Archive of SID

مجله دانش کشاورزی/ جلد 19 شماره 2/ سال 1388

نقش حجم خزانه آنتی اکسیدان‌های محلول در آب و پرولین در محافظت از غشاهای سلولی در تنش خشکی

عزت اله اسفندیاری[1]*, سلطانعلی محبوب[2], محمدرضا شکیبا[3] و هوشنگ آلیاری[3]

تاریخ دریافت: ۸۷/۶/۱۷ تاریخ پذیرش: ۸۸/۶/۳

۱- گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشگاه مراغه
۲-گروه تغذیه، دانشکده بهداشت و تغذیه، دانشگاه علوم پزشکی تبریز
۳- گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشکده کشاورزی, دانشگاه تبریز
* مسئول مکاتبه E-mail: esfand1977@yahoo.com

چکیده

به منظور مطالعه اثر تنش خشکی بر عملکرد گندم، ارقام آذر2، الوند و زرین انتخاب و به روش هیدروپونیک پرورش یافتند. گیاهچه‌های گندم حاصل تا مرحله 3-2 برگی با محلول هوگلند 50% و سپس با محلول کامل آن تغذیه شدند. در مرحله 5-4 برگی، گیاهچه‌ها به مدت 10 روز در پتانسیل‌های اسمزی 4, 8 و 12 بار حاصل از پلی‌اتیلن گلیکول 8000 قرار گرفتند. از محلول هوگلند کامل نیز به عنوان شاهد استفاده شد. سپس از گیاهچه‌ها نمونه‌های برگی تهیه و میزان کل آنتی اکسیدان‌های محلول در آب اسکوربات و گلوتاتیون، شکل احیای آنها, پرولین و پراکسیداسیون لیپیدی (معیار ارزیابی آسیب به غشاهای سلولی) اندازه گیری شد. نتایج حاصل نشان داد که در رقم آذر2 میزان اسکوربات کل افزایش یافته و گلوتاتیون کل در سطح 12 بار نسبت به شاهد کاهش داشت. درحالیکه در ارقام الوند و زرین با افزایش شدت تنش اسمزی میزان اسکوربات کاهش یافت و گلوتاتیون کل ثابت ماند. اما شکل احیای هر دو آنتی اکسیدان در هر سه رقم با افزایش شدت تنش اسمزی کاهش یافت. در بین ارقام مورد بررسی همواره رقم آذر2 از مقدار بیشتر اسکوربات و گلوتاتیون نسبت به دو رقم دیگر برخوردار بود. بعلاوه در رقم آذر2 با افزایش شدت تنش اسمزی تجمع پرولین بیشتر از دو رقم دیگر صورت گرفت. این عوامل همگی منجر به افزایش تحمل تنش اسمزی حاصل از پلی اتیلن گلیکول 8000 در رقم آذر2 نسبت به دو رقم دیگر گردید. نتایج نشان داد که میزان آنتی اکسیدان‌های اسکوربات و گلوتاتیون و پرولین با پراکسیداسیون لیپیدی رابطه منفی دارد.

واژه‌های کلیدی: آنتی اکسیدان، اسکوربات، تنش خشکی، گلوتاتیون، غشای سلولی

www.SID.ir

Archive of SID

The Role of Antioxidant Pool Size and Proline in Membrane Protection Under Drought

E Esfandiari[1*], SA Mahboob[2], MR Shakiba[3] and H Alyari[3]

[1]Department of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agriculture, University of Maragheh, Maragheh, Iran.
[2]Nutrition Department, Public Health and Nutrition Faculty, Tabriz University of Medical Sciences, Tabriz, Iran.
[3]Department of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agriculture, University of Tabriz, Tabriz, Iran.
*Corresponding author: esfand1977@yahoo.com

Abstract

In order to study the effect of drought stress on wheat, three cultivars (Azar2, Alvand and Zarin) were selected and grown in a hydroponic medium. At the stage of 4-5 leaf growth, the plants were kept under 4, 8 and 12 bars potential by using polyethylene glycol 8000 (PEG8000). Hogland solution was used as the control. Then the amount of total ascorbate and glutathione, their reduced form, lipid peroxidation and proline accumulation were measured in leaf samples. The results showed that in Azar2, total amount of ascorbate was increased but total glutathione decreased at 12 bars in comparison with the control level. In Alvand and Zarin cultivars, with increasing osmotic stress, total amount of ascorbate and glutathione decreased and remained constant, respectively. But reduced form of both antioxidants decreased with increasing osmotic stress level in all cultivars. Moreover, with increasing of osmotic stress, proline accumulation in Azar2 was higher than other cultivars. These factors increased osmotic stress tolerance of Azar2 as compared with other cultivars. The results indicated the negative relationship of ascorbate and glutathione content and proline accumulation with lipid peroxidation.

