

تغییرات ناشی از تنفس خشکی و آسکوربات خارجی روی پارامترهای رشد و قندهای محلول در گیاه
(Pimpinella anisum L.)

ژیکا اسدی کاوان^۱، مه لقا قربانلی^{۲*}، آرین ساطعی^۳

۱. کارشناس ارشد فیزیولوژی گیاهی، عضو باشگاه پژوهشگران جوان، دانشگاه آزاد اسلامی، واحد گرگان

۲. استاد فیزیولوژی گیاهی، گروه زیست شناسی، دانشگاه آزاد اسلامی، واحد گرگان

۳. استادیار فیزیولوژی گیاهی، گروه زیست شناسی، دانشگاه آزاد اسلامی، واحد گرگان

محل انجام تحقیق: گروه زیست شناسی، دانشگاه آزاد اسلامی، واحد گرگان

مسئول مکاتبات: دکتر مه لقا قربانلی، گروه زیست شناسی، دانشگاه آزاد اسلامی واحد گرگان، پست

الکترونیکی: ghorbanli@yahoo.com

تاریخ پذیرش: ۱۶/۶/۸۸

تاریخ دریافت: ۴/۵/۸۸

چکیده

تنفس خشکی باعث تحریک ساخته شدن گونه اکسیژن فعال در بافت‌های گیاهی می‌شود. آنیسون یکی از گیاهان بسیار معطر دارویی است که ارزش صادراتی فراوانی دارد. در این پژوهش، آسکوربات با هدف اهمیت کنترل تنفس اکسیدانتیو، در تحمل به کمبود آب بکار گرفته شد و تغییرات رشد و میزان قندهای محلول روی گیاه رشد یافته آنیسون بررسی گردید. در طی یک مطالعه گلداری، تنفس خشکی بر اساس ظرفیت زراعی در سه سطح ۶۰، ۲۵ و ۱۰ درصدی و آسکوربات با غلظت $1/4 \text{ mM}$ به صورت مه پاشی اعمال گردید. طبق نتایج تحت تنفس متوسط (۶۰٪) و شدید (۲۵٪)، رشد محدود گشته، نسبت وزن خشک ریشه به اندام هوایی، افزایش یافت. آسکوربات میزان این نسبت را کاهش داد و موجب افزایش رشد شد. به موازات کاهش پتانسیل آبی، قندهای محلول در اندام‌های گیاهی زیاد گشته که با تیمار آسکوربات از میزان آن کاسته شد. بنابر نتایج بدست آمده در این پژوهش، آسکوربات اگزوژن توانست با مکانیسم‌های مختلفی توانایی گیاه آنیسون را در پاسخ به تنفس خشکی افزایش دهد و اثر محافظتی در برابر اکسیداسیون حاصل از خشکی داشته باشد.

کلمات کلیدی : تنفس خشکی، تنفس اکسیدانتیو، آسکوربات خارجی، رشد، قندهای محلول، آنیسون

مقدمه

کمبود آب نظیر سایر شرایط حاد محیطی، استرس اکسیدانتیو ایجاد می‌کند (۴) و باعث مختل شدن رشد و در نتیجه جریان یافتن کربوهیدرات‌ها می‌شود (۵). همچنین پاسخ‌های پیچیده در سطوح فیزیولوژیکی و نموی را موجب می‌گردد (۶). یکی از مکانیسم‌هایی که گیاهان برای مقابله با اثرات زیان‌آور کمبود آب بکار می‌برند، سنتز محلول‌های سازگار از جمله قندهای محلول می‌باشد، که آنها در تنظیم اسمزی دخالت داشته و ترجیحاً سطح غشاء را هیدراته نگه می‌دارند (۷). عدم موفقیت سیستم

جنس *Pimpinella* به خاطر اهمیت دارویی، معروف و شناخته شده است که بومی ایران نیز می‌باشد (۱). *Pimpinella anisum* L. (anise, Umbelliferae-Apiaceae) به عنوان یک ادویه برای اولین بار توسط مصریان باستان و بعداً توسط یونانی‌ها، رومی‌ها و اعراب کشت شد. این گیاه، شیرین، گرم کننده و محرک است که باعث بهبود دستگاه گوارش شده، برای کبد و دستگاه گردش خون مفید است و دارای خاصیت ضد سرفه و اثرات استروژنیک است (۳، ۲).

این مدت، اثرات تنفس خشکی بر پارامترهای رشد و میزان قندهای محلول در اندام هوایی و ریشه گیاه آنیسون مورد سنجش قرار گرفت.

بررسی رشد (۱۲) بعد از اعمال تنفس خشکی و آسکوربات، گیاهان از خاک جدا شده و جهت زدودن بقایای خاک، با آب مقطر شستشو شدند و با کاغذ خشک کن خشک گردیدند. بعد از خشکشدن سطحی، اندام‌های هوایی از محل یقه جدا شد و پارامترهای طول اندام هوایی (cm)، طول ریشه (cm) و تعداد برگ اندازه‌گیری شدند. بعد از اعمال تیمار سنجش طول، توسط نخ خیاطی که روی اندام‌ها بصورت موازی قرار داده شد، صورت پذیرفت. سپس اندازه نخ‌ها با مقیاس سانتیمتر اندازه‌گیری شد. همچنین تعداد برگ گیاه آنیسون نیز با شمارش مشخص گردید. سپس اوزان تر اندام هوایی و ریشه با ترازوی دقیق با دقت ۰/۰۰۱ بر حسب گرم سنجیده شد و برای بدست آوردن اوزان خشک، از آون ۷۵ درجه به مدت ۲۴ ساعت استفاده گردید.

