

# سازگاری فیزیولوژیکی گیاهان زراعی با شرایط تنش غرقابی

حمیدرضا فناپی - دانشجوی دکتری (گرایش فیزیولوژی گیاهان زراعی) دانشکده کشاورزی زابل  
محمد کافی - استاد دانشکده کشاورزی دانشگاه فردوسی مشهد

## مقدمه:

کاهش می دهد و سبب تجمع بیشتر مواد فتوسنتزی در برگ ها و تخلیه کربوهیدرات ها در ریشه ها می شود. ظرفیت فتوسنتزی همچنین نشان داده شده است که به طور معنی داری در گیاهان غیر متحمل به غرقاب محدود می گردد. ری جر و همکاران ( ۱۹۷۵ ) و پونگ و کینتیک ( ۱۹۷۶ ) پیشنهاد کردند که اندازه شکاف روزنه ایی سرعت تبادل کربن را در گیاهان غرقاب شده

در مناطق گرمسیری و نیمه گرمسیری خسارات شدیدی به گیاه به سبب بارندگی های مستمر فصلی وارد می شود. زیادی آب شرایطی برای کمبود اکسیژن در داخل خاک برای چند ساعت ایجاد می نماید. (کمربلی و پاتریک، ۱۹۷۸). ریشه های گیاه از کمبود اکسیژن رنج می برند. در

پس از ۵ روز غرقاب شدن معادل ۲۸ درصد خربزه تلخ بدون غرقاب صورت گرفت. (لیولین، ۱۹۹۵). این رخداد می‌تواند برای بقاء قابل ارزش باشد و کمک کند تا ریشه‌های غرقاب شده هر نوع اکسیژن قابل دسترس در اطراف ریشه‌ها را جستجو کنند. میزان مصرف اکسیژن بالا در نوک ریشه به تنفس وابسته است که این برای فعالیت‌های متابولیکی، از قبیل تولید ATP مورد نیاز است. تحت شرایط غرقابی ریشه‌های گیاه در وضعیت ناکافی اکسیژن هستند و فعالیت متابولیکی شان محدود گردیده است و تولید ATP کاهش می‌یابد (ساجلیکو، ۱۹۸۰). با کاهش یافتن تولید ATP محدودیت برای فراهم‌آوری انرژی برای رشد ریشه ایجاد می‌شود و بنابراین رشد رویشی کاهش می‌یابد.

### متابولیسم غیر هوازی ریشه‌ها

گیاهان همچنین به شرایط بی‌هوازی از طریق تغییر الگوی سنتز پروتئین عکس العمل نشان می‌دهند. پروتئین‌هایی که سنتز می‌شوند به عنوان پاسخ ویژه به شرایط غیرهوازی، پلی‌پپتیدهای غیر هوازی (ANDS) نامیده می‌شود (ساک و همکاران، ۱۹۸۰). همه پلی‌پپتیدهای که مشخص گردیده‌اند، آنزیم‌های گلی‌کولیتیک هستند (مرنیک، ۱۹۹۰). در میان این پلی‌پپتیدها (NAPS)، ترکیب ADH غالب و برجسته است و به صورت انحصاری مورد مطالعه قرار گرفته است (ساک و همکاران، ۱۹۸۰).

### تخمیر الکلی

تحت شرایط غیر هوازی فسفوریلاسیون اکسایشی میتوکندری متوقف می‌شود. سلول‌ها به ناچار دستخوش تخمیر غیر هوازی می‌شوند و بنابراین تخمیر جایگزین چرخه کربس در برآورده کردن نیاز سلولی از برای ATP می‌گردد (دویز، ۱۹۸۰). در طی تخمیر الکلی ADH مسئول بازیافت  $NAD^+$

مقادیر فعالیت های PDC (پیرووات دی کربوکسیلاز) و ADM به صورت مداوم افزایش نداشت. به طوری که پس از یک افزایش اولیه در یک روز کاهش یافت (جی سگرا و همکاران ۱۹۹۰ و سوولین ۱۹۹۶). این رخداد می تواند به دلیل انتشار الکل تولید شده به محیط اطراف باشد، اگرچه بسیاری از گیاهان



جوانه‌ها یا برگ های آبی یا گونه‌های خاکی و بسته شدن روزنه‌ها و خمیدگی برگ (اپی نیستی) هر یک از این عکس العمل‌ها از طریق هورمون‌های گیاهی با بازی کردن نقش‌های مهم اتلین و اسید آسزیک (سولین ۱۹۹۶).

