میزان رنگدانه‌های فتوسنتزی، فعالیت فتوسنتزی و فلوئورسانس کلروفیل در گیاه (*Triticam aestivuml*) تحت تنش نور بالا و کمبود آب

پروانه راهداری[1]

تاریخ دریافت: 89/12/10 تاریخ پذیرش: 90/2/7

چکیده

تنش‌های محیطی مانند نور، درجه حرارت، قابلیت دسترسی به آب و... توانایی گیاه به متابولیسم نرمال را کاهش می‌دهند. این به معنای عدم تعادل بین جذب انرژی نورانی توسط کلروفیل و استفاده از انرژی جذب شده در فتوسنتز می‌باشد. در این تحقیق تیمارهای تنش نور بالا(HIS) و تنش کمبود آب(WS) به‌طور جداگانه و همزمان با هم (HIS+WS) در بذرهای گیاه گندم(*Triticam acstivml*) اعمال گردید. جهت اعمال تنش نور بالا، دانه رست‌های رشد یافته در معرض نور شدید($250wm^{-2}$) به مدت 2 ساعت روزانه در طول 5 روز قرار گرفتند. در تنش کمبود آب به جای استفاده از آب مقطر از محلول آبدار 5% پلی‌اتیلن گلیکول 4000 استفاده شد که به دانه رست‌های تحت تابش کنترل ($15wm^{-2}$) اضافه گردید. جهت تنش همزمان نور بالا و کمبود آب(HIS+WS) دانه رست‌ها به جای آب مقطر با PEG آبیاری شدند و تحت تأثیر تابش $250wm^{-2}$ به مدت 2 ساعت روزانه قرار گرفتند. نتایج حاصل نشان داد که در تیمار همزمان نور بالا و کمبود آب میزان رنگدانه‌های کلروفیل و کاروتنوئید، بیشترین کاهش را نشان داد. کاهش در انتقال انرژی تحریکی در هر دو PSII و PSI نیز در تیمارهای تنش نور شدید و کمبود آب به‌طور همزمان بیشتر بود. شدت فلوئورسانس و فعالیت فتوسنتزی یا به عبارت دیگر احیای نوری DCPIP توسط کلروپلاست‌ها نیز مانند سایر پارامترها در تیمارهای تنش همزمان نور و آب کاهش بیشتری را بعد از 5 روز نشان داد. به این ترتیب اعمال دو تنش به‌طور همزمان اثر بیشتری نسبت به اعمال تنش به‌طور جداگانه در پارامترهای مورد بررسی بود.

