مجله زیست‌شناسی گیاهی ایران، سال اول، شماره اول و دوم، پاییز و زمستان ۱۳۸۸، صفحه ۳۶-۲۵
تاریخ دریافت مقاله: ۱۳۸۸/۰۹/۲۲
تاریخ بررسی مجدد: ۱۳۸۸/۱۲/۰۸
تاریخ پذیرش مقاله: ۱۳۸۸/۱۲/۱۱

تأثیر کمبود روی بر رشد، رنگیزه‌ها و فتوسنتز گیاه کلم قرمز (*Brassica oleracea* L. var. capitata f. rubra) تحت شدت‌های مختلف نور

رقیه حاجی بلند [1*]، باهره پاسبانی، حلیمه امیر آزاد
[1] دانشیار زیست‌شناسی گیاهی، دانشکده علوم طبیعی، دانشگاه تبریز، تبریز، ایران

چکیده

اثر کمبود روی بر رشد، مقدار رنگیزه‌ها و فتوسنتز گیاه کلم قرمز (*Brassica oleracea* L. var. capitata f. rubra) در سه شرایط نوری متفاوت، شامل ۱۰۰، ۲۰۰ و ۴۰۰ $\mu molm^{-2}s^{-1}$ در محیط هیدروپونیک با غلظت کافی (۷۲۵ پیکومول روی آزاد) و پایین (۳۰ پیکومول روی آزاد) مطالعه شد. تولید ماده خشک اندام هوایی و ریشه در شرایط کمبود روی به ترتیب تا ۹۵ ٪ و ۶۳ ٪ کاهش، ولی تحت تأثیر افزایش شدت روشنایی افزایش یافت. کمبود روی باعث کاهش رشد اندام هوایی تا ۸۰ ٪ در شرایط نور ضعیف (۱۰۰ $\mu molm^{-2}s^{-1}$) شد، ولی این کاهش در گیاهان رشدیافته در شدت بالاتر نور (۴۰۰ $\mu molm^{-2}s^{-1}$) تنها ۲۴ درصد بود. در شرایط کمبود روی، اندام هوایی سهم کمتری از روی در مقایسه با ریشه دریافت نمود. کلروفیل و کاروتنوئیدهای برگ تحت کمبود روی کاهش یافت، لیکن آنتوسیانین‌ها و ترکیبات فنلی افزایش معنی‌داری نشان دادند. کمبود روی موجب آسیب مراکز واکنشی نگردید، ولی موجب کاهش خاموش‌شدگی فتوشیمیایی و غیر فتوشیمیایی شد که نشان‌دهنده کاهش مصرف الکترون‌ها در واکنش‌های تاریکی فتوسنتز و نیز کاهش تبدیل انرژی آنها به گرما بود. مقاومت روزنه‌ای در گیاهان دچار کمبود روی افزایش یافت که موجب کاهش جذب دی اکسید کربن و تعرق گردید.

واژه‌های کلیدی: گیاه کلم قرمز، کمبود روی، فتوسنتز، رنگیزه‌ها، شدت نور، ترکیبات فنلی

مقدمه

عنصر روی دارای عملکردهای فیزیولوژیکی متعددی در گیاهان عالی است. علاوه بر اینکه در سنتز پروتئین‌ها و ممانعت از تجزیه آنها نقش دارد، در ساختار آنزیم‌هایی، مانند سوپر اکسید دیسموتاز، کربنیک آنهیدراز، RNA پلیمراز و الکل دهیدروژناز شرکت می‌کند (Marschner, 1995). سوپر اکسید دیسموتازها متالوپروتئین‌هایی هستند که رادیکال‌های سوپراکسید (O_2^-) را به مولکول‌های اکسیژن و پراکسید هیدروژن کاتالیز می‌کنند. فراوان‌ترین ایزوزیم سوپراکسید دیسموتاز در گیاهان عالی،

نویسنده مسؤول مکاتبات
*ehsan@tabrizu.ac.ir

Archive of SID
www.SID.ir

نوع واجد روی و مس (Cu/Zn SOD) است که در آن روی نقش ساختاری و مس نقش کاتالیتیک دارد. کربنیک آنهیدراز گیاهان واجد شش اتم روی در هر مولکول است و در سیتوپلاسم و کلروپلاست یافت می‌شود. کربنیک آنهیدراز واکنش آبدار شدن گاز کربنیک را کاتالیز می‌کند، لذا باعث تسهیل فراهمی CO_2 در مکان تثبیت می‌شود. در گیاهان دچار کمبود روی فعالیت این دو آنزیم بسیار کمتر از معمول است که نتیجه آن انباشتگی رادیکال‌های سوپراکسید و نیز کاهش تثبیت CO_2 است. البته، نقش عنصر روی در سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانتی نه تنها به افزایش حذف این رادیکال‌ها از طریق شرکت در ساختمان آنزیم سوپراکسید دیسموتاز مربوط است، بلکه به کنترل تشکیل رادیکال‌های آزاد نیز بر می‌گردد (Cakmak, 2000).

بخش اعظم عنصر روی، در ساختار شبکه‌ای کانی‌ها حضور دارد و بنابراین، برای تأمین نیازهای گیاهان غیر قابل دسترس است. روی قابل دسترس خاک به شکل یونی یا کمپلکس است که ممکن است در محل تبادل مواد آلی و رس‌ها یافت شود و یا ممکن است به شکل Zn^{2+}، $Zn(OH)^{+}$ یا $ZnCl_2$ جذب سطحی خاک شده باشد (Marschner, 1995). کمبود روی در خاک‌های قلیایی حاوی مواد آلی و کربنات کلسیم بالا و نیز در خاک‌های شنی مشاهده می‌شود. همچنین، مقادیر بالای فسفر خاک نیز ممکن است تحریک‌کننده کمبود روی باشد (Marschner, 1995). کمبود روی را در گیاهان زراعی می‌توان با استفاده از محلول پاشی برگی سولفات روی و یا کاربرد خاکی کود جبران کرد.

آشکارترین نشانه ظاهری کمبود روی در دولپه‌ای‌ها، کوتاه ماندن رشد طولی به علت کاهش فاصله میانگره‌ها و کاهش بسیار زیاد در اندازه برگ است. در غلات در شرایط کمبود روی نوارهای زرد رنگ در راستای رگبرگ اصلی و لکه‌های قرمز رنگ به علت انباشتگی آنتوسیانین در برگ‌ها دیده می‌شود (Marschner, 1995).