Key words: Antioxidant, Ascorbate, Cell membrane, Drought stress and glutathione

مقدمه

در گیاهان تنش‌های غیرزیستی نظیر خشکی, اختلالات متابولیسمی را در پی دارد که اغلب ناشی از افزایش تولید انواع اکسیژن فعال[1] می‌باشد. انواع اکسیژن فعال از احیای ناقص اکسیژن در فرآیندهای حیاتی سلول نظیر فتوسنتز, تنفس و تنفس نوری حاصل می‌شوند که با اخذ 1, 2 و 3 الکترون توسط اکسیژن به ترتیب رادیکال سوپر اکسید, پراکسید هیدروژن و رادیکال فوق‌العاده سمی هیدروکسیل بوجود می‌آید (میتلر 2002). بر خلاف اکسیژن اتمسفری, انواع اکسیژن فعال از میل ترکیبی بسیار بالایی با بیومولکول‌های حیاتی سلول برخوردار هستند. بطوریکه سوپراکسید می‌تواند اسیدهای آمینه هیستیدین, متیونین و تریپتوفان را اکسیده نماید (بریوسیژم و همکاران 2001). هیستیدین در جایگاه فعال آنزیم‌ها حضور دارد (نوری و همکاران 1371). متیونین نخستین اسید آمینه است که در فرآیند پروتئین‌سازی بکار می‌رود (گوپتا 2002). تریپتوفان بعنوان ماده اولیه بیوسنتز هورمون اکسین (زائو و همکاران 2002), اسید نیکوتینیک (محبوب 1366) و آنتی‌اکسیدان ملاتونین (زائو و همکاران 2002) از

[1] Reactive oxygen species (ROS)

www.SID.ir

Archive of SID

اهمیت ویژه‌ای برخوردار است. لازم به ذکر می‌باشد که فرم آمید اسید نیکوتنیک در ساختار NAD^+ و $NADP^+$ بکار می‌رود. دی نوکلئوتیدهای مذکور به ترتیب در راه اندازی زنجیر انتقال الکترون میتوکندری و کلروپلاست بسیار حائز اهمیت هستند (اسفندیاری و همکاران 1387). پراکسید هیدروژن سبب اکسیده شدن گروه‌های تیول می‌گردد (نیل و همکاران 2002). در نتیجه این عمل, آنزیم‌ها بطور ناخواسته فعال یا غیر فعال می‌شوند (نیل و همکاران 2002). رادیکال هیدروکسیل خطرناکترین فرم اکسیژن فعال بوده و با هدف قرار دادن تمامی بیومولکول‌ها, اختلالات متابولیسمی شدیدی را سبب می‌شود. انواع اکسیژن فعال در مقادیر غیر طبیعی به دلیل تخریب نقاط کلیدی در متابولیسم منجر به عوارض جبران ناپذیری در سلول شده و در نهایت ممکن است سبب مرگ آن گردند (میتلر 2002).

یکی از راه‌های مقابله گیاهان با اثرات منفی انواع اکسیژن فعال, استفاده از مکانیسم‌های دفاعی متشکل از آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و آنتی‌اکسیدان‌هاست (هربینگر و همکاران 2002). از مهمترین آنتی‌اکسیدان‌ها می‌توان به اسکوربات و گلوتاتیون اشاره کرد که به دو فرم اکسید و احیا در سلول حضور دارند (کارابال و همکاران 2003). این ترکیبات علاوه بر شرکت در چرخه‌های بسیار مهمی نظیر مهلر (آسادا 2000), گزانتوفیل (ابراهیم زاده 1372 و هاوکس و نیوجی 1999), اسکوربات – گلوتاتیون (بلوخینا و همکاران 2003), توانایی واکنش مستقیم با انواع اکسیژن فعال را داشته و با احیای آنها به آب, از اثرات مضر آنها پیشگیری می‌کند (پوترز و همکاران 2002 و ردی و همکاران 2005). امروزه برخی از محققان معتقدند که افزایش میزان این آنتی‌اکسیدان‌ها تحمل گیاه به تنش‌های محیطی را افزایش می‌دهند (اسفندیاری و همکاران 1387، آسادا 2000، گو و همکاران 2005 و اسفندیاری و همکاران 2008).