سنجش قندهای محلول با استفاده از روش فنل اسید سولفوریک

ابتدا برگ‌ها و ریشه‌ها بطور جداگانه جهت سنجش قندهای محلول انتخاب شدند و در آون در درجه حرارت ۷۵ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲۴ ساعت خشک شدند. پس از توزین آنها (۰/۰۲ گرم وزن خشک) توسط ترازوی دیجیتالی به هر یک از نمونه‌ها ۱۰ میلی‌لیتر الكل ۷۰ درصد افزوده و در ظروف پلی اتیلن به مدت یک هفته در یخچال قرار داده شدند. با این عمل قندهای محلول در اتانول حل گردیده و در بخش بالایی محلول جمع می‌شوند. ۱ میلی‌لیتر از بخش بالایی محلول برداشته و به حجم ۲ میلی‌لیتر رسانده شد. سپس ۱ میلی‌لیتر فنل ۵ درصد و ۵ میلی‌لیتر اسید سولفوریک غلیظ به محلول فوق اضافه گردید. محلول حاصل به مدت نیم ساعت در دمای آزمایشگاه قرار داده شد تا خنک شود و به رنگ نهایی برسد. جذب نوری در طول موج ۴۸۵ نانومتر در مقابل شاهد با استفاده از اسپکتروفوتومتر مدل Lambomed خوانده شد.

دفعی آنتی اکسیدانی ممکن است باعث آسیب اکسایشی به اجزاء سلولی مثل پروتئین‌ها و لیپیدهای غشایی شود (۸). طی دهیدراتاسیون لازم است یکسری هماهنگی در مکانیسم‌های حفاظت کننده در مقابل آسیب اکسیداتیو صورت گیرد تا ساختار ماکرومولکول‌ها و غشاها پایدار بماند (۹). آسکوربات اولین آنتی اکسیدان مهمی است که به طور مستقیم با پراکسید هیدروژن، رادیکال‌های هیدروکسیل، سوپراکسید و اکسیژن یکتایی واکنش می‌دهد و در بسیاری از جنبه‌های کنترل ردکسی و فعالیت آنتی-اکسیدانی در سلولهای گیاهی نقش دارد که به خوبی مطالعه و گزارش شده است و نقش آن به عنوان عامل پاسخ به تنفس و کوفاکتور آنزیم، موضوع بسیاری از مقالات موروث طی سال‌های اخیر بوده است (۱۰). مقاومت به تنفس‌های مختلف به توانایی آنتی اکسیدانی بستگی داشته و افزایش سطوح آنتی-اکسیدانی ممکن است از آسیب ناشی از تنفس جلوگیری کند (۱۱).

در این مطالعه با بکارگیری آسکوربات خارجی، اثرات تنفس خشکی مورد بررسی قرار گرفت تا پاسخ-هایی از رشد و سنتز قندهای محلول در مقابل تنفس اکسیداتیو ناشی از دهیدراتاسیون مشخص شوند و توجه ویژه‌ای به نقش آسکوربات خارجی در محافظت آنتی اکسیدانی تحت شرایط تنفس خشکی گردید.

مواد و روش‌ها

مرحله کاشت گلدانی و اعمال تیمارها

روش کاشت به صورت گلدانی و با خاک کاملاً زهکشی شده و نرم (چون دانه‌های ۱/۵ تا ۲ میلی-متری آنیسون با ذرات خاک ارتباط قوی داشته باشند تا درصد جوانه زنی آن‌ها کاهش نیابد) انجام گرفت. سنجش‌ها به صورت تصادفی با سه تکرار در شاهد و تیمارها (با دو عامل تنفس خشکی و آسکوربات و تعامل آن‌ها) صورت گرفت. با شروع هفت‌ششم، به مدت ۱۸ روز عامل خشکی در دو سطح ۶۰ و ۲۵ درصد ظرفیت زراعی و عامل آسکوربات در یک سطح ۱/۴ مؤثر (بعد از پیش آزمایش‌های متوالی) با غلظت ۱/۴ میلی‌مولار به صورت مه‌پاشی اعمال شد. پس از طی

چندگانه‌ای Tukey و رسم نمودارها با استفاده از نرم افزار Excel صورت پذیرفت.

نتایج

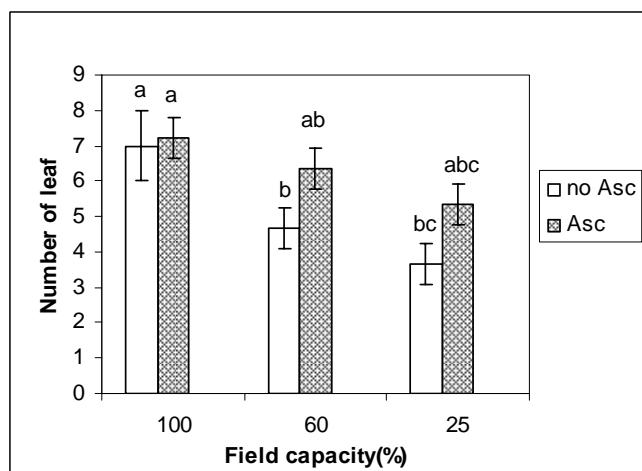
آنالیز واریانس نشان داد که اختلاف معنی‌داری بین تیمارها وجود دارد، مطابق با نمودارهای (۱-۱۰) و مقایسه میانگین داده‌ها در فقدان آسکوربات سپس مقایسه میانگین‌ها در حضور و عدم حضور آسکوربات بین سطوح مختلف تنفس شامل شاهد، خشکی متوسط و شدید صورت گرفت و در هر یک از سطوح مشابه در سطح احتمال $P < 0.05$ بررسی گردید. تعداد برگ‌ها در دو گروه خشکی متوسط و شدید نسبت به شاهد به طور معنی‌دار کم شد و حضور آسکوربات تعداد برگ‌ها را کمی افزایش داد (نمودار ۱).