هر چند علایم کمبود روی در بسیاری از گونه‌های مهم زراعی و باغی به خوبی شناخته شده و توصیف گردیده است، ساز و کارهای درگیر در ایجاد این علایم که برای شناخت بیشتر نقش این عنصر در فیزیولوژی و متابولیسم گیاهان ضروری است، همچنان نیاز به بررسی دارد. با توجه به اینکه کمبود عناصر می‌تواند پاسخ گیاهان را به شرایط محیطی مختلف تغییر دهد، لذا یکی از رویکردهای مطالعه ساز و کارهای تأثیر عناصر بر رشد گیاهان، بررسی تأثیر شرایط تنش‌زای محیطی در شرایط کمبود عناصر است. بدون تردید، گونه‌های گیاهی مختلف نه تنها در شدت حساسیت به کمبود عناصر متفاوتند، بلکه دلایل فیزیولوژیک این تأثیرات نیز می‌تواند از گونه‌ای به گونه دیگر متفاوت باشد (Marschner, 1995).

کلم‌ها از مهمترین سبزیجات در رژیم غذایی انسان هستند و امروزه مصرف واریته‌های مختلف این گیاه توسعه روز افزونی پیدا کرده است. کلم‌ها غنی از ویتامین‌های A، C، B_1، B_2 و نیز اسید فولیک هستند. انواع کلم دارای عناصری مانند گوگرد، فسفر و کلسیم بوده، وجود بتاکاروتن و گلوتامین در ایجاد خاصیت ضد سرطانی آنها نقش دارد. همچنین مواد آنتی‌اکسیدانت، از جمله ترکیبات فنلی از گروه آنتوسیانین‌ها از ترکیبات مهم ضد سرطانی کلم هستند. وجود فنل‌های متعدد در کلم از تشکیل کارسینوژن‌ها جلوگیری می‌کند و باعث افزایش فعالیت آنزیم‌هایی می‌شود که در سم‌زدایی نقش دارند (Kaur and Kapoor, 2001).

هدف پژوهش حاضر، مطالعه پاسخ‌های گیاه کلم قرمز رشد یافته در شرایط متفاوت نوری به کمبود روی است.

Archive of SID

www.SID.ir

مطالعات محدودی در مورد تأثیر کمبود روی در گیاه کلم انجام شده است. گزارش‌هایی در مورد تأثیر کمبود روی بر سنتز فنل در گیاهان وجود ندارد، با این حال، انباشتگی آنتوسیانین‌ها در برگ‌های برنج دچار کمبود روی گزارش شده است (Hajiboland *et al*., 2003). از سوی دیگر، سنتز آنتوسیانین‌ها که در گیاه کلم قرمز بیش از دیگر انواع کلم‌ها و در قسمت‌های خوراکی آن یافت می‌شود، تحت کنترل نور است (Asada, 1999). نور مهمترین عامل در ایجاد رادیکال‌های آزاد اکسیژن در برگ‌هاست و با توجه به اینکه در شرایط کمبود روی، تولید رادیکال‌های آزاد افزایش و سم‌زدایی آنها کاهش می‌یابد، بررسی تأثیر شدت‌های مختلف نور، بر ظهور علایم کمبود و پاسخ رشدی گیاهان می‌تواند اهمیت قابل ملاحظه‌ای داشته باشد.

در این پژوهش، علاوه بر تولید ماده خشک و جذب روی، برخی مؤلفه‌های فیزیولوژیک که می‌توانند در تعیین پاسخ رشدی گیاهان به کمبود روی و شدت‌های متفاوت نور دخیل باشند، از جمله واکنش‌های فتوشیمیایی در برگ (فلوئورسانس کلروفیل) و تبادل گاز بررسی شده است. همچنین انباشتگی رنگیزه‌هایی که در فتوسنتز اهمیت داشته و نیز به عنوان مؤلفه‌های تعیین‌کننده ارزش غذایی این گیاه تلقی می‌شوند، مورد مطالعه قرار گرفته است.

مواد و روش‌ها

کشت گیاهان و اعمال تیمارها

بذر گیاه کلم پیچ قرمز (*Brassica oleracea* L. var. capitata f. rubra) که از نوع وارداتی بود، از بازار تهیه گردید و مورد استفاده قرار گرفت. بذور به مدت ۵ تا ۷ دقیقه، با استفاده از هیپوکلریت سدیم تجاری ۵٪ ضدعفونی شده، سپس به دفعات با آب مقطر شستشو داده شدند. بذرها ضدعفونی شده بر روی کاغذ صافی مرطوب و در تاریکی جهت جوانه‌زنی قرار گرفتند. بذرها هر روز با سولفات کلسیم ۰/۰۵ میلی‌مول محلول‌پاشی شدند. مدت زمان لازم جهت جوانه‌زنی ۹ روز بود.

پس از ظهور برگ اولیه، دانه‌رست‌های جوان به مدت ۲۴ ساعت به روشنایی انتقال یافته، پس از سبز شدن برگ‌ها، به محیط هیدروپونیک منتقل شدند. دانه‌رست‌های ۱۰ روزه به مدت هر کدام پنج روز در محلول غذایی ۲۵ و ۵۰ درصد هوگلند (Johnson *et al*., 1957) فاقد روی پیش تیمار شدند و سپس به محیط تیمار انتقال داده شدند. برای به حداقل رساندن ناخالصی روی در محیط‌کشت، از محیط‌کشت همبندکننده-بافر واجد ۱۰۰ میکرومول همبند کننده HEDTA (ان-۲-هیدروکسی اتیل اتیلن دی آمین تری آستات) و ۲ میلی‌مول بافر MES (۲-ان-مورفولینو اتان سولفونیک اسید) استفاده شد (Parker *et al*., 1995).

تیمارها شامل شاهد (۲۵ میکرومول سولفات روی با ۷۲۵ پیکومول فعالیت روی آزاد) و کمبود روی (۲/۵ میکرومول سولفات روی با ۳۰ پیکومول فعالیت روی آزاد) بود. فعالیت روی آزاد با استفاده از نرم‌افزار GEOCHEM-PC محاسبه گردید. تیمار شدت نور (۱۰۰، ۲۰۰ و ۴۰۰ میکرومول بر متر مربع بر ثانیه) همزمان با تیمار عنصری اعمال شد.

گیاهان در اتاق رشد با شرایط دمایی ۲۳-۲۰ درجه سانتی‌گراد، رطوبت نسبی ۸۰-۷۰ درصد و در دوره روشنایی/تاریکی ۷/۱۷ ساعته نگهداری شدند. محلول غذایی هر هفته یک بار تعویض و pH آن روزانه، بر روی ۶ تنظیم شد. شصت روز پس از کاشت (۴۰ روز پس از تیمار)، گیاهان برداشت شدند. نمونه‌های اندام هوایی و ریشه در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۴۸ ساعت خشک شدند، سپس وزن خشک آنها تعیین گردید.