با توجه به مطالب ذکر شده, اهمیت استراتژیک گندم در تغذیه انسان‌ها و نقش تنش خشکی در تهدید امنیت غذایی مردم سه رقم گندم آذر2, الوند و زرین انتخاب و پس از اعمال تیمار مورد نظر نمونه‌های برگی تهیه و میزان اسکوربات, گلوتاتیون, پرولین و پراکسیداسیون لیپیدی در آنها اندازه‌گیری گشت.

مواد و روش‌ها

بذور ارقام آذر2, الوند و زرین گندم نان از مرکز تحقیقات دیم کشور واقع در مراغه تهیه شد. بذور این گیاه برای ضد عفونی به مدت 20 دقیقه در محلول 0/1% سدیم دودسیل سولفات که بطور مداوم همزده می‌شد قرار گرفتند. بعد از سپری شدن این مدت, بذور گندم بطور کامل با آب دیونیزه شستشو داده شدند. سپس بذور گندم در پتری دیش‌های 9 سانتی‌متری چیده شده و تا زمان جوانه‌دار شدن, در دمای $20 \pm 0/5\ ^oC$ و تاریکی قرار گرفتند. بذور جوانه‌دار شده یکنواخت به لگن‌های مخصوص پرورش هیدروپونیک منتقل شدند. گیاهچه‌های گندم تا مرحله 3-2 برگی با محلول هوگلند 50% و سپس با محلول هوگلند کامل تغذیه گشتند. بعد از مرحله 5-4 برگی, با استفاده از پلی اتیلن گلیکول 8000 پتانسیل‌های اسمزی 4, 8 و 12 بار طبق مایکل (1983) حاصل شدند. از محلول هوگلند کامل بعنوان شاهد استفاده گردید. گیاهچه‌ها به مدت 10 روز در تیمارهای مذکور نگهداری و بعد از سپری شدن این مدت از برگهای جوان و بالغ نمونه‌های برگی تهیه و بلافاصله در نیتروژن مایع غوطه‌ور گشتند. نمونه‌های برگی تا زمان اندازه‌گیری پارامترها در دمای -70^oC نگهداری شدند. لازم به ذکر است که در طول دوره رشد گیاهچه‌ها, دمای گلخانه در شبانه روز $20 \pm 2\ ^oC$, مدت زمان روشنایی 12 ساعت و شدت نور 200 میکرومول فوتون بر مترمربع در ثانیه بود.

اندازه‌گیری متغیرهای مورد مطالعه

میزان گلوتاتیون، اسکوربات، پرولین و پراکسیداسیون لیپیدی به ترتیب طبق روش مورد اشاره در فدزیلا و همکاران (1997)، لاو و همکاران (1983)،

www.SID.ir

Archive of SID

بیتـز و همکـاران (1973) و اسـتوارت و بـولی (1980) سنجش شدند.

نتایج

میزان اسکوربات کل (اکسید+احیا) در رقـم آذر2 با افـزایش شـدت تـنش اسـمزی بیـشتر شـد. بطوریکـه بیشترین میزان این آنتی‌اکسیدان در سطوح 8 و 12 بـار بدست آمد که اختلاف معنی‌داری (P<5%) با سـطوح 4 و شاهد نشان داد. اما در ارقام الوند و زرین بـر خـلاف آذر2 میزان اسکوربات کل با افزایش شدت تنش اسمزی کاهش قابل ملاحظـه‌ای داشـت و کمتـرین مقـدار آن در سطح 12بار مشاهده شد (جدول 1).

میزان اسکوربات احیا در رقـم آذر2 تـا سـطح 8 بار افزایش و سپس بطـور معنـی‌داری (P<5%) کـاهش نـشان داد، در حالیکـه در ارقـام الونـد و زریـن میـزان اسکوربات احیا بطـور قابـل تـوجهی کـاهش و کمتـرین مقدار آن در سطح 12 بار مشاهده گردید. بعلاوه درصد اسکوربات احیا به کل در هر سه رقـم گنـدم بـا افـزایش شدت تنش اسمزی کاهش یافت. اما در بین ارقام مذکور بیشترین میزان آن در سطوح 8 و 12 بـار بـه رقـم آذر2 تعلق داشت (جدول 1).