دکربوکسیلاز می‌شوند و سازگاری گیاهچه های لופا به غرقاب مشخص گردیده که می‌تواند غیر سازگار با تئوری R.M.M. کراوفورد باشد (سولین ۱۹۹۶).



مقادیر نشاسته در ریشه‌های سالم یونجه و برنج طی مدت افزایش یافته غرقاب، تغییر معنی داری نداشته است و نشاسته ریشه به سهولت برای ایجاد سوسبترات های قابل تخمیر به حرکت در نمی آید ( برتا، ۱۹۸۸ و برتانی و همکاران ۱۹۸۱). گرچه پرتا و همکاران ۱۹۹۲ گزارش کردند که جوانه زنی بذره‌های برنج توانست ذخایر نشاسته را تحت شرایط غیر هوازی کاهش دهد در حالی که بذره‌های گندم در شرایط بی هوازی جوانه زنی نکردند و قادر به

منجر به کاهش جزئی فشار اکسیژن می‌شود. کاهش فشار جزئی اکسیژن بیوستنز اتلین را از طریق افزایش فعالیت سنتز ACC آمینوسیکلو پروپان- کربوکسیک اسید تحریک می‌کند، بنابراین غنی‌سازی ساقه با اتیلن بیشتر می‌شود (پراک و همکاران ۱۹۹۲). اثرات غرقاب شدن یا غوطه‌وری، محدود شده به بخش‌هایی از گیاه که غوطه ور شده‌اند، نیست. بسته‌شدن روزنه‌ها و خمیدگی ( اپی ناستی ) در برخی ریشه‌ها و ساقه‌ها انجام می‌گیرد. بنابراین

نشاسته در برگ های گیاهان غرقاب شده مختلف گزارش گردیده است. تحت شرایط غیر هوازی و کمبود اکسیژن ریشه تجمع نشاسته در برگ‌ها به کاهش یافتن سرعت جابه جایی کربوهیدرات‌ها از برگ به ریشه نسبت داده شده است (بارتا، ۱۹۸۷) و کندشدن رشد و سطح پایین تر متابولیسم در ریشه‌ها ظاهراً به دلیل کاهش یافتن تقاضای کربوهیدرات است (هاسوو همکاران، ۱۹۹۹، ومیل ودویز، ۱۹۸۳). محتوی نیتروژن کل در بافت گیاهی گزارش گردیده است که تحت شرایط تنش غرقابی در گونه‌های درختان میوه مختلف کاهش می‌یابد، از قبیل: مرکبات، سیب، آوکانو و زغال اخته. در درخت سیب واکسی، نیتروژن کل در برگ‌ها مشخص شد که پس از ۳۵ روز در تیمار غرقاب در قیاس با تیمار بدون غرقاب می‌تواند کاهش معنی‌داری داشته باشد در حالی که مقدار کل کربوهیدرات‌ها در نتیجه افزایش معنی‌دار در نسبت C/N افزایش یافت. نسبت C/N در درختان میوه اغلب به شکل گیری غنچه (شکوفه) گلدهی و میوه دهی وابستگی دارد اما این وابستگی نیز بسته به گونه‌ها متفاوت می‌باشد. نیترات رودکناز آنزیم کلیدی در کاهش نیترات است. گازاسیا و گروفور ۱۹۷۳ و لمبرز ۱۹۷۶ گزارش کردند که فعالیت نیترات رودکناز در ریشه‌های گیاهان متحمل به غرقاب خیلی سریع افزایش یافت به طوری که در طی غرقاب سنتز اسید آمینه به‌طور موثری انجام گرفت.