کلید واژه‌ها: فلوئورسانس کلروفیل- فعالیت فتوسنتزی- تنش نور شدید- تنش کمبود آب

1- استادیار و عضو هیات علمی ، دانشگاه آزاد اسلامی ، واحد تنکابن ، تنکابن ، ایران

Archive of SID

www.SID.ir

مقدمه

تنش‌های محیطی مهم‌ترین عوامل کاهش‌دهنده عملکرد محصولات کشاورزی در سطح جهان هستند. در بسیاری از گیاهان زراعی به دلیل وجود تنش‌های محیطی، متوسط عملکرد گیاهان کمتر از 20-10 درصد پتانسیل عملکرد آنان است. گیاهان در طبیعت، اغلب تحت تأثیر تنش‌های محیطی مختلف قرار می‌گیرند. در این میان می‌توان به نور بالا و کمبود آب اشاره نمود که تغییرات اساسی در متابولیسم گیاه ایجاد می‌نمایند. این تنش‌ها، تغییراتی را در الگوی نمو گیاها ایجاد می‌نمایند. نور بالا، باعث تجزیه کلروپلاست‌ها می‌گردد. این زمانی است که جذب انرژی نور، ظرفیت تابش را افزایش می‌دهد. بازدارندگی نوری فتوسنتز، زمانی‌که میزان انتقال انرژی تحریکی از آنتن به مرکز واکنش بیشتر از میزان انتقال الکترون باشد، افزایش می‌یابد. مشخص شده است که بازدارندگی نوری ناشی از همزمانی تنش نور بالا(HIS) با تنش‌های دیگر مانند کمبود آب، سرما، شوری و غیره، تأثیر بیشتری در گیاه در شرایط طبیعی نشان می‌دهد(12). برای غلبه به این تنش‌ها، گیاهان مکانیسم‌های متعدد حفاظتی را در خود فعال می‌سازند. کاروتنوئیدها به‌عنوان پیگمان‌های دریافت کننده نور عمل می‌نمایند، بعلاوه برای حفاظت کلروپلاست‌ها از نور تحت شرایط تنش نیز اهمیت دارند(14). کاروتنوئیدها، سیستم فتوسنتزی را به دو طریق حفاظت می‌نمایند: 1) b کاروتن به طور مستقیم هم کلروفیل سه‌تایی($^3chl^*$) و هم اکسیژن یکتایی ($^1O_2^*$) را خاموش می‌نماید. 2) سیکل گزانتوفیل، تبدیل قابل برگشت ویولوگزانتین و آنتزاگزانتین به زآگزانتین را انجام می‌دهد و باعث خاموشی $^1chl^*$(کلروفیل یکتایی) می‌گردد. (2). کمبود آب یکی از مهم‌ترین فاکتورهای محیطی است که تولید محصولات را تحت تأثیر قرار می‌دهد. زندگی در زمین وابسته به آب است. آب به‌عنوان یک محیط جهت متابولیسم عمل می‌کند، زیرا بسیاری از گازها، نمک‌ها و ترکیبات آلی در آب محلول هستند. با افزایش تنش کمبود آب، فتوسنتز کاهش می‌یابد. مکانیسم فتوسنتزی در کلروپلاست‌ها عمدتاً پیچیده است و در طی مراحل اولیه خشکی، محدودیت عمده در فتوسنتز، ناشی از بسته شدن روزنه‌ها است. علت دیگر کاهش پتانسیل فتوسنتزی، به دلیل ایجاد شوک اسمزی در شرایط تنش کمبود آب است(6). در مزرعه، تنش آب معمولاً با نور و درجه حرارت بالا همراه است و ترکیب این عوامل می‌تواند به ممانعت نوری منتهی شود. کاهش در بازه فتوسنتزی نیز یکی از پارامترهای بیوشیمیایی تنش آب است(5). تنش آب باعث تغییراتی در ساختار غشایی می‌شود که با کاهش در سطح فسفولیپیدها و گالاکتولیپیدها غشاء مشخص می‌شود(9). به هر ترتیب انتقال الکترون فتوسنتزی در یک میزان نسبتاً سریع‌تر در برگ‌های تحت تنش صورت می‌گیرد و در مقابل کاهش بیشتر در میزان تثبیت Co_2 مشاهده می‌گردد(1). این عدم تعادل بین انتقال الکترون و تثبیت Co_2 به دلیل احیای زیاد ترکیبات زنجیره انتقال الکترون است و به انتقال الکترون به O_2 و تولید $^1O_2^*$ انواع اکسیژن واکنش‌پذیر[1](Ros) کمک می‌کند(11) اثر تنش آب به گیاهان بسیار گسترده است. در شرایط مزرعه‌ای کمبود آب اغلب با تنش نور بالا همراه است که باعث آسیب اضافی به گیاه می‌شود(13). در این پروژه اثر

1- Reactive oxygen spiece

Archive of SID

www.SID.ir

کمبود آب و تنش نور بالا بر ساختار فعالیت کلروپلاست برگ‌های گیاه گندم مورد بررسی قرار گرفت.