برای محاسبه مقدار قندهای محلول نمونه‌های مورد نظر با استفاده از منحنی استاندارد، از گلوکز با غلظت‌های مختلف استفاده شد. سپس جذب‌های خوانده شده توسط اسپکتروفوتومتری در معادله بدست آمده جایگزین و سپس مقدار قند (M) بر حسب میلی‌گرم در گرم وزن خشک نمونه گیاهی محاسبه گردید (۱۳).

$$M = \frac{C \times 0.01}{W} \quad W = \text{وزن خشک نمونه}$$

روش آماری

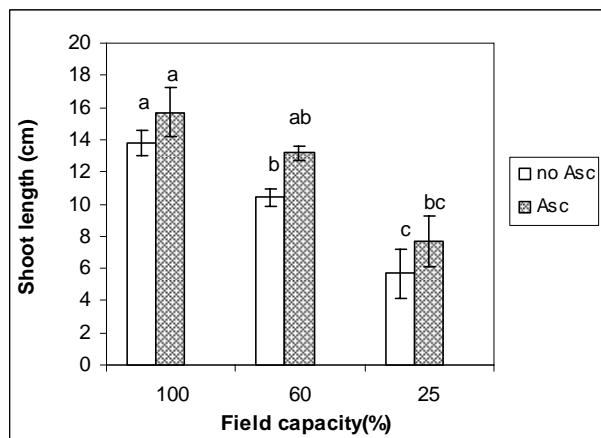
آزمایش‌ها در این پژوهش بر اساس طرح فاکتوریل در قالب بلوک‌های کاملاً تصادفی، سنجش‌ها با سه تکرار انجام شد. داده‌های حاصل از اندازه‌گیری‌ها به وسیله نرم افزار آماری SPSS مورد تجزیه و تحلیل قرار گرفت و مقایسه میانگین داده‌ها در سطح خطای ۵ درصد ($P < 0.05$) با آزمون



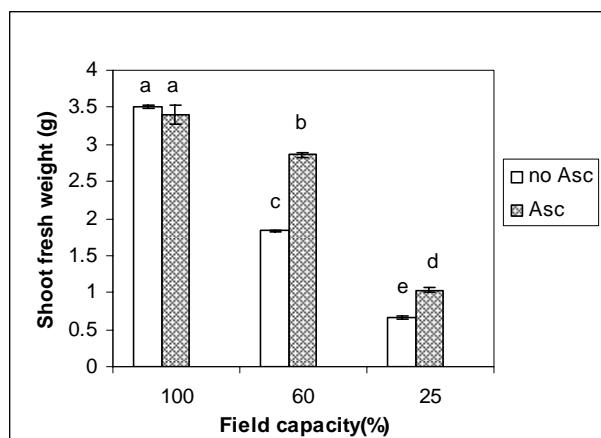
نمودار ۱- تأثیر سطوح مختلف تنفس خشکی در حضور آسکوربات (Asc) و عدم حضور آن (no Asc) بر تعداد برگ-های گیاه انیسون.

به طور معنی‌داری کاهش پیدا کرد و تیمار آسکوربات در هر دو تنفس متوسط و شدید، پارامترهای وزن تر و خشک را به صورت معنی‌دار افزایش داد (نمودارهای ۳، ۴، ۵ و ۶).

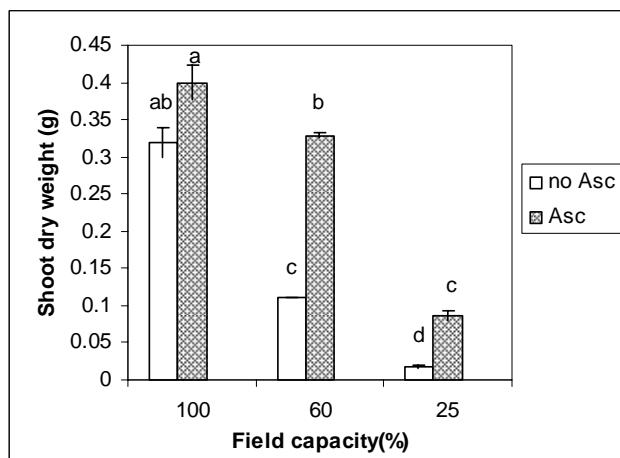
با کاهش پتانسیل آبی، طول اندام هوایی یک روند کاهشی معنی‌دار داشت که با اعمال آسکوربات در هر سه گروه، طول اندام هوایی بصورت جزئی افزایش یافت، (نمودار ۲). با پیشرفت تنفس خشکی از وزن تر و همچنین وزن خشک اندام هوایی و ریشه‌ها