## تبادل گازی برگ

پارامترهای تبادل گازی برگ برای مطالعه ظرفیت فتوسنتزی گیاهان در طی غرقاب مورد استفاده قرار گرفته‌اند. به استثناء برخی گیاهان متحمل به غرقاب که مکانیسم‌های سازگاری پیشرفته‌ای برای حفظ ظرفیت فتوسنتزی دارند (سیناوکوزرولواژگی، ۱۹۸۰). غرقاب سبب کاهش معنی‌دار در ظرفیت برای تبادل گازی برگ در بسیاری از گیاهان غیر متحمل به غرقاب می‌شود (میلر و همکاران، ۱۹۸۰). مطالعه‌ای نشان داد که نزد

## ظرفیت فتوسنتزی سلول‌های مزوفیل

میزان فعالیت رایبیسکو در خربزه تلخ غرقاب شده به بالاتر از میزان شاهد پس از ۱۷ روز غرقاب افزایش یافت و سپس به میزان پایین تر کاهش یافت (لیوولین، ۱۹۹۴). تغییرات در میزان فعالیت رایبیسکو بازتاب میزان کربوکسیلاسیون رایبیسکو است. (میز و کروهورمن، ۱۹۸۳) که در یک چرخش تنظیم شده، تحت غلظت درونی CO<sub>2</sub> و شدت نور است (ساک و همکاران، ۱۹۹۰). در کل میزان فعالیت رایبیسکو در نتیجه افزایش غلظت درونی CO<sub>2</sub> کاهش می‌یابد (وان کامر و ادمونسون، ۱۹۸۶). رابطه بین فعالیت رایبیسکو و غلظت درونی CO<sub>2</sub> برگ‌ها به‌طور گسترده و وسیعی از طریق (لیوولین، ۱۹۹۴) مورد بحث قرار گرفته است. میزان فعالیت رایبیسکو مشاهده شده که در میزان غلظت CO<sub>2</sub> درونی ۲۴۰ میکروبار در گیاهان شاهد می‌تواند ۹۲ درصد باشد. در نتیجه افزایش غلظت CO<sub>2</sub> درونی به ۲۵۱ میکروبار میزان فعالیت رایبیسکو به ۱۰۳ درصد افزایش یافت و بعد از آن در نتیجه افزایش بیشتر غلظت CO<sub>2</sub> درونی در گیاهان غرقاب شده کاهش یافت. زمانی که غلظت درونی CO<sub>2</sub> به ۳۵۵ میکروبار افزایش یافت. میزان فعالیت رایبیسکو به ۷۹ درصد میزان شاهد پایین افتاد (لیوولین، ۱۹۹۴). اثر غلظت CO<sub>2</sub> درونی افزایش یافته بر میزان فعالیت رایبیسکو مطابقت خوبی با غلظت CO<sub>2</sub> محصور شده (اطراف) داشت. وان کامر و ارمونسون (۱۹۸۶) و اساک و همکاران (۱۹۹۰). تحت شرایط غرقاب غلظت CO<sub>2</sub> درونی افزایش یافته و مقدار ذخیره رایبیسکو مشخص شد که کاهش می‌یابد و میزان فسفو گلیسیرات (PGA) در سه سیستم گیاهی متفاوت افزایش می‌یابد (باجر و همکاران، ۱۹۸۴).

ساک (۱۹۹۰) پیشنهاد کرد که مصرف زیاد رایبیسکو می‌تواند کلید خاموش و فعال شدن مکان رایبیسکو باشد. بنابراین حفظ و نگهداری یک توازن و تبادل بین مصرف رایبیسکو و بازسازی آن و تنظیم فعالیت رایبیسکو

85 -Sachs, M.M., Freeling, M. and Okimoto, Y. (1980) The anaerobic proteins of maize. *Cell*, 20:761-767.

