کند. وقتی که روزنه ها در حضور نور باز هستند مصرف ABA سبب بسته شدن سریع روزنه ها از طریق آزاد شدن سریع  $K^+$  از سیتوزول می شود. بر اساس این مشاهده پیشنهاد می گردد که آزاد شدن  $K^+$  از طریق باز شدن یک کانال انتشاری در غشا صورت می گیرد. اما این مطلب که آیا این مکانیزم همان مکانیسمی است که تحت تاثیر

نور عمل می‌کند مشخص نشده است. با حذف ABA، روزنه‌ها مجدداً به آرامی باز می‌شوند. بنابراین اثرات نور، CO<sub>2</sub> و ABA تماماً بر نقش مرکزی یون K<sup>+</sup> در کنترل حرکت روزنه‌ای دلالت می‌کنند اما هنوز باید مطالب بیشتری در رابطه با ترکیبات ویژه‌ای که سبب توزیع K<sup>+</sup> می‌شوند بیاموزیم.

مطلب فوق به وسیله حداقل سه نکته دیگر پیچیده‌تر می‌گردد. جذب مقدار زیادی از یون‌های مثبت به طور موثری تعادل بار الکتریکی درون سلول‌های روزنه‌ای را تغییر می‌دهند. این تغییر شارژ تا حدودی به وسیله جذب یون‌های Cl<sup>-</sup> و بیشتر به وسیله سنتز مالات متعادل می‌شود. فسفو انول پیرووات (یک مونو کربوکسیلیک اسید) به وسیله PEP کربوکسیلاز کربوکسیله شده و اکسالو استات (یک دی کربوکسیلیک اسید) تشکیل می‌شود اکسالو استیک اسید به وسیله مالات دهیدروژناز به اسید مالیک احیا می‌گردد. مالیک اسید نیز به مالات و یون‌های دهیدروژن تجزیه می‌شود. یون‌های دهیدروژن حاصل به وسیله ATPase به بیرون پمپ می‌گردند. مالات در درون سلول تجمع پیدا می‌کند و به عنوان خنثی

کننده اصلی  $K^+$  عمل می‌کند. بنابراین ملات و یون های  $K^+$  در تغییر  $\pi$  سلول های روزنه ای و در نتیجه  $\phi$  این سلول ها نقش دارند.

دومین نکته به این واقعیت مربوط می شود که سلول های روزنه ای بعضی گونه ها فاقد کلروپلاست هستند. نوعی ارکیده مثالی از این گیاهان است. در این گونه ها میتوکندری ها، ATP را برای ATPase فراهم می کنند. سوم اینکه بعضی از گونه های گیاهی دارای یک سیستم حساس به نور آبی هستند که سبب باز دشن روزنه ها می شود اما این اثر مستقل از اثر فتوسنتزی است. لذا مشاهده می گردد که باز و بسته شدن ظاهرا ساده روزنه ها در واقع پدیده ای کاملا پیچیده می باشد.

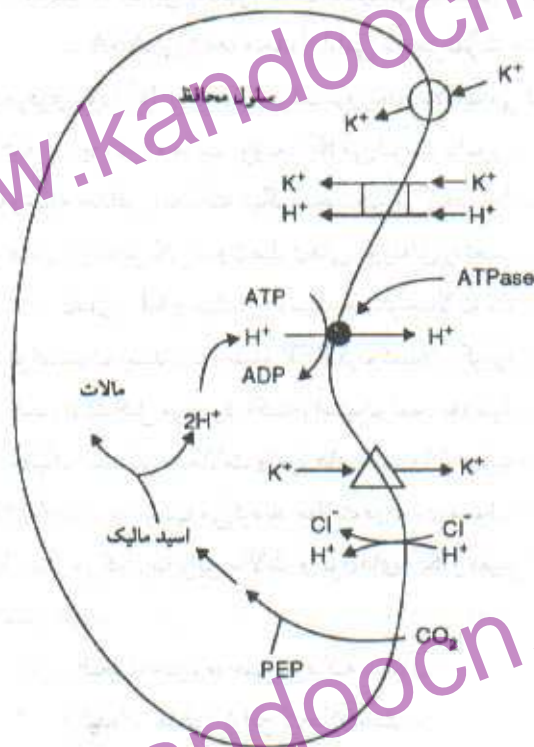
با توجه به آنچه در رابطه با مکانیسم نحوه عمل روزنه ها گفته شد اکنون این وضعیت را مجدداً به طور اجمال مورد بررسی قرار می دهیم. گیاهان به منظور بقاء خود باید فتوسنتز انجام دهند و جهت انجام فتوسنتز به  $CO_2$  نیاز دارند. از آنجائی که  $CO_2$  از طریق روزنه ها وارد گیاه می شود لازم است که روزنه ها جهت حذف  $CO_2$  باز باشند. باز بودن روزنه ها علاوه بر اجازه دادن ورود  $CO_2$  به آب نیز اجازه می دهند که از گیاه خارج گردد. اما این وضعیت تا زمانی که گیاه بتواند آب از