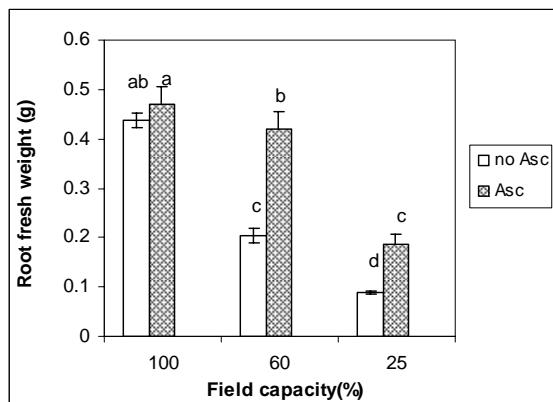
نمودار ۲- تأثیر سطوح مختلف تنفس خشکی در حضور آسکوربین (ASc) و عدم حضور آن (no ASc) بر طول اندام هوایی در گیاه انیسون.



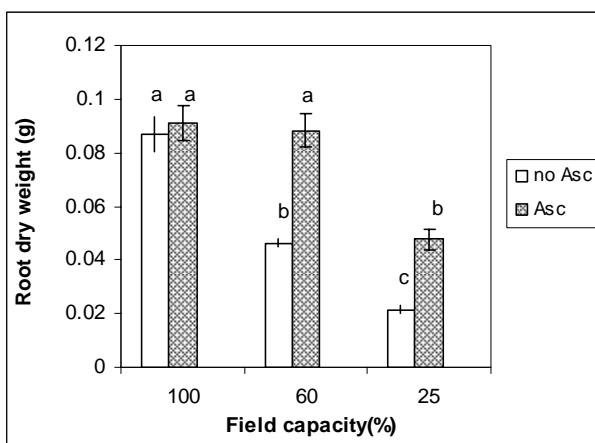
نمودار ۳- تأثیر سطوح مختلف تنفس خشکی در حضور آسکوربین (ASc) و عدم حضور آن (no ASc) بر وزن تر اندام هوایی گیاه انیسون.



نمودار ۴- تأثیر سطوح مختلف تنفس خشکی در حضور آسکوربین (ASc) و عدم حضور آن (no ASc) بر وزن خشک اندام هوایی گیاه انیسون.



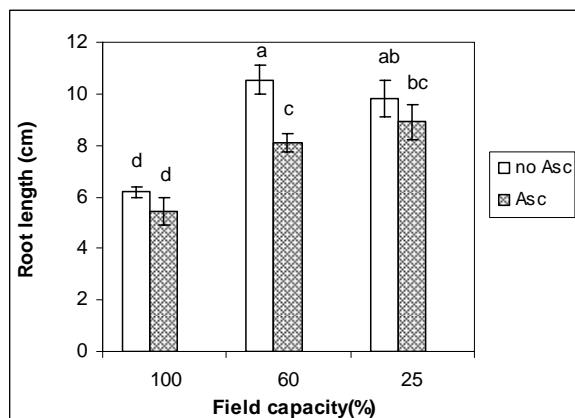
نمودار ۵- تأثیر سطوح مختلف تنفس خشکی در حضور آسکوربیات (ASc) و عدم حضور آن (no ASc) بر وزن تر ریشه گیاه انیسون.



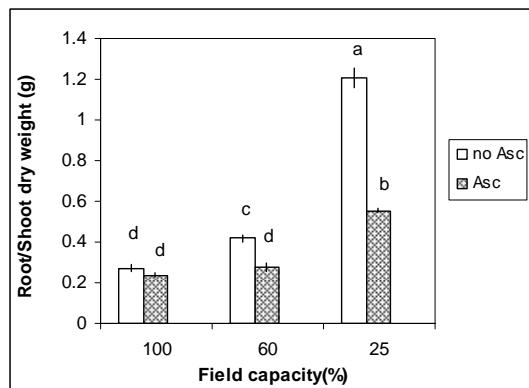
نمودار ۶- تأثیر سطوح مختلف تنفس خشکی در حضور آسکوربیات (ASc) و عدم حضور آن (no ASc) بر وزن خشک ریشه گیاه انیسون.

در سنجش نسبت وزن خشک ریشه به اندام هوایی، با کاهش پتانسیل آبی، افزایش پیشرونده و معنی دار مشاهده شد و با بکارگیری آسکوربیات در دو گروه متوسط و شدید، این نسبت کاهش معنی داری یافت (نمودار ۸).

طول ریشه تحت هر دو تنفس خشکی نسبت به گروه شاهد افزایش معنی داری داشت که بیشترین میزان آن در تنفس متوسط گزارش شد. با وجود آسکوربیات در هر سه گروه طول ریشه کاهش یافت، که تنها در شرایط متوسط معنی دار بود (نمودار ۷).