جدول ۱- میزان اسکوربات کل, فرم احیا آن (میکرومول بر گرم وزن خشک) و نسبت اسکوربات احیا به اسکوربات کل (درصد) گیاهچه‌های گندم در سطوح مختلف اسمزی

ارقام	متغیرهای اندازه‌گیری شده											
	اسکوربات کل				اسکوربات احیا				اسکوربات احیا به کل			
	شاهد	٤ بار	٨ بار	١٢ بار	شاهد	٤ بار	٨ بار	١٢ بار	شاهد	٤ بار	٨ بار	١٢ بار
آذر۲	٦١/١٢	٨٧/٢٧	١٢١/٢٧	١٢٠/٦٣	٥٤/٩١	٦٧/٥١	٨١/٤١	٦٧/٨	٨٩/٨٤	٧٧/٣٦	٦٧/١٣	٥٦/٢
الوند	٩٠/٢٩	٨٦/٣٦	٦٢/٨٦	٥١/٩٥	٨٣/٠٥	٧٠/٩٢	٣٠/٦٧	١٨/٤٨	٩١/٩٨	٨٢/١٢	٤٨/٧٩	٣٥/٥٧
زرین	٧٤/٤٧	٨١/٧٦	٥٢/٤٨	٥١/٤١	٧٠/٤٩	٦٤/٣٥	٢٤/٨٩	١٩/٩٣	٩٤/٦٦	٧٨/٧١	٤٧/٤٣	٣٨/٧٧
LSD5%	١١/٩٢				١٠/٢٨				---			

میزان گلوتاتیون کل در رقم آذر2 تـا سـطح 8 بـار افـزایش یافت. به گونه ای که میزان گلوتـاتیون کـل در رقـم مـذکور در این سطح با سطوح 4 بـار و شـاهد تفـاوت معنـی‌داری (P<5%) نشان داد. ولی میـزان گلوتـاتیون کـل در 12 بـار بطور قابل توجهی نسبت به بقیه سطوح کـاهش یافـت. امـا تغییرات میزان این آنتی‌اکسیدان در ارقام الونـد و زریـن در سطوح مـختلف اسمزی معنی‌دار (P<5%) نبود (جدول 2).

تغییرات میزان گلوتاتیون احیا در رقم آذر2, بـا افـزایش شدت تنش اسمزی معنی‌دار (P<5%) نبود. اما در ارقام الوند و زرین در سـطوح 8 و 12 بـار میـزان گلوتـاتیون احیا بطور معنی‌داری (P<5%) کاهش یافت. بعلاوه رقم آذر2 از مقدار گلوتاتیون احیا بیشتری نسبت به دو رقـم دیگر برخوردار بود (جدول ۲).

جدول ۲- میزان گلوتاتیون کل, فرم احیا آن (میکرو مول بر گرم وزن خشک) و نسبت گلوتاتیون احیا به گلوتاتیون کل (درصد) گیاهچه های گندم در سطوح مختلف اسمزی

ارقام	متغیرهای اندازه‌گیری شده											
	گلوتاتیون کل				گلوتاتیون احیا				گلوتاتیون احیا به کل			
	شاهد	٤ بار	٨ بار	١٢ بار	شاهد	٤ بار	٨ بار	١٢ بار	شاهد	٤ بار	٨ بار	١٢ بار
آذر۲	٢٨/٩٨	٣١/٢٢	٣٧/٢٢	٢٢/٠٥	٢٧/٢٤	٢٧/٣٣	٢١/٣٤	٢١/٠٤	٩٤/٠٠	٨٧/٥٤	٥٧/٣٣	٩٥/٤٢
الوند	٢٣/٣٥	٢٤/٥٤	٢٣/٤١	٢٤/٥٨	٢٠/٣١	١٨/٦٣	٧/١٥	٣/١٨	٨٦/٨٩	٧٥/٩٢	٣٠/٥٤	١٢/٤٨
زرین	٢٤/٠٤	٢٥/٥٢	٢٢/٥٨	٢٣/٥٨	٢١/٨٧	٢٠/٦٢	٦/٩٣	٣/٥٥	٩٠/٩٧	٨٠/٨	٣٠/٦٩	١٥/٠٦
LSD5%	٥/٧٢				٩/٤٦				---			

www.SID.ir

Archive of SID

میزان آسیب به غشای سلولی در ارقام الوند و زرین با افزایش شدت تنش اسمزی بطور معنی‌داری (P<5%) افزایش نشان داد. در رقم آذر2 میزان آسیب به غشای سلولی با افزایش شدت تنش اسمزی تا سطح 8 بار بطور معنی‌داری (P<5%) افزایش یافت. ولی میزان آن در سطح 12 بار بطور چشمگیری کاهش نشان داد (جدول 3).

با افزایش شدت تنش اسمزی پرولین در هر سه رقم مورد مطالعه تجمع یافت. بطوریکه بیشترین مقدار آن در 12 بار بدست آمد. البته در رقم آذر2 و الوند میزان تجمع در 12 بار نسبت به سایر سطوح معنی‌دار (P<5%) بود. در حالیکه در رقم زرین علی رغم تجمع پرولین میزان آن بین سطوح مختلف معنی‌دار (P<5%) نبود (جدول ۳).