Archive of SID

www.SID.ir

جهت اندازه‌گیری عنصر روی، نمونه‌ها در کوره الکتریکی در دمای ۵۰۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۱۲ ساعت خاکستر شدند. پس از انحلال در اسید کلریدریک و رساندن نمونه‌ها به حجم با استفاده از آب دو بار تقطیر، مقدار روی در نمونه‌ها توسط دستگاه جذب اتمی (Shimatzu, AA6300, Japan) سنجش شد و بر حسب $\mu g\ g^{-1}DW$ گزارش گردید.

گروه دیگری از گیاهان برای سنجش فلوئورسانس کلروفیل و تبادل گاز مورد استفاده قرار گرفته، سپس برای سنجش رنگیزه‌ها برداشت شدند. برای اندازه‌گیری فلوئورسانس کلروفیل و پارامترهای تبادل گاز از سومین برگ جوان استفاده شد.

سنجش پارامترهای فلوئورسانس کلروفیل

برای تعیین فلوئورسانس کلروفیل، از دستگاه فلوئورسانس‌سنج (OPTI-SCIENCES, ADC, UK) استفاده گردید. پارامترهای فلوئورسانس کلروفیل در برگ‌های سازش‌یافته با تاریکی شامل F_0 (فلوئورسانس پایه) و F_m (فلوئورسانس بیشینه) و پارامترهای فوق در برگ‌های سازش‌یافته با روشنایی شامل F_t (شدت فلوئورسانس پایه) و F_{ms} (شدت فلوئورسانس بیشینه) اندازه‌گیری شد. سپس محاسبات لازم برای به دست آوردن سایر پارامترها، از جمله کارآیی بیشینه فتوشیمیایی فتوسیستم II (F_v/F_m)، ظرفیت انگیختگی *فتوسیستم* II (F'_v/F'_m)، خاموش‌شدگی فتوشیمیایی (q_P) و غیر فتوشیمیایی (q_{NP})، عملکرد کوآنتومی فتوسیستم II (Φ_{PSII}) و میزان انتقال الکترون (ETR) انجام گردید (Oxborough, 2004).

سنجش پارامترهای تبادل گاز

برای اندازه‌گیری پارامترهای مختلف تبادل گاز فتوسنتزی از دستگاه (LCA_4, ADC, UK) استفاده شد. پارامترهای اندازه‌گیری شده شامل شدت فتوسنتز (A) بر حسب $\mu mol\ m^{-2}s^{-1}$، تعرق (E) برحسب $mol\ m^{-2}s^{-1}$، مقاومت روزنه‌ای (r_s) برحسب $m^2s^{-1}mol^{-1}$ سنجش گردید.

سنجش رنگیزه‌ها و مقدار فنل کل

برای سنجش مقدار رنگیزه‌ها، نمونه‌های گیاهی با آب دوبار تقطیر شستشو و بر روی کاغذ صافی خشک شدند. بعد از اندازه‌گیری وزن تر (تقریباً ۲۰۰ میلی‌گرم)، نمونه‌ها در داخل ورقه آلومینیومی در ازت مایع قرار گرفتند. استخراج عصاره از بافت مورد نظر با استفاده از حلال یا بافر استخراج مربوطه بر روی یخ و باهاون چینی سرد انجام شد. غلظت کلروفیل و کاروتنوئیدها به وسیله اسپکتروفتومتر، بعد از ۲۴ ساعت استخراج در استون ۱۰۰ درصد تعیین شد. جذب در ۶۶۲، ۶۴۵ و ۴۷۰ نانومتر اندازه‌گیری و غلظت کلروفیل a ,b و کل و کاروتنوئیدها طبق فرمول‌های مربوطه محاسبه شد (Lichtenthaler and Wellburn, 1985).

برای سنجش آنتوسیانین و فنل‌ها، عصاره حاصل از استخراج در حلال متانول/اسید کلریدریک ۲:۹۸ (v/v) به مدت ۲۰ دقیقه در g ۱۰۰۰ سانتریفوژ گردید. ۰/۵ میلی‌لیتر از محلول روشناور با ۴۹/۵ میلی‌لیتر از بافر یک میلی‌مول MES با pHهای ۱ و ۴/۵ در بالن ژوژه‌های ۵۰ میلی‌لیتری ریخته شد و پس از ۳۰ دقیقه جذب در ۵۱۰nm اندازه‌گیری شد. مقدار آنتوسیانین بر اساس mg FW g^{-1} cyanidin-3-glucoside گزارش شد. سنجش فنل کل در محلول روشناور با استفاده از معرف فولین شیکالتو

Archive of SID

www.SID.ir

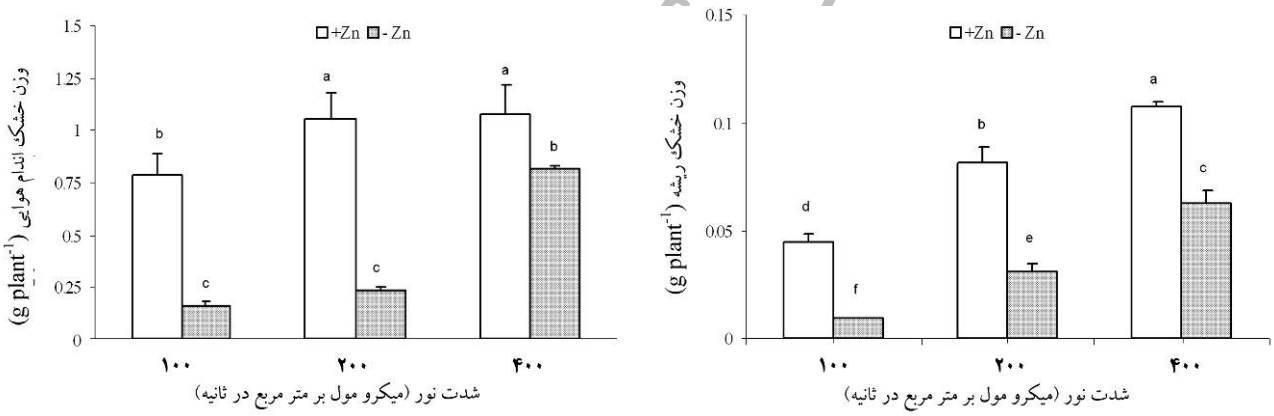
(Folin-Ciocalteu) در ۷۶۰nm انجام شد. برای تهیه محلول‌های استاندارد از غلظت‌های مشخص اسید گالیک (۰ تا ۱۲ میکرومول) استفاده شد. نتایج برحسب mg gallic acid $g^{-1}FW$ ارایه گردید (Plessi *et al.*, 2007).