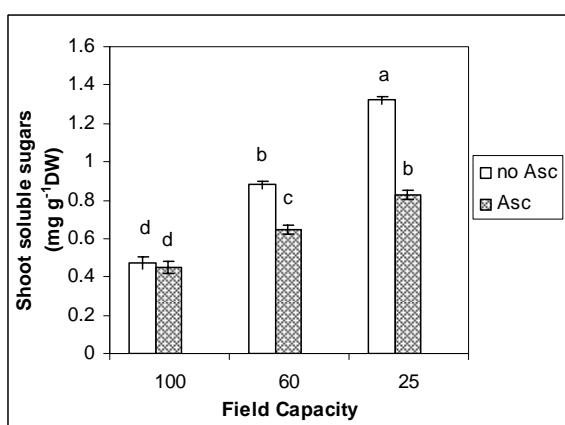
نمودار ۷- تأثیر سطوح مختلف تنفس خشکی در حضور آسکوربیات (ASc) و عدم حضور آن (no ASc) بر طول ریشه گیاه انیسون.



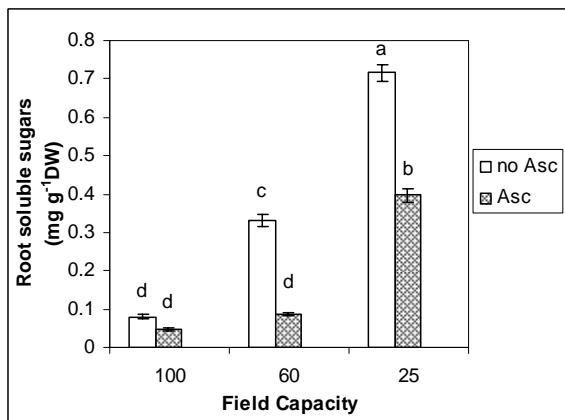
نمودار ۸- تأثیر سطوح مختلف تنش خشکی در حضور آسکوربات (Asc) و عدم حضور آن (no Asc) بر نسبت وزن خشک ریشه به اندام هوایی در گیاه انیسون.

نیز این تفاوت‌ها همانند اندام هوایی گزارش شدند، اگرچه میزان قندهای محلول اندام هوایی بیشتر از ریشه‌ها بود (نمودارهای ۹ و ۱۰).

در بررسی‌های صورت گرفته، با پیشرفت تنش بر میزان قندهای محلول به طور معنی‌دار افزوده شد و آسکوربات میزان آن را کاهش داد که این کاهش در دو تنش متوسط و شدید معنی‌دار بود. در ریشه‌ها



نمودار ۹- تأثیر سطوح مختلف تنش خشکی در حضور آسکوربات (Asc) و عدم حضور آن (no Asc) بر میزان قندهای محلول اندام هوایی گیاه انیسون.



نمودار ۱۰- تأثیر سطوح مختلف تنش خشکی در حضور آسکوربات (Asc) و عدم حضور آن (no Asc) بر میزان قندهای محلول ریشه گیاه انیسون.

بحث

آسکوربات تقسیم سلولی را تقویت کرده، سطح برگ و وزن تر و خشک برگ را افزایش می‌دهد و با خاصیت آنتی اکسیدانی، آسیب ناشی از رادیکال‌های اکسیژن که در شرایط تنفس تولید می‌شوند را کاهش می‌دهد. در اینیسون همانند دانه رستهای (۲۴) *Vigna unguiculata* L. طی تنفس خشکی متوسط، رشد ریشه در بالاترین حد خود بوده، و در شرایط خشکی شدید، مقداری کاهش یافته بود (نمودار ۷). در این رابطه Wu و Cosgrove (۱۵) (۲۰۰۰) بیان می‌دارند که ادامه طویل شدن ریشه‌ای، برداشت آب از خاک را آسان تر می‌کند و در توافق با نتایج ما، Liptay (۱۹۹۸) و همکاران (۲۵) مشاهده کردند ریشه‌های ذرت و دانه رستهای گوجه فرنگی، سرعت اتساع حجمی پایین‌تری داشته و بسیار نازک بودند و به عقیده آنها افزایش شل شدن دیواره سلولی با تداوم طویل شدن ریشه اولیه در کم-آبی ارتباط دارد. بر اساس این پژوهش، آسکوربات، اگرچه از طول ریشه کاسته بود، اما با کاهش سطح اکسیداسیون، توانست با افزایش وزن ریشه، گیاه را در داشتن سیستم ریشه‌ای گسترش‌دار در شرایط تنفس همراهی کند. از این رو وجود سیستم قوی ریشه‌ای که باعث بالا رفتن توانایی گیاه در جذب آب می‌شود، به عنوان مکانیسم بنیادی در سازگاری به خشکی بیان شده است (۲۶). از طرفی آسکوربات در خیلی از جنبه‌های کنترل ردوکسی و فعالیت آنتی-اکسیدانی در سلول‌های گیاهی نقش داشته است (۱۰)، به عنوان مثال در سیستم آنزیمی و غیرآنزیمی آنتی اکسیدانی چرخه گلوتاتیون - آسکوربات که شامل آسکوربات و گلوتاتیون می‌باشد. در مورد اینیسون می‌توان اشاره نمود که حضور آسکوربات با بالابردن ظرفیت ردوکسی و تامین گلوتاتیون احياء بیشتر، شاید بتواند گروه‌های سولفیدریلی پروتئین بافتی، غشایی و یا دیواره‌ای را طی دهیدراتاسیون به حالت احياء نگهدارد، تا به احتمال زیاد صدمات ناشی از تنفس را در رشد تخفیف دهد. در توافق با یافته‌های Mertz (۱۹۶۳) (۲۷) گزارش کرد که مقایسه نسبت دهیدروآسکوربیک اسید به آسکوربیک اسید و سولفیدریل‌های غیرپروتئینی مزوکوتیل نرمال، نشان

بر اساس مطالعه حاضر توانایی آسکوربات خارجی در افزایش رشد گیاه و کاهش اثرات مضر تنفس خشکی را می‌توان این‌گونه تصور کرد که این صدمات طی تنفس، در نتیجه کاهش سطح آنتی-اکسیدانی باشد. گزارش شده که دیگر گونه‌ها مثل *Boea hygroscopica* با افزایش سنتز آنتی اکسیدان به خشکی پاسخ می‌دهند (۱۴).