جدول ۳- میزان آسیب به غشای سلولی (نانومول بر گرم وزن تر) و میزان تجمع پرولین (میلی مول بر گرم وزن خشک) در گیاهچه‌های گندم در سطوح مختلف اسمزی

ارقام	متغیرهای اندازه‌گیری شده							
	پراکسیداسیون لیپیدی				پرولین			
	شاهد	٤ بار	٨ بار	١٢ بار	شاهد	٤ بار	٨ بار	١٢ بار
آذر۲	٣٠/٧٨	٨٦/٧	١٥١/٩	٦٨/٩٨	٥/١٩	٢٩/١	٢٤/٦٦	١٤٣/٨٩
الوند	١٩/٣٨	٦٨/٢	١٤٣/٣٨	١٦٥/٠٨	١٠/٤٤	١٢/٥٣	٦١/٧٨	٨٧/٤٣
زرین	٢٤/٤٢	٦٣/٥٥	١١٦/٢٥	١٦٠/٤٣	٨/٠٨	١٩/٧٦	١١/٥٥	٤٤/٨٩
LSD5%	١٥/١٣				٣٨/٨٤			

بحث

گلوتاتیون و اسکوربات از مهمترین آنتی‌اکسیدان‌های محلول در آب می‌باشند که در اکثر اندامک‌های سلول حضور دارند (اسمیرنوف 2000). این آنتی‌اکسیدان‌ها توانایی واکنش مستقیم با رادیکال‌های فعال اکسیژن نظیر سوپراکسید و هیدروکسیل را داشته و آنها را جمع‌آوری می‌کنند (میتلر 2002). نسبت احیا به اکسید آنتی اکسیدان‌های مذکور بیانگر وضعیت سلول در شرایط تنش است. بطوریکه هرچه این نسبت در آنتی اکسیدان‌های مذکور بیشتر باشد سلول از پتانسیل ردوکس مطلوبی برخوردار بوده و مکانیسم‌های تدافعی آن در شرایط تنش بهتر عمل می‌کند (بریوسیژم و همکاران 2001). افزایش میزان اسکوربات کل و بالا بودن نسبت احیا به کل هر دو آنتی‌اکسیدان سبب افزایش پتانسیل ردوکس سلول در رقم آذر2 می‌گردد. این ویژگی در رقم مذکور سبب می‌گردد که حتی در سطح 12 بار سلول های برگی در شرایط مطلوبی به سر برده و میزان آسیب به غشای سلولی آن در 12 بار بطور قابل توجهی کاهش یابد. بعلاوه وجود این توانایی در رقم آذر2 کاهش فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز را پوشش داده و از تجمع رادیکال سوپراکسید پیشگیری می کند (نتایج آورده نشده‌اند). همانطوریکه شکل 1 (الف, ب و ج) نیز نشان می دهد آنتی اکسیدان های محلول در آب گلوتاتیون و اسکوربات در چرخه های بسیار مهمی نظیر گلوتاتیون – اسکوربات (ادروا 2005)، مهلر (آسادا 2000) و گزانتوفیل (جیانگ و همکاران 2006) حضور دارند. آنتی اکسیدان های مذکور بعنوان کوفاکتور آنزیم های درگیر در این چرخه ها عمل می کنند. به عبارت دیگر فرم احیای این آنتی اکسیدان ها پتانسیل هیدروژن لازم برای احیای کامل پراکسید هیدروژن را در چرخه‌های گلوتاتیون – اسکوربات, و مهلر تامین می‌کنند همچنین فرم احیا آنتی‌اکسیدان‌های محلول در آب مذکور در چرخه گزانتوفیل هیدروژن لازم برای احیا کامل اکسیژن اتمسفری و تبدیل آن به آب نقش بسیار موثری دارند. هرگاه آنتی‌اکسیدان‌های اسکوربات و گلوتاتیون کاهش یابند و یا نسبت احیا به کل آنها در حد

www.SID.ir

Archive of SID

پائین باشد سبب کاهش کارایی مکانیسم‌های مذکور شده و انواع اکسیژن فعال تجمع می‌یابد.