طرح آزمایشی و تجزیه داده‌ها

آزمایش در طرح بلوک‌های کامل تصادفی و با دو عامل شامل دو سطح روی و سه سطح از شدت نور اجرا شد. تجزیه و تحلیل آماری با کمک نرم‌افزار سیگما استات (نسخه ۳/۰۲) و با استفاده از تست توکی در سطح ۵ درصد انجام گردید.

نتایج

وزن خشک اندام هوایی و ریشه تحت‌تأثیر افزایش شدت نور، افزایش یافت. رشد در حضور غلظت‌های ناکافی روی در محیط، موجب کاهش معنی‌داری در تولید ماده خشک هم در اندام هوایی و هم ریشه گردید. این کاهش در شدت‌های نور پایین بیش از شدت‌های بالاتر نور بود. بنابراین، رشد در شدت‌های پایین نور حساسیت به کمبود روی را افزایش داد (شکل ۱).



شکل ۱- وزن خشک اندام هوایی و ریشه (g plant^{-1}) گیاه کلم قرمز که در سطوح کفایت روی (Zn+) و کمبود روی (Zn–) تحت شرایط سه شدت نور متفاوت (۱۰۰، ۲۰۰ و ۴۰۰ µmol m^{-2} s^{-1}) به مدت یک ماه رشد کرده‌اند. تفاوت ما بین داده‌های مربوط به یک ستون که با حروف یکسانی مشخص شده‌اند، معنی‌دار نبوده است (P<0.05).

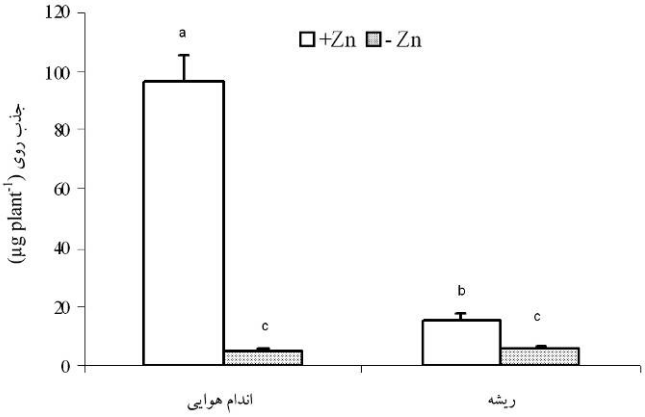
مطابق انتظار، مقدار روی در هر دو اندام هوایی و ریشه با کاهش عرضه این عنصر در محیط به شدت کاهش یافت که این کاهش در اندام هوایی بیشتر (۹۵ درصد) از ریشه (۶۳ درصد) بود. نمونه‌های تجزیه شده مربوط به گیاهان رشد یافته در شدت متوسط نور اعمال شده (۲۰۰ میکرومول بر متر مربع در ثانیه) بوده است، ولی با توجه به اینکه مقدار روی در نمونه‌های مربوط به گیاهان تحت تیمارهای ۱۰۰ و ۴۰۰ میکرومول بر متر مربع در ثانیه تعیین نگردید، اثر نور در تغییرات جذب روی مشخص نشد (شکل ۲).

با افزایش شدت نور، مقدار کلروفیل a، b و کلروفیل کل برگ‌ها افزایش یافت. مقدار آنتوسیانین‌ها و کاروتنوئیدها نیز با افزایش شدت نور افزایش یافت. کمبود روی باعث کاهش معنی‌دار مقدار کلروفیل a، b و کلروفیل کل برگ‌ها گردید. این کاهش همچنین در مورد آنتوسیانین‌ها و کاروتنوئیدها مشاهده گردید، با این حال در

Archive of SID

www.SID.ir

برخی تیمارهای نوری کاهش فوق تحت تأثیر کمبود روی معنی‌دار نبود (جدول ۱).



شکل ۲- مقدار جذب روی ($\mu g\ plant^{-1}$) در گیاه کلم قرمز که در سطوح کفایت روی (Zn+) و کمبود روی (Zn–) تحت شدت نور $200\ \mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ به مدت یک ماه رشد کرده اند. تفاوت ما بین داده‌های مربوط به یک ستون که با حروف یکسانی مشخص شده‌اند، معنی‌دار نبوده است ($P<0.05$).

جدول ۱- تغییرات مقدار رنگیزه‌های برگ شامل کلروفیل ($mg\ g^{-1}\ FW$)، آنتوسیانین‌ها ($mg\ cyanidin\text{-}3\text{-}glucoside\ g^{-1}\ FW$) و کاروتنوئیدها ($mg\ g^{-1}\ FW$) در گیاه کلم قرمز که در سطوح کفایت روی (Zn+) و کمبود روی (Zn–) تحت شرایط سه شدت نور متفاوت ($\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ ۱۰۰ ۲۰۰ و۴۰۰) به مدت یک ماه رشد کرده‌اند. تفاوت ما بین داده‌های مربوط به یک ستون که با حروف یکسانی مشخص شده اند، معنی‌دار نبوده است ($P<0.05$).

تیمار نور	تیمار عنصر	کلروفیل a	کلروفیل b	کلروفیل کل	آنتوسیانین‌ها	کاروتنوئیدها
۱۰۰	+Zn	۰/۸۷ ± ۰/۰۰^{c}	۰/۶۲ ± ۰/۰۰^{c}	۱/۷۹ ± ۰/۰۱^{ds}	۰/۰۵ ± ۰/۰۱^{d}	۰/۳۱ ± ۰/۰۱^{c}
	–Zn	۰/۵۶ ± ۰/۰۰^{d}	۰/۴۲ ± ۰/۰۱^{d}	۱/۱۷ ± ۰/۰۲^{e}	۰/۰۸ ± ۰/۰۱^{c}	۰/۲۲ ± ۰/۰۲^{d}
۲۰۰	+Zn	۱/۵ ± ۰/۰۱^{b}	۱/۰۲ ± ۰/۰۱^{b}	۲/۷۰ ± ۰/۰۳^{b}	۰/۱۸ ± ۰/۰۱^{b}	۰/۴۷ ± ۰/۰۲^{b}
	–Zn	۱/۵ ± ۰/۱۳^{b}	۰/۹۸ ± ۰/۰۶^{b}	۲/۵۳ ± ۰/۰۰^{c}	۰/۱۷ ± ۰/ ۰۱^{b}	۰/۴۳ ± ۰/۰۴^{b}
۴۰۰	+Zn	۲/۱ ± ۰/۰۱^{a}	۱/۳۵ ± ۰/۰۴^{a}	۳/۲۹ ± ۰/۱۰^{a}	۰/۱۹ ± ۰/۰۱^{b}	۰/۷۳ ± ۰/۰۵^{a}
	–Zn	۱/۶ ± ۰/۰۳^{b}	۱/۳۰ ± ۰/۰۲^{a}	۲/۷۰ ± ۰/ ۰۳^{b}	۰/۳۰ ± ۰/۰۰^{a}	۰/۶۹ ± ۰/۰۱^{a}