تنفس خشکی موجب کاهش رشد اندام هوایی و افزایش طول ریشه در گیاه اینیسون شد. این پاسخ متمایز ریشه و اندام هوایی به پتانسیل آبی پایین، یک سازگاری گیاهی با شرایط خشک است (۱۵). در تایید مشاهدات حاضر، کاهش آب در سیب زمینی (۱۶) منجر به کاهش تعداد برگ و ارتفاع اندام هوایی گشت. ریزش برگ در بسیاری از گیاهان علفی و چوبی مربوط به کمبود آب می‌باشد و کاهش سطح تعرق مهمترین عامل در اقتصاد آب و زندگانی دارد (۱۷). تنفس خشکی رشد برگ را کاهش داده و انتقال مواد به ریشه را افزایش می‌دهد که منجر به افزایش قابل ملاحظه نسبت ریشه به اندام هوایی می‌گردد (۱۸)، که در اینیسون نیز مشاهده شد (نمودار ۸). در دو گونه پنبه نیز (۱۹) بر کاهش زیست توده و در *Rosmarinus officinalis* L. (۲۰) بر کاهش وزن خشک و افزایش نسبت ریشه به اندام هوایی تاکید شده است. قابلیت تولید گیاه تحت شرایط تنفس خشکی، شدیداً به فرآیندهای توزیع ماده خشک و توزیع فضایی و زمانی ریشه بستگی دارد (۱۸). تنفس غیرزیستی باعث تحریک ساخته شدن گونه‌های اکسیژن فعال در بافت‌های گیاهی می‌شود (۲۱). به طوری که مشاهده شده است در بافت برگی گیاه *Prunus* (۲۲) با پیشرفت کاهش آب، تنفس اکسیداتیو (تولید H_2O_2) افزایش می‌یابد. در راستای همین نتایج، خشکی می‌تواند باعث ایجاد تنفس اکسایشی در بافت‌های گیاه اینیسون شود که با حضور آسکوربات در این شرایط، اندام هوایی رشد بیشتری یافته و از نسبت بالای ریشه به اندام هوایی کاسته شده است (نمودارهای ۲ و ۸). به همین دلیل Rosales (۲۳) و همکاران (۲۰۰۶)، دریافتند که

متابولیت‌ها به تداوم فتوسنتز وابسته‌اند. همانطور که اشاره شد در شرایط خشکی، با کاهش فتوسنتز و در نتیجه کاهش کربوهیدرات‌های ساختاری، رشد محدود می‌شود، بطوریکه بر اساس نتایج بدست آمده در این پژوهش کاهش رشد با افزایش قندهای محلول همراه شد. بنابراین کاهش قندهای محلول در حضور آسکوربات در شرایط تنفس (نمودارهای ۹ و ۱۰) را می‌توان اینگونه توجیه کرد، که شاید وجود سیستم آنتی‌اسیدانی قوی در تیمار با آسکوربات در افزایش رشد و افزایش کربوهیدرات‌های ساختاری، توانسته در کاهش قندهای محلول نقش داشته باشد. به عبارت دقیق‌تر کاهش در قندهای محلول در حضور آسکوربات ممکن است حاصل از افزایش در فتوسنتز و رشد باشد. به همین دلیل است که Debolt (۱۰) و همکاران (۲۰۰۷) بیان می‌دارند که آسکوربات در متاپولیسم گیاهی نقش عمده و اساسی دارد. علاوه بر این (۲۳) Rosales و همکاران (۲۰۰۶) گزارش نمودند که آسکوربات با خاصیت آنتی‌اسیدانی خود توانست غشاء سلولی را از آسیب ناشی از استرس خشکی و رادیکال‌های آزاد محافظت نماید.

در نهایت می‌توان این طور نتیجه گیری کرد که:

۱. پاسخ‌های مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی در بکارگیری آسکوربات خارجی، نشان داد که آسکوربات می‌تواند نقش مهمی در کنترل تحمل تنفس خشکی با تحفیف پتانسیل اکسایشی بازی کند.

۲. بنابراین انسیون تحت تنفس خشکی با افزایش رشد طولی ریشه به منظور افزایش در نسبت جذب آب، با کاهش رشد، کاهش تعداد برگ‌ها و افزایش نسبت وزن خشک ریشه به اندام هوایی برای جبران کمبود آب، همچنین با افزایش میزان قندهای محلول، جهت تطابق اسمزی و حفظ بیشتر سطح غشاء، بسته به شدت تنفس، به بحران کم آبی پاسخ دادند.

۳. طبق نتایج بدست آمده، آسکوربات خارجی موجب افزایش ماده خشک، کاهش کربوهیدرات‌های غیر ساختاری (محلول) و ایجاد تکامل در سیستم

دهنده این است که رشد با وضعیت احیاء شدگی بیشتر ارتباط دارد.