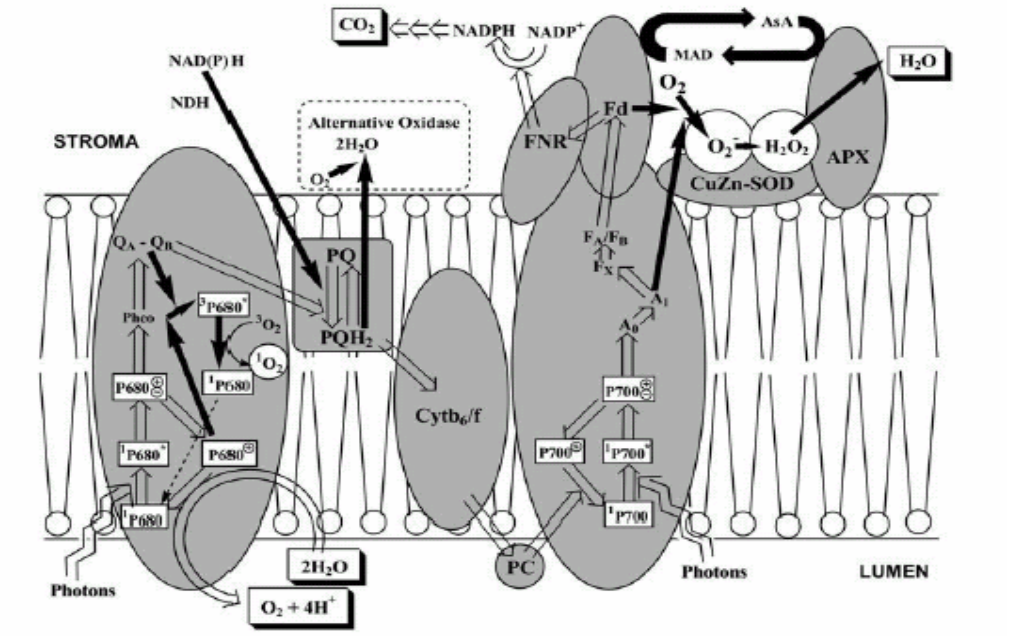
در گیاهان زراعی به هنگام بروز تنش خشکی کلروپلاست مهمترین اندامک تولید کننده انواع اکسیژن فعال به شمار می آید. زیرا در چنین شرایطی روزنه‌ها بسته می شوند. به همین دلیل تثبیت دی اکسید کربن در چرخه کالوین کاهش می یابد. اما در مقابل بخش‌های هوایی گیاه همچنان در معرض ریزش های فوتون‌های نوری قرار دارند.کاهش تثبیت دی اکسید کربن در چرخه کالوین و اجرای مرحله نوری فتوسنتز, سبب تجمع $NADPH,H^+$ و کاهش نسبت $NADP^+/NADPH,H^+$ می گردد. افت این نسبت در شرایط تنش خشکی سبب احیای ناقص اکسیژن اتمسفری و افزایش تولید انواع اکسیژن فعال در کلروپلاست می شود. لازم به ذکر است که هر سه مکانیسم دفاعی مذکور در کلروپلاست اجرا می گردند. بنابراین کاهش خزانه آنتی اکسیدان اسکوربات و پائین بودن نسبت احیا به کل آن در سطوح بالای تنش اسمزی در ارقام الوند و زرین سبب کاهش فعالیت آنزیم اسکوربات پراکسیداز شده است (نتایج آورده نشده‌است). بعلاوه اسکوربات پراکسیداز بعنوان آنزیم کلیدی در چرخه های گلوتاتیون – اسکوربات و مهلر ایفای نقش می کند. در حالیکه در رقم آذر2 افزایش خزانه اسکوربات سبب شده‌است که میزان اسکوربات احیا در سطوح بالای تنش خشکی نسبت به دو رقم دیگر اختلاف معنی‌داری ($P<5\%$) داشته باشد. گلوتاتیون آنتی‌اکسیدان مهم دیگری است که نقش بسیار موثری را در محافظت از ساختار گیاهان ایفا می‌کنند. بطوری که این متابولیت علاوه بر شرکت در چرخه‌های ذکر شده, کوفاکتور آنزیم گلوتاتیون پراکسیداز می‌باشد (میتلر 2002). کاهش میزان احیای این آنتی‌اکسیدان سبب ایجاد محدودیت در کارایی مکانیسم‌های دفاعی فوق خواهد نمود. در رقم آذر2, فعالیت خوب آنزیم گلوتاتیون ردوکتاز باعث شده‌است تا میزان گلوتاتیون احیا نسبت به دو رقم دیگر در سطوح بالای تنش اسمزی بیشتر باشد. این ویژگی‌ها در رقم آذر2 سبب شده‌است که سلول در شرایط مطلوب‌تری به سر برده و شدت آسیب به غشاهای سلولی را کاهش دهد. اما در ارقام الوند و زرین با افزایش شدت تنش اسمزی, میزان اسکوربات کل به همراه فرم احیا هر دو آنتی‌اکسیدان کاهش یافت. کارابال و همکاران (2003) کاهش اسکوربات کل را ناشی از حساسیت مسیر بیوسنتز این متابولیت به تنش اسمزی و یا اکسیده شدن فرم اسکوربات توسط رادیکال‌های فعال اکسیژن دانسته‌اند. همچنین این محققین کاهش میزان اسکوربات احیا را ناشی از فعالیت کم آنزیم‌های درگیر در تبدیل فرم اکسید به فرم احیا اظهار داشته‌اند.