شدت فلوئورسانس پایه (F_0) و بیشینه (F_m) برگ‌های سازش یافته با تاریکی با افزایش شدت نور کاهش یافت که البته در بسیاری از موارد این کاهش معنی‌دار نبود. کمبود روی نیز باعث کاهش این دو پارامتر گردید که البته، تنها در برخی تیمارهای نوری معنی‌دار بود. کارآیی بیشینه فتوسیستم II (F_v/F_m) تغییرات معنی‌داری نه در پاسخ به شدت‌های مختلف نور و نه عرضه متفاوت روی از خود نشان نداد. ظرفیت انگیختگی فتوسیستم II (F'_v/F'_m)

Archive of SID

www.SID.ir

هرچند با افزایش شدت نور تنها افزایش نامحسوسی یافت، لیکن در برگ‌های دچار کمبود روی افزایش معنی‌دار در آن مشاهده گردید. خاموش‌شدگی فتوشیمیایی (q_P) و غیر فتوشیمیایی (q_{NP}) در شدت‌های بالاتر نور کاهش یافت که تنها در برخی تیمارهای نوری معنی‌دار بود. کمبود روی نیز به کاهش هر دو پارامتر منجر گردید که در بسیاری از مواقع معنی‌دار بود. عملکرد کوآنتومی فتوسیستم II (Φ_{PSII}) تحت تأثیر افزایش شدت نور کاهش غیر معنی‌داری نشان داد، ولی اثر کاهش دهنده کمبود عنصر روی بر این پارامتر در خور توجه و از نظر آماری معنی‌دار بود. میزان انتقال الکترون (***ETR***) مشابه ظرفیت انگیختگی فتوسیستم II تحت تأثیر افزایش نور کاهش نشان داد، ولی کمبود روی در شدت‌های ۲۰۰ و ۴۰۰ میکرومول بر متر مربع در ثانیه عامل افزایش معنی‌دار میزان انتقال الکترون گردید (جدول ۲).

جدول ۲- مقدار پارامترهای مختلف فلوئورسانس کلروفیل شامل F_0 (فلوئورسانس پایه)، F_m (فلوئورسانس بیشینه)، کارآئی بیشینه فتوشیمیائی فتوسیستم II (F_v/F_m)، ظرفیت انگیختگی فتوسیستم II (F'_v/F'_m)، خاموش شدگی فتوشیمیائی (q_P) و غیر فتوشیمیائی (q_{NP})، عملکرد کوآنتومی فتوسیستم II (Φ_{PSII}) و میزان انتقال الکترون (ETR) در گیاه کلم قرمز که در سطوح کفایت روی (Zn+) و کمبود روی (Zn–) تحت شرایط سه شدت نور متفاوت (۱۰۰ ۲۰۰ و۴۰۰ $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$) به مدت یک ماه رشد کرده‌اند. تفاوت ما بین داده‌های مربوط به یک ستون که با حروف یکسانی مشخص شده‌اند، معنی‌دار نبوده است ($P<0.05$).

تیمار نور	تیمار عنصر	F_0	F_m	F_v/F_m	F'_v/F'_m
۱۰۰	+Zn	۷۵۶ ± ۲۶۲ a	۳۵۶۰ ± ۳۵۳ a	۰/۷۹۲ ± ۰/۰۱ a	۰/۵۵۰ ± ۰/۰۸ b
	–Zn	۷۴۲ ± ۱۰۵ a	۲۸۳۴ ±۳۶۵ b	۰/۷۲۳ ± ۰/۰۹ a	۰/۷۱۷ ± ۰/۰۱ a
۲۰۰	+Zn	۶۵۳ ± ۷۸ ab	۳۴۳۳ ±۳۱۴ a	۰/۸۰۸ ± ۰/۰۴ a	۰/۶۴۱ ± ۰/۰۴ b
	–Zn	۵۶۰ ± ۲۷ ab	۳۱۷۹ ± ۴۸ ab	۰/۷۴۹ ± ۰/۰۰ a	۰/۷۲۰ ± ۰/۰۲ a
۴۰۰	+Zn	۵۴۷ ± ۳۰ ab	۳۳۵۵ ± ۲۸۵ ab	۰/۸۱۰ ± ۰/۰۲ a	۰/۶۵۵ ± ۰/۰۸ b
	–Zn	۴۰۶ ± ۳۷ b	۲۳۳۴ ± ۲۶۴ c	۰/۸۰۳ ± ۰/۰۱ a	۰/۷۹۹ ± ۰/۰۲ a
		q_P	q_{NP}	Φ_{PSII}	***ETR***
۱۰۰	+Zn	۰/۹۴ ± ۰/۱۶ a	۰/۳۸۹ ± ۰/۰۰۴ a	۰/۷۸۰ ± ۰/۰۰۸ a	۱۳۱ ± ۱/۳ a
	–Zn	۰/۶۲ ± ۰/۰۸ b	۰/۱۴۰ ± ۰/۰۱۲ b	۰/۷۵۲ ± ۰/۰۰۵ a	۱۲۶ ± ۰/۸ a
۲۰۰	+Zn	۰/۶۷ ± ۰/۰۶ b	۰/۳۴۳ ± ۰/۰۱۹ b	۰/۶۵۵ ± ۰/۰۱۰ b	۱۱۰ ± ۱/۶ b
	–Zn	۰/۶۱ ± ۰/۱۱ b	۰/۰۷۶ ± ۰/۰۱۴ c	۰/۷۶۶ ± ۰/۰۱۰ a	۱۲۹ ± ۱/۶ a
۴۰۰	+Zn	۰/۵۲ ± ۰/۰۶ b	۰/۳۱۷ ± ۰/۰۲۱ b	۰/۵۳۷ ± ۰/۱۲۸ b	۹۰ ± ۲۱ b
	–Zn	۰/۵۷ ± ۰/۰۷ b	۰/۱۰۱ ± ۰/۰۰۸ c	۰/۷۴۰ ± ۰/۰۴۴ a	۱۲۴ ± ۷/۴ a