کم آبی باعث مختل شدن رشد و جریان یافتن کربوهیدرات‌ها می‌شود (۵)، مشابه آنچه که در این پژوهش رخ داد (نمودارهای ۹ و ۱۰). همچنین مطالعات قبلی نشان داده‌اند که در گیاهان علفی و غلات طی تنفس‌های غیر زیستی مختلف کربوهیدرات‌ها تجمع می‌یابند (۲۸). همچنین بسیاری از مولفین دریافتند که افزایش قندهای محلول ناشی از هیدرولیز نشاسته باعث حفظ و تنظیم فشار اسمزی، کاهش از دست دادن آب سلول و نگهداری توروسانس، همچنین موجب پایداری غشاها زیستی، پروتئین‌ها و مقاومت به تنفس Cui (۳۰) و همکاران (۲۰۰۴) لوبیای Mung قرار گرفته در معرض تنفس خشکی، آنزیم‌های هیدرولیتیک از قبیل α -آمیلاز را کاهش داد که منجر به افزایش محتوای ساکاریدهای محلول شد. همچنین این محققین معتقد‌نند که تجمع هر محلول آبی، منجر به پهلوود در تنظیم اسمزی سیتوپلاسم شده و بنابراین تحمل گیاه بالا می‌رود. از طرفی مولکول‌های قند می‌باشد در محل باندهای هیدروژنی، جایگزین آب شوند تا ساختار اصلی پروتئین و فضای بین فسفولیپیدها حفظ گردد (۹). در بررسی‌های ما روی انسیون، در شرایط خشکی، محتوای قندهای محلول در برگ‌ها بیش از ریشه‌ها بود. افزایش بیشتر قندهای محلول در اندام هوایی می‌تواند به دلیل تبدیل نشاسته به قندهای محلول، کاهش مصرف آن‌ها و یا کاهش در انتقال از طریق آوند آبکش باشد (۳۱). از سویی دیگر، افزایش کمتر قندها در ریشه‌ها نیز می‌تواند مربوط به انتقال کمتر از برگ‌ها، مصرف آهسته‌تر به علت کاهش رشد و تغییرات دیگر از جمله هیدرولیز نشاسته باشد (۳۲). به عقیده Morgan (۳۳)، افزایش قندهای محلول در برگ زیتون تحت تنفس، نشان‌دهنده این است که میزان تنظیم اسمزی در اندام‌های در حال رشد به تامین متابولیت‌ها بستگی کامل دارد، زیرا این عمل با صرف انرژی همراه است و ترکیبات کربن‌دار برای تولید

۴. در مجموع می‌توان تاکید نمود که مبارزه با تنش اکسیداتیو جزء مهمی از مقاومت به خشکی به حساب می‌آید.

ریشه‌ای گشته، که این مساله در تطابق با این واقعیت می‌باشد که آسکوربات (با رفتار آنتی-اکسیدانی و دخالت در متابولیسم گیاهی) در افزایش کارایی فتوسنتر، در زمان تنش موثر بوده است.

منابع مورد استفاده

1. Delazar, A., Biglari, F., Esnaashari, S., Nazemiyeh, H., Talebpour, A. H., Nahar, L., Sarker, S. D., 2006. GC-MS analysis of the essential oils and the isolation of phenylpropanoid derivatives from the aerial parts of *Pimpinella aurea*. *Phytochemistry* 67: 2176-2187.
2. Atesh, D. A., Erdogrul, O. T., 2003. Antimicrobial activities of various medicinal and commercial plant extracts. *Turk J Biol* 27: 157-162.
3. Bown, D., 1995. The royal horticultural society encyclopedia of herbs and their uses. Dorling Kindersley Ltd. London, pp: 424.
4. Turkcan, I., Bor, M., Ozdemir, F., Koca, H., 2005. Differential responses of lipid peroxidation and antioxidants in the leaves of drought tolerant *P. acutifolius* Gray and drought-sensitive *P. vulgaris* L. subjected to polyethylene glycol mediated water stress. *Plant Science* 168: 223-231.
5. Burke, J. J., 2007. Evaluation of source leaf responses to water-deficit stresses in cotton using a novel stress bioassay. *Plant Physiology* 143: 108–121.
6. Sofo, A., Dichio, B., Xiloyannis, C., Masia, A., 2005. Antioxidant defences in olive trees during drought stress: changes in activity of some antioxidant enzymes. *Functional Plant Biology* 32: 45-53.
7. Mundree, S. G., Baker, B., Mowla, S., Peters, S., Marais, S., Vander Willigen, C., Govender, K., Maredza, A., Muyanga, S., Farrant, J. M., Thomson, J. A., 2002. Physiological and molecular insights into drought tolerance. *African Journal of Biotechnology* 1: 28-38.
8. Pinheiro, H. A., Da Matta, F. M., Chaves, A. R. M., Fontes, E. P. B., Loureiro, M. E., 2004. Drought tolerance in relation to protection against oxidative stress in clones of *Coffea canephora* subjected to long-term drought. *Plant Science* 167: 1307-1314.
9. Hoekstra, F. A., Golovina, E. A., Buitink, J., 2001. Mechanisms of plant desiccation tolerance. *Trend in Plant Science* 6: 431-438.
10. Debolt, S., Melino, V., Ford, C. M., 2007. Ascorbate as a Biosynthetic Precursor in Plants. *Annals of Botany* 99: 3–8.
11. Monk, L. S., Fagerstedt, K. V., Crawford, R. M. M., 1989. Oxygen toxicity and superoxide dismutase as an antioxidant in physiological stress. *Physiologia Plantarum* 76: 456-459.
12. Hunt, R., 1990. Basic growth analysis. Plant analysis for beginners. Publisher: Springer; 1st edition, 13: 978-988.
13. Kochert, G., 1978. Carbohydrate determination by phenol sulfuric acid method in: Hellebust, J. A. Craigie, J. S. eds. *Handbook of Physiological Methods*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 95-97.
14. Loggini, B., Scartazza, A., Brugnoli, E., Navari-Izzo, F., 1999. Antioxidative defense system pigment composition, and photosynthetic efficiency in two wheat cultivars subjected to drought. *Plant Physiology* 119: 1019-1099.
15. Wu, Y., Cosgrove, D.J., 2000. Adaptation of roots to low water potentials by changes in cell wall extensibility and cell wall proteins. *Journal of Experimental Botany* 51: 1543-1553.
16. Watkinson, J. I., Hendricks, L., Sioson, A. A., Vasquez-Robinet, C., Verlyn, S., Heath, L. S., Schuler, M., Bohnert, H. J., Bonierbale, M., Grene, R., 2006. Accessions of *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* show differences in photosynthetic recovery after drought stress as reflected in gene expression profiles. *Plant Science* 21: 1-14.
17. Kozlowski, T. T., 1976. Water supply and leaf shading. In: kozlowski, T. T. (ed) water deficits and plant growth. Vol. IV. Academic Press. New York. pp:191-231.
18. Yin, C., Peng, Y., Zang, R., Zhu, Y., Li, C., 2005. Adaptive responses of *Populus kangdingensis* to drought stress. *Physiologia Plantarum* 123: 445-451.
19. Ratnayaka, H. H., Molin, W. T., Sterling, T. M., 2003. Physiological and antioxidant responses of cotton and spurred anoda under interference and mild drought.