مواد و روش‌ها

بذرهای گیاه گندم(*Triticam acstivuml*) از مرکز تحقیقات بذر و نهال‌سازی تهیه شد. به منظور بررسی اثرات نور بالا و کمبود آب بر فاکتورهای فتوسنتزی در گیاه گندم، آزمایشی در قالب طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار و تحت شرایط کنترل شده آزمایشگاهی صورت گرفت. جهت ضدعفونی کردن بذرها از محلول هیپوکلریت سدیم 5 درصد استفاده شد که بذرها به مدت یک دقیقه در آن قرار داده شد و سپس با آب مقطر به خوبی شستشو شدند(فلاحتی 1385). بذرها در ظروف پتری‌دیش ضدعفونی شده کشت داده شد و تحت شرایط تابش کنترل($15wm^{-2}$) در درجه حرارت اتاق $(25\pm2)^{0C}$ و رطوبت حدود 60% قرار گرفتند و با آب مقطر آبیاری شدند. بعد از 7 روز از رشددانه رست‌ها، برگ‌های سالم اولیه تحت تأثیر تیمار تنش قرار گرفتند.

اعمال تیمار تنش

برای تیمار تنش نور بالا(HIS)[1]، دانه رست‌ها رشد یافته در نور کنترل ($15wm^{-2}$) در معرض تابش نور شدید ($250wm^{-2}$) به مدت دو ساعت روزانه در طول 5 روز قرار گرفتند. جهت اعمال تنش(WS)[2] به‌جای استفاده از آب مقطر، از محلول 5% پلی‌اتیلن گلیکول 4000 جهت آبیاری دانه‌رست‌ها استفاده گردید که به دانه رست‌های تحت تابش کنترل ($15wm^{-2}$) اضافه گردید.

برای تنش همزمان نور بالا و کمبود آب(HIS+WS) دانه رست‌های 7 روزه تحت تابش نور کنترل با محلول PEG به‌جای آب مقطر، آبیاری شدند و تحت تاثیر تابش نور شدید ($250wm^{-2}$) به مدت 2 ساعت روزانه قرار گرفتند. بعد از 2 ساعت تیمار نور شدید، دانه رست‌ها به محیط با تابش کنترل باز گردانده می‌شدند.

ارزیابی رنگدانه‌های فتوسنتزی

برای سنجش میزان کلروفیل و کاروتنوئیدها از روش(9) استفاده شد. پس از صاف کردن عصاره‌ها، جذب آن‌ها در طول موج‌های 663/2 و 646/8 و 470 نانومتر توسط دستگاه اسپکتروفتومتر خوانده شد. میزان کلروفیل کل و کاروتنوئید مطابق فرمول زیر محاسبه گردید.

$$chlT\,(mgml^{-1}) = chla + chlb$$
$$chla = (12/25A663/2 - 2/79A646/8)$$
$$chlb = (21/21A646/8 - 5/1A663/2)$$
$$car = 1000A470 - 1/8chla - 85/02chlb/198$$

جداسازی کلروپلاست

حدود 25 برگ در داخل هاون پر از یخ با محیط جداسازی سرد شامل 0/4 مول‌ساکارز، 0/01 مولار EDTA-Na و 0/1 مولار با فرفسفات (PH=7/8) هموژن شدند. بعد از هموژناسیون، محلول از کاغذ صافی عبور داده شد و در سانتریفوژ با دور 500g به مدت 1 دقیقه سانتریفوژ گردید. سوپرناتانت مجدداً با دور 1000g به مدت 10 دقیقه سانتریفوژ شد. رسوب حاصل دارای کلروپلاست است.

اندازه گیری ویژگی‌ها فلوئورسانس از کلروپلاست جدا شده

1 - High Irradiation stress
2 - Water stress

Archive of SID

www.SID.ir

در دمای اتاق، پخش فلوئورسانس chla از کلروپلاست‌ها، توسط یک اسپکتروفلور متر اندازه‌گیری شد. (swain et al 1990). نمونه‌ها در 450nm برانگیخته شدند و انتشار در 685 و 735 نانومتر گزارش گردید. اکی‌والانت کلروپلاست‌ها با $15mg$ کلروفیل در 4 میلی سوسپانسیون برای همه آزمایش‌ها صورت گرفت. همین سوسپانسیون کلروپلاست برای اندازه‌گیری انتقال انرژی تحریکی از کاروتنوئید به کلروفیل استفاده شد. نمونه‌های کلروپلاست در 475nm و 650nm تحریک شدند و انتشار در 685nm برای PSII و 735 برای PSI خوانده شد. بازده انتقال انرژی تحریکی با محاسبه میزان شدت فلوئورسانس تحریک شده در 475nm(E_{475}) تا 600 nm(E_{600}) صورت گرفت(7).

نمونه در ساعت = M1 احیاء شده در DCPIP میکرومول

ضریب خاموشی= $10^3 \times 16$ است

$$\Delta A \times \frac{1}{\text{ضریب خاموشی}} \times \frac{\text{حجم در لوله اسکتروفتومتر}}{1/3} \times 106 \times \frac{60}{\text{مدت زمان برای توقف واکنش}} \times \frac{1}{0/025}$$

اندازه‌گیری فعالیت فتوسنتزی

DCPIP (2 و 6 کلروفنل ایندوفنل) یک معرف اکسید و احیاء است. هر مولکولی که احیاء شود (با 2 الکترون و 2 پروتون) ساختارش تغییر می‌نماید. بنابراین DCPIP می‌تواند با الکترون‌های پر انرژی از منابع دیگر هم احیاء شود. فعالیت فتوسنتزی براساس تغییر در جذب بین نمونه‌های تابش دیده و نمونه‌های موجود در تاریکی اندازه‌گیری می‌شود. فرم احیاء شده DCPIP دارای سطح انرژی بالاتری نسبت به فرم اکسید شده آن می‌باشد و به سرعت اکسیداسیون اتفاق می‌افتد. فرم اکسید شده DCPIP در تاریکی آبی و فرم احیاء شده در نور بی‌رنگ است. در این سنجش میزان احیای DCPIP توسط اندازه‌گیری تغییر در جذب نور در $590nm$ با اسپکتروفتومتر تعیین می‌گردد.

نتایج

تیمار تنش نور بالا و کمبود آب(HIS+WS)، باعث از دست دادن سریع‌تر کلروفیل در مقایسه با تیمار کنترل گردید.(شکل 1) کاهش میزان کلروفیل بعد از 5 روز در تیمارهای تنش نور شدید 48%، تیمار تنش آب53% و تیمار تنش هر دو با هم 64% مشاهده گردید. یعنی بیشترین کاهش در تیمارHIS+WS بود. تنش کمبود آب به تنهایی نیز نسبت به تنش نور بالا، باعث کاهش بیشتری در میزان کلروفیل گردید. میزان کاروتنوئیدها نیز در شرایط تنش کاهش نشان داد (شکل 1).

کاهش میزان کاروتنوئید در تیمار نور شدید 41%، در تیمار کمبود آب 44% و در تیمار همزمان نور شدید و کمبود آب 55% بعد از 5 روز بود. در تیمار کنترل بعد از 5 روز 10% میزان کاروتنوئید کاهش نشان داد. بنابراین تیمار HIS+WS بیشترین تأثیر را در کاهش کاروتنوئید نشان داد (شکل 1).

میزان $\frac{F685}{F735}$در شرایط تنش و کنترل تغییر نمود، به طوری که بیشترین افزایش در تیمار همزمان نور شدید و کمبود آب بود(44%). تیمار نور شدید به تنهایی 29% و تیمار کمبود آب به تنهایی 31% و تیمار کنترل 16% افزایش در نسبت $\frac{F685}{F735}$ نشان دادند که نقش اضافی نور شدید و کمبود آب را بر فتوشیمی کلروپلاست نشان می‌دهد.

Archive of SID

www.SID.ir