شدت تثبیت خالص CO_2 به شدت تحت تأثیر تیمارهای نوری اعمال شده واقع گردید و مطابق انتظار با افزایش شدت نور مقدار پارامتر A افزایش معنی‌داری یافت. تعرق (E) نیز تحت تأثیر افزایش شدت نور افزایش یافت. کمبود روی عامل کاهش فتوسنتز و نیز تعرق گردید که در مورد شدت فتوسنتز عمدتاً و در مورد تعرق در برخی تیمارهای نوری معنی‌دار بود. تغییرات در شدت فتوسنتز و تعرق با تغییرات مقاومت روزنه‌ای همخوانی داشت، به طوری که افزایش شدت نور با کاهش مقاومت روزنه‌ای و

Archive of SID

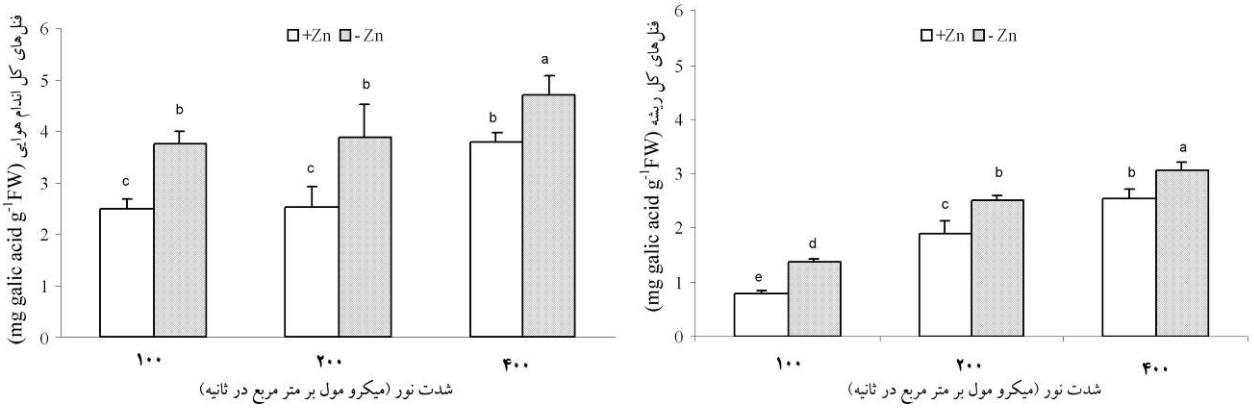
www.SID.ir

کمبود روی با افزایش آن که معنی‌دار نیز بود، همراه بوده است (جدول ۳).

جدول ۳- پارامترهای تبادل گاز اندازه‌گیری شده شامل فتوسنتز (A (μmol $m^{-2}s^{-1}$)، تعرق (E (mol $m^{-2}s^{-1}$) و مقاومت روزنه‌ای (r_s ($m^2s^{-1}mol^{-1}$) در گیاه کلم قرمز که در سطوح کفایت روی (+Zn) و کمبود روی (–Zn) تحت شرایط سه شدت نور متفاوت (۱۰۰ ۲۰۰ و ۴۰۰ μmol m^{-2} s^{-1}) به مدت یک ماه رشد کرده‌اند. تفاوت ما بین داده‌های مربوط به یک ستون که با حروف یکسانی مشخص شده‌اند، معنی‌دار نبوده است (P<0.05).

تیمار نور	تیمار عنصر	A	E	r_s
۱۰۰	+Zn	۲/۱۳ ± ۰/۷۸ d	۱/۱۴ ± ۰/۴۱ c	۶/۰۷ ± ۰/۴۰ b
	–Zn	۱/۰۵ ± ۰/۵۰ d	۱/۰۶ ± ۰/۶۰ c	۹/۴۰ ± ۰/۰۱ a
۲۰۰	+Zn	۶/۳۲ ± ۰/۹۳ b	۳/۱۰ ± ۰/۸۵ b	۶/۰۹ ± ۱/۲۳ b
	–Zn	۴/۷۰ ± ۰/۸۳ c	۱/۵۶ ± ۰/۲۸ c	۸/۰۸ ± ۰/۴۶ a
۴۰۰	+Zn	۱۱/۲۴ ± ۰/۲۷ a	۴/۶۴ ± ۰/۵۹ a	۲/۰۵ ± ۰/۷۸ d
	–Zn	۷/۲۰ ± ۰/۹۵ b	۳/۰۸ ± ۰/۸۱ b	۳/۹۰ ± ۰/۷۵ c

مقدار فنل‌های آزاد در هر دو اندام هوایی و ریشه با افزایش شدت نور و نیز در شرایط کمبود روی افزایش یافت. مقدار مطلق این ترکیبات در اندام هوایی بیش از ریشه بود، به طوری که مقدار فنل‌های آزاد برگ به ۵ میلیگرم (معادل گالیک اسید) در گرم وزن تر رسید، در حالی که این مقدار در مورد ریشه‌ها حداکثر ۳ بود. این موضوع می‌تواند به دلیل انباشتگی آنتوسیانین‌ها در برگ‌های گیاه کلم قرمز باشد که در ریشه مقدار آن ناچیز است و در روش تجزیه فنل‌ها وارد محلول استخراج می‌شود و همراه با سایر فنل‌ها با معرف مربوطه واکنش می‌دهد (شکل ۳).



شکل ۳- ترکیبات فنلی آزاد اندام هوایی و ریشه (mg gallic acid g^{-1} FW) گیاه کلم قرمز که در سطوح کفایت روی (+Zn) و کمبود روی (–Zn) تحت شرایط سه شدت نور متفاوت (۱۰۰، ۲۰۰ و ۴۰۰ μmol m^{-2} s^{-1}) به مدت یک ماه رشد کرده‌اند. تفاوت ما بین داده‌های مربوط به یک ستون که با حروف یکسانی مشخص شده‌اند، معنی‌دار نبوده است (P<0.05)

www.SID.ir

بحث

افزایش ماده خشک گیاهان با افزایش شدت نور نشان‌دهندهٔ ناکافی بودن شدت‌های نور کمتر از ۴۰۰ میکرومول بر متر مربع در ثانیه برای رشد گیاه کلم قرمز بوده است. البته، افزایش بیشتر در شدت‌های نور بالاتر از ۴۰۰ میکرومول بر متر مربع در ثانیه نیز محتمل است که در این آزمایش اعمال نگردید. کاهش رشد ناشی از شدت‌های پایین نور عمدتاً مربوط به کاهش سنتز قندها که در مقدار پایین تثبیت CO_2 نیز منعکس گردید، بوده که به نوبه خود مربوط به افزایش مقاومت روزنه‌ها بوده است.

کاهش وزن خشک در اثر کمبود روی در شدت‌های پایین نور بیشتر بود. برای مثال، کاهش وزن خشک اندام هوایی در شدت ۱۰۰ و ۴۰۰ میکرومول بر متر مربع در ثانیه به ترتیب ۸۰٪ و ۲۴٪ بود. این مقادیر در ریشه به ترتیب ۷۸٪ و ۴۲٪ بوده است. می‌توان نتیجه گرفت که کاهش رشد گیاه تحت تأثیرکمبود روی در شدت‌های بالای نور بارزتر بوده است. گزارش‌ها نشان داده است که رشد در شدت‌های بالای نور که در حد تنش‌زا برای گیاهان بوده است، حساسیت به کمبود روی را افزایش می‌دهد که به نقش روی در آنزیم‌های خاموش‌کننده رادیکال‌های آزاد اکسیژن و حفاظت غشاها از آسیب اکسیداتیو نسبت داده شده است (Marschner and Cakmak, 1989). با این حال این تفسیر نمی‌تواند در مورد نتایج پژوهش حاضر کاربرد داشته باشد. احتمالاً در شدت‌های زیر بهینه از نور، سرعت پایین رشد؛ مثلاً به عنوان نتیجه کاهش فتوسنتز عامل افزایش حساسیت به تنش‌های ثانوی، از جمله کمبود روی گردیده؛ لذا عمدتاً اثری غیر مستقیم بوده است.

کاهش مقدار روی در اندام هوایی (۹۵٪) بیش از آن در ریشه (۶۳٪) بود که نشان می‌دهد در شرایط کمبود، اندام هوایی سهم کمتری از روی در مقایسه با ریشه دریافت می‌کند؛ به طوری که نسبت روی اندام هوایی/ریشه از ۶/۱۴ در شرایط شاهد به ۰/۹۵ در کمبود روی کاهش یافت. کاهش انتقال روی به اندام هوایی و اختصاص بخش بیشتری از آن به ریشه در شرایط کمبود می‌تواند به عنوان ساز و کاری برای جلوگیری از کاهش رشد ریشه که عمل تأمین آب و عناصر غذایی را بر عهده دارد، محسوب گردد. البته گونه‌های مختلف از این نظر متفاوتند. به عنوان مثال در گیاه گندم مشابه کلم در این آزمایش، در شرایط کمبود سهم بیشتری از روی به ریشه‌ها اختصاص می‌یابد و همین عامل افزایش حساسیت بیشتر برگ‌ها به کمبود در مقایسه با ریشه است (Cakmak *et al.*, 1996). در برنج برعکس، ریشه‌ها بخش اعظم روی جذب شده را به اندام هوایی انتقال داده و لذا کاهش رشد ریشه شدیدتر و بسیار سریع تر از علایم کمبود در برگ‌ها ظاهر می‌شود (Hajiboland *et al.*, 2003).

کاهش مقدار کلروفیل برگ و کاروتنوئیدها در شدت‌های پایین نور، شاهد دیگری دال بر ناکافی بودن شدت‌های نور پایین تر از ۴۰۰ میکرومول بر متر مربع در ثانیه برای گیاهان بود، زیرا شدت‌های فرابهینه عموماً باعث تخریب کلروپلاست‌ها و کاهش مقدار کلروفیل می‌گردد (Asada, 1999). کاهش مقدار کلروفیل و کاروتنوئیدها تحت تأثیر کمبود روی، می‌تواند بر اثر رادیکال‌های آزاد اکسیژن باشد که در غیاب روی به دلیل سم‌زدایی ناکافی، اثر تخریبی روی غشاهای فتوسنتزی دارند (Cakmak, 2000). مقدار آنتوسیانین‌های برگ که عمدتاً در واکوئل‌ها انباشته شده و همراه با غشاها نیستند، برعکس در شرایط کمبود روی افزایش یافت. این ترکیبات می‌توانند نقش حفاظتی در برابر رادیکال‌های آزاد برعهده داشته باشند و نوعی پاسخ سازشی در شرایط کمبود روی تلقی می‌شوند.

Archive of SID

www.SID.ir

افزایش مقدار فنل‌های اندام هوایی در پاسخ به افزایش نور، احتمالاً به دلیل نقش نور در بیوسنتز فنل‌ها (Anderson and Jordheim, 2005) بوده و ممکن است نقشی در سازگار کردن گیاهان با شدت‌های نوری بالا داشته باشند. نقش ترکیبات فنلی در محافظت از رادیکال‌های آزاد در سلول‌های جانوری اثبات شده و شواهدی برای ایفای نقش مشابه در گیاهان ارائه شده است (Anderson and Jordheim, 2005). البته، فنل‌های آزاد ممکن است متعاقباً تحت تأثیر آنزیم پلی فنل اکسیداز به کوئینون‌ها تبدیل شوند که خود از تولیدکننده‌های رادیکال‌های آزاد محسوب می‌شوند (Anderson and Jordheim, 2005). در این بررسی فعالیت این آنزیم تعیین نشده است و لذا نقش احتمالی فنل‌ها در تولید رادیکال‌های آزاد مشخص نیست. البته در روش سنجش به کار رفته، آنتوسیانین‌ها نیز به عنوان گروهی از ترکیبات فنلی در مقدار عددی به دست آمده برای فنل‌ها لحاظ می‌شوند، لذا تغییرات این دو گروه ترکیب، تحت شدت‌های نور متفاوت و کمبود روی نیز موازی بوده است.