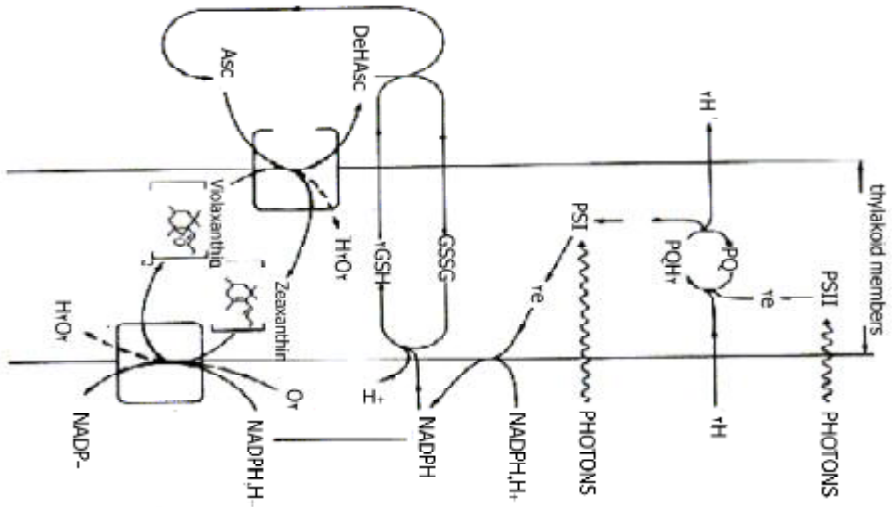
در رقم آذر2, پرولین بطور قابل توجهی در 12 بار نسبت به بقیه سطوح افزایش یافته‌است. در حالیکه در ارقام الوند و زرین همانند آنتی‌اکسیدان‌ها تجمع پرولین کمتر از این رقم بود. پرولین علاوه بر کاهش پتانسیل اسمزی سلول, به دلیل مصرف $NADPH,H^+$ در مسیر بیوسنتز آن, نسبت $NADP^+/NADPH,H^+$ را افزایش داده و به این شکل پتانسیل ردوکس سلول را کنترل می‌کند. بعلاوه پرولین توانایی واکنش مستقیم با رادیکال هیدروکسیل را داشته و به پایداری غشا ها کمک می‌کند (سیرم و همکاران 2002 و اسفندیاری و همکاران 2008). بنابراین تجمع پرولین در رقم آذر2 سبب کاهش آسیب به غشاهای سلولی نسبت به دو رقم دیگر می‌گردد.

بعنوان نتیجه‌گیری کلی می‌توان اظهار داشت که افزایش حجم خزانه آنتی‌اکسیدان‌های محلول در آب اسکوربات و گلوتاتیون, بالا بودن نسبت احیا به کل آنها و تجمع پرولین سبب کاهش آسیب به غشاهای سلولی می‌گردد. بطوریکه هرچه مقدار این پارامترها در شرایط تنش خشکی بیشتر باشد سلول از پتانسیل ردوکس بالایی برخوردار شده و تحمل گیاه به شرایط دشوار افزایش می‌یابد. همچنین پارامترهای مورد ارزیابی نشان دادند که رقم آذر2 در مقایسه با ارقام الوند و زرین در مرحله گیاهچه‌ای به تنش خشکی متحمل‌تر است.

www.SID.ir

Archive of SID





شکل 1- مکانیسم‌های دفاعی گیاه که آنتی اکسیدان‌های اسکوربات و گلوتاتیون در آنها ایفای نقش می‌نماید

الف) چرخه مهلر، ب) چرخه گلوتاتیون- اسکوربات و ج) چرخه گزانتوفیل

www.SID.ir

Archive of SID

منابع مورد استفاده

ابراهیم‌زاده، ح، ۱۳۷۲. فیزیولوژی گیاهی (فتوسنتز). انتشارات دانشگاه تهران.

اسفندیاری ع, محبوب سع و شکاری ف، ۱۳۸۷. اثرات مخرب انواع اکسیژن فعال, مکانیسم‌های محافظتی گیاه و ضرورت توجه به آن. مقالات کلیدی دهمین کنگره زراعت و اصلاح نباتات ایران، کرج. صفحه‌های ۱ الی ۲۲.

محبوب سع، ۱۳۶۶. بیوشیمی ساختمانی (ویتامین‌ها و کوآنزیم‌ها) (ترجمه). انتشارات دانشگاه تبریز.

نوری م، رهبانی م و محبوب س ع، ۱۳۷۱. بیوشیمی (ترجمه). انتشارات احرار. تبریز.

Asada K, 2000. The water-water cycle as alternative photon and electron sinks. Phill Trans R Soc Lond, B 355: 1419-1431.

Bates L, Waldren RP and Teare ID, 1973. Rapid determination of free proline for water stress studies. Plant Soil 39: 205-207.

Blokhina O, Virolainen E and Fagerstedt KV, 2003. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: A review. Annals of Botany 91: 179-194.

Breusegem FV, Vranova E, Dat JF and Inze D, 2001. The role of active oxygen species in plant signal transduction. Plant Sci 161: 405-414.

Edreva A, 2005. Generation and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts: A submolecular approach. Agriculture, Ecosystems and Environment 106: 119-133.

Esfandiari E, Shakiba MR, Mahboob S, Aliari H and Shahabivand S, 2008. The effect of water stress on antioxidant content, protective enzyme activity, proline content and lipid peroxidation in wheat seedling. Pak J Bio Sci 11: 1916-1922.

Fadzilla NM, Finch RP and Burdon RH, 1997. Salinity, oxidative stress and antioxidant responses in shoot cultures of rice. J Exp Botany 48: 325-331.

Guo Z, Tan H, Zhu Z, Lu S and Zhou B, 2005. Effects of intermediates on ascorbic acid and oxalate biosynthesis of rice and in relation to its stress resistance. Plant Physiol Biochem 43: 955-962.

Gupta PK, 2002. Cell and Molecullar Biology. Rastogi Publications, India.

Havaux M and Niyogi KK, 1999. The violoxanthin cycle protects plants from photooxidative damage by more than one mechanism. Proc Natl Acad Sci 96: 8762-8767.

Herbinger K, Tausz M, Wonisch A, Soja G, Sorger A and Grill D, 2002. Complex interactive effects of drought and ozone stress on the antioxidant defense systems of two wheat cultivars. Plant Physiol Biochem 40: 691-696.

Jiang, CD, Gao H, Zou Q, Jiang G and Li LH, 2006. Leaf orientation, photorespiration and xanthophyll cycle protect young soybean leaves against high irradiance in field. Environ Exp Botany 55: 87-96.

www.SID.ir

Archive of SID

Karabal E, Yücel M and Öktem HA, 2003. Antioxidant responses of tolerant and sensitive barley cultivars to boron toxicity. Plant Sci 164: 925-933.

Law MY, Charles SA and Halliwell B,1983. Glutathione and ascorbic acid in spinach (*Spinacia oleracea*) chloroplasts. Biochem J 210: 899-903.

Michel BE, 1983. Evaluation of the water potentials of solutions of polyethylene glycol 8000 both in the absence and presence of other solutes. Plant Physiol 72: 66-70.

Mittler R, 2002. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. Trends in Plant Sci 7: 405-410.

Neill S, Desikan R and Hancock J, 2002. Hydrogen peroxide signaling. Current Opinion Plant Biol 5: 388-395.

Potters G, Gara LD, Asada H and Horemans N, 2002. Ascorbate-glutathione: Guardians of the cell cycle, partners in crime? Plant Physiol Biochem 40: 537-548.

Reddy AR, Chaitanya KV and Vivekanandan M, 2005. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. J Plant Physiol 161: 1189-1202.

Sairam RK, Rao KV and Srivastava GC, 2002. Differential response of wheat genotypes to long term salinity stress in relation to oxidative stress, antioxidant activity and osmolyte concentration. Plant Sci 163: 1037-1046.

Smirnoff N, 2000. Ascorbic acid: Metabolism and functions of a multi-facetted molecule. Current Opinion Plant Biol 3: 229-235.

Stewart RRC and Bewley JD, 1980. Lipid peroxidation associated aging of soybean axes. Plant Physiol 65: 245-248.

Zhao Y, Hull AK, Gupta NR, Goss KA, Alonso J, Ecker JR, Normally J, Chory J and Celenza Jl, 2002. Trp-dependent auxin biosynthesis in *Arabidopsis*: Involvement of cytochrome P450s CYP79B2 and CYP79B3. Genes and Development 16: 3100–3112

www.SID.ir