86 -Sage, R.F. (1990) A model describing the regulation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase, electron transport and triose phosphate use in response to light intensity and CO<sub>2</sub> in C<sub>3</sub> plants. *Plant Physiol.*, 94:1728-1734.

87 -Sage, R.F., Sharkey, T.D. and Seemann, J.R. (1990) Regulation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity in response to light intensity and CO<sub>2</sub> in the C<sub>3</sub> annuals *Chenopodium album* L. and *Phaseolus vulgaris*. *Plant Physiol.*, 94:1735-1742.

88 -Saglio, P.H., Raymond, P. and Pradet, A. (1980) Metabolic activity and energy charge of excised maize root tips under anoxia. *Plant Physiol.*, 66:1053-1057.

89 -Save, R. and Serrano, L. (1986) Some physiological and growth responses of kiwifruit (*Actinidia chinensis*) to flooding. *Physiol. Plant.*, 66:75-78.

90 -Scholefield, P.B., Sedgley, M. and Alexander, D.McE. (1985) Carbohydrate cycling in relation to shoot growth, floral initiation and development and yield in the avocado. *Scientia Hort.*, 25:99-110.

91 -Sena Gomes, A.R. and Kozlowski, T.T. (1980) Growth responses and adaptations of *Fraxinus pennsylvanica* seedlings to flooding. *Plant Physiol.*, 66:267-271.

92 - Slowick, K., Labanauskas, C.K., Stolzy, L.H. and Zentmyer, G.A. (1979) Influences of rootstocks, soil oxygen, and soil moisture on the uptake and translocation in young avocado plants. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 104: 172-175.

93 -Smith, M.W. and Ager, P.L. (1988) Effect of soil flooding on leaf gas exchange of seedling pecan trees. *HortSci.*, 23:370-372.

94 -Sorensen, P.L. and Kozlowski, T.T. (1980) Effects of changes in the concentration of dissolved gases and solutes in the soil solution. *Plant Soil*, 54:77-94.

101 -Tsukahara, H. and Kozlowski, T.T. (1986) Effect of flooding and temperature regime on growth and stomatal aperture of *Betula platyphylla* var. *japonica* seedlings. *Plant Soil*, 92:103-112.

102 -Vanlerberghe, C.C., Feil, R. and Turpin, D.H. (1990) Anaerobic metabolism in the N-limited green alga *Selenastrum minutum*. I. Regulation of carbon metabolism and succinate as a fermentation product. *Plant Physiol.*, 94:1116-1123.

103 -Vartapetian, B.B. (1991) Flood-sensitive plants under primary and secondary anoxia: ultrastructural and metabolic responses. In: *Plant Life under Oxygen Deprivation*, pp. 201-216 (Jackson, M.B., Davies, D.D. and Lambers, H., Eds.), SPB Academic Publ. Hague, Netherlands.

104 - Von Caemmerer, S. and Edmondson, D.L. (1986) The relationship between steady-state gas exchange, in vivo RuP<sub>2</sub> carboxylase activity and some carbon reduction cycle intermediates in *Raphanus sativus*. *Aus. J. Plant Physiol.*, 13:669-688.

105 -Vu, C.V. and Yelenosky, G. (1991) Photosynthetic responses of citrus trees to soil flooding. *Physiol. Plant.*, 81:7-14.

106 -Walker, J.C., Howard, E.A., Dennis, E.S. and Peacock, W.J. (1987) DNA sequences required for anaerobic expression of the maize alcohol dehydrogenase-1 gene. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 84:6624-6628.

107 -Waters, I., Morrell, S., Greenway, H. and Colmer, T.D. (1991) Effects of anoxia on wheat seedlings. II. Influence of O<sub>2</sub> supply prior to anoxia on tolerance to anoxia, alcoholic