دست رفته را جبران کند مشکلی را ایجاد نمی کند. جبران آب از طریق جذب آب از خاک و انتقال آن به قسمت های هوایی صورت می گیرد این فرآیند در شکل صفحه بعد مورد بررسی قرار گرفته است.

[www.kandooch.com](http://www.kandooch.com)

[www.kandooch.com](http://www.kandooch.com)

[www.kandooch.com](http://www.kandooch.com)



خلاصه ای از اجزای مسئول در باز و بسته شدن روزنه ها. O کانال  $K^+$  است که در حضور نور اجازه ورود سریع  $K^+$  را به درون سلول محافظ می دهد. پمپ پروتون ها به خارج از سلول موجب افزایش PH سلول زونه ای می شود. که موجب فعال شدن PEP کربوکسیلاز و تولید مالات می گردد.  $\Delta$  جزئی است که موجب می شود  $K^+$  تحت تاثیر ABA سریعاً از سلول محافظ روزنه ای خارج گردد.  $\square$  فرضیه انتقال توأم  $K^+/H^+$  است که به وسیله نور فعال می شود و به وسیله ABA بازداری می گردد. O و  $\Delta$  ممکن است هر دو یکی باشند اما در حال حاضر این

موضوع محتمل به نظر نمی رسد که  $Cl^-$  به وسیله انتقال توأم با  $H^+$  جذب می شود و تا حد کمی در تعادل بار الکتریکی  $K^+$  شرکت می کند. البته این وضعیت فقط در صورتی است که  $H^+$  جذب می شود و تا حد کمی در تعادل بار الکتریکی  $K^+$  شرکت می کند. البته این وضعیت در صورتی است که  $H^+$  به وسیله ATP به بیرون از سلول انتقال یافته باشد.

فهرست منابع:

- 1- زندگی گیاه سبز/ نگارش گالستون، دیویس، سارتر، ترجمه مسعود مجتهدی و حسین لسانی انتشارات دانشگاه تهران.
- 2- رابطه آب و خاک و گیاه/ تألیف دکتر امخین علیزاده/ ناشر دانشگاه امام رضا (ع) مشهد.
- 3- فیزیولوژی گیاهان زراعی/ تألیف ج.د. وستون ترجمه دکتر علی احمدی- مهندس عادل سی و سه مرده انتشارات دانشگاه تهران.

مقدمه:

در نوشتاری که پیش رو دارید ابتدا تنش آبی و خشکی به عنوان دو تنش رایج در گیاهان زراعی و غیر زراعی ایران مورد بررسی قرار گرفته و سپس به نقش اسید آبسزیک به عنوان هورمون تنش زا در گیاهان اشاره گردیده است.

امید است که این اثر کوچک و مقبول طبع اساتید و دانشجویان محترمی که آنرا مطالعه می کنند واقع گردد و شروعی برای انجام تحقیقاتی بزرگتر در این زمینه باشد. ان شاء الله...

محمد سرحدی (تابستان 82)