کاهش فلوئورسانس بیشینه (F_m) تحت شرایط کمبود روی نشان‌دهنده کاهش نسبت فتوسیستم‌های فعال است (Ouzounidou *et al.*, 2003). با این حال، کارآیی بیشینه فتوسیستم II (F_v/F_m) تغییر معنی‌داری در کمبود روی نشان نداد که حاکی از عدم آسیب جدی به فتوسیستم II در شرایط کمبود روی است. کاهش خاموش‌شدگی فتوشیمیایی (q_P) در کمبود روی نشان می‌دهد که بخش کمتری از الکترون‌های خارج شده از فتوسیستم II در برگ‌های دچار کمبود روی در مقایسه با شاهد به سنتزهای مربوطه اختصاص می‌یابد. با این حال، افزایش ظرفیت انگیختگی فتوسیستم II (F'_v/F'_m)، عملکرد کوآنتومی فتوسیستم II (Φ_{PSII}) و میزان انتقال الکترون (ETR) به ازای هر فتوسیستم II تحت تأثیر کمبود روی نشان داد که در برگ‌های دچار کمبود روی برای جبران کمبود الکترون‌های انتقال یافته برای واکنش‌های شیمیایی، کارآیی خروج الکترون‌ها به ازای هر فتوسیستم افزایش می‌یابد. کاهش خاموش‌شدگی فتوشیمیایی (q_P) با کاهش خاموش‌شدگی غیر فتوشیمیایی (q_{NP}) همراه بود که نشان می‌دهد نه تنها انتقال الکترون برای سنتزها، بلکه به سمت مولکول‌های خاموش کننده رادیکال‌های آزاد مانند کاروتنوئیدها که نقش حفاظتی فتوسیستم‌ها را بر عهده دارند نیز کاهش می‌یابد. کاهش مقدار کاروتنوئیدهای برگ گیاهان دچار کمبود روی به موازات کاهش q_{NP} این فرض را تأیید می‌کند.

با توجه به عدم کاهش معنی‌دار کارآیی بیشینه فتوسیستم II، کاهش فتوسنتز در اثر کمبود روی عمدتاً به کاهش هدایت روزنه‌ها مربوط بود که سبب کاهش جذب دی اکسید کربن می‌شود. دلیل بستن روزنه‌ها در شرایط کمبود روی به نقش این عنصر در ساختمان آنزیم کربنیک آنهیدراز و نیز نقش آن در حفظ تمامیت غشاها که برای جذب و نگهداری پتاسیم در سلول‌های روزنه به عنوان اسموتیکوم لازم است، نسبت داده شده است (Sharma *et al.* 1995).

کاهش تعرق به دنبال افزایش مقاومت روزنه‌ای نیز از عوارض دیگر کمبود روی بود. با این حال به نظر نمی‌رسد کاهش تعرق نقشی در ایجاد سازگاری با کمبود روی داشته باشد، زیرا گیاهان آزمایشی در شرایط هیدروپونیک رشد داده شده بودند. در آزمایشی که در شرایط متفاوت آبیاری و در بستر جامد انجام گرفت، نیز مشاهده گردید که افزایش در خور توجه در کارآیی بهره‌وری آب (نسبت فتوسنتز به تعرق) در گیاهان دچار کمبود روی، نه تنها اثر تنش کمبود روی را تخفیف نمی‌دهد، بلکه گیاهان دچار

Archive of SID

www.SID.ir

کمبود روی و تحت تنش خشکی، رشد بسیار کمتری در مقایسه با همان گیاهان در شرایط آبیاری کافی دارند که نشان می‌دهد تأمین آب عامل محدود کننده برای گیاهان دچار کمبود روی نیست (امیرآزاد، ۱۳۸۸).

منابع

امیر آزاد، ح. (۱۳۸۸) بررسی فیزیولوژیک و بیوشیمیایی اثرات کمبود روی در گیاه کلم قرمز (**var. capitata f. rubra *Brassica oleracea* L.**). پایان‌نامه کارشناسی ارشد، دانشکده علوم طبیعی، دانشگاه تبریز

Anderson, Ø. M. and Jordheim, M. (2005) The anthocyanins. In: Flavonoids: Chemistry, Biochemistry and Applications. D., Markham, K. R. (Eds.), pp. 471-553. CRC Press.

Asada, K. (1999) The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygen and dissipation of excess photons. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology 50: 601-639.

Cakmak I., Sari, N., Marschner, H., Kalayci, M., Yilmaz, A., Eker S., Gülüt, K. Y. (1996) Dry matter production and distribution of zinc in bread and durum wheat genotypes differing in zinc efficiency. Plant and Soil 180: 173-181.

Cakmak, I. (2000) Possible role of zinc in protecting plant cells from damage by reactive oxygen species. New Phytologist 146: 185-205.

Hajiboland, R., Yang, X. E. Römheld, V. (2003) Effects of bicarbonate and high pH on growth of Zn-efficient and Zn-inefficient genotypes of rice, wheat and rye. Plant Soil 250: 349–357.

Johnson, C. M., Stout, P. R., Broyer T. C., Carlton, A. B. (1957) Comparative chloride requirements of different plant species. Plant Soil 8: 337-353.

Kaur, C., Kapoor, H. C. (2001) Antioxidants in fruits and vegetables-the millenium's health: International Journal of Food Science & Technology 36: 703-725.

Lichtenthaler H. K., Wellburn, A. R. (1985) Determination of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf in different solvents. Biochemical Society Transactions 11: 591-592.

Marschner, H. Cakmak, I. (1989) High light intensity enhances chlorosis and necrosis in leaves of zinc-potassium- and magnesium-deficient bean (*Phaseolus vulgaris*) plants. Plant Physiology 134: 308-315.

Marschner, H. (1995) Mineral Nutrition of Higher Plants (2nd Ed.). Academic Press Inc., London, UK.

Ouzounidou, G., Ilias, I., Kabataidid, M., Chatzimichail, A. (2003) Comparative study of nutrient deficiencies on growth and photochemistry of tobacco. Journal of Plant Nutrition 26: 1605-1616.

Oxborough, K (2004) Imaging of chlorophyll α fluorescence: theoretical and practical aspects of an emerging technique for the monitoring of photosynthetic performance. Journal of Experimental Botany. 55: 1195-1205.

Parker D. R., Norvell, W. A., Chaney, R. L. (1995) GEOCHEM-PC: A chemical speciation program for IBM and compatible computers. In: Soil Chemical Equilibrium and Reaction Models. Loeppert, R.H., Schwab, A. P., Goldberg, S. (Eds.), pp. 253-269. SSSA Spec. Pub. No. XX. Soil Science Society of America, Madison, WI.

Plessi, M., Bertelli, D., Albasini, A. (2007) Distribution of metals and phenolic compounds as a criterion to evaluate variety of berries and related jams. Food Chemistry. 100: 419-427.

Sharma P. N., Tripathi, A., Bisht, S. S. (1995) Zinc requirement for stomatal opening in cauliflower. Plant Physiology. 107: 751-756.

Archive of SID

www.SID.ir