- Journal of Experimental Botany 54: 2293-2305.
20. Nogues, S., Baker, N. R., 2000. Effects of drought on photosynthesis in Mediterranean plants growth under enhanced UV-B radiation. Journal of Experimental Botany 51: 1309-1317.
 21. d'Arcy-Lameta, A., Ferrari-Iliou, R., Contour-Ansel, D., Pham-Thi, A. T., Zuij-Fodil, Y., 2006. Isolation and characterization of four ascorbate peroxidase cDNAs responsive to water deficit in Cowpea leaves. Annals of Botany 97: 133-140.
 22. Sofo, A., Tuzio, A. C., Dichio, B., Xiloyannis, C., 2005. Influence of water deficit and rewetting on the components of the ascorbate-glutathione cycle in four interspecific *Prunus* hybrids. Plant Science 169: 403-412.
 23. Rosales, M. A., Ruiz, J. M., Hernandez, J., Soriano, T., Castilla, N., Romero, L., 2006. Antioxidant content and ascorbate metabolism in cherry tomato exocarp in relation to temperature and solar radiation. J Sci Food Agric 86: 1545-1551.
 24. Sangakaru, U. R., 1998. Growth and yields of cowpea (*Vigna unguiculata*) as influenced by seed characters, soil moisture and season of planting. Journal of Agronomy and Crop Science 180: 137-142.
 25. Liptay, A., Sikkema, P., Fonteno, W., 1998. Transplant growth control through water deficit stress-A Review. Hort Technol 8: 1-4.
 26. Kusaka, M., Lalasin, A. G., Fujimura, T., 2005. The maintenance of growth and turgor in pearl millet (*Pennisetum glaucum* L.) cultivars with different root structures and osmo-regulation under drought stress. Plant Science 168: 1-14.
 27. Mertz, D., 1963. Ascorbic acid oxidase in cell growth. Plant Physiology 25: 398-401.
 28. Gill, P. K., Sharma, A. D., Singh, P., Bhullar, S. S., 2002. Osmotic stress-induced changes in germination, growth and soluble sugar content of *Sorghum bicolor* (L.) Moench seeds. Bulg J Plant Physiol 28: 12-25.
 29. Sanchez, F. J., Manzanares, M., Andres, E. F., Ternorio, J. L., Ayerbe, L., De Andres, E. F., 1998. Turgor maintenance. Osmotic adjustment and soluble sugar and proline accumulation in 49 Pea cultivars in response to water stress. Field Crop Research 59: 225-235.
 30. Cui, Y. Y., Pandey, D. M., Hahn, E. J., Paek, K. Y., 2004. Effect of drought on physiological aspects of Crassulacean acid metabolism in Doritaenopsis. Plant Science, 167: 1219-1226.
 31. Irigoyen, J. J., Emerich, D. W., Sanchez-Diaz, M., 1992. Water stress induced changes in concentration of proline and total soluble sugars in nodulated alfalfa (*Medicago sativa*) plants. Physiologia Plantrum 84: 55-60.
 32. Kameli, A., Losel, D. M., 1993. Carbohydrates and water status in wheat plants under water stress. New Phytologist 125: 609-614.
 33. Morgan, J. M., 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. Ann Rev Plant Physiology 35: 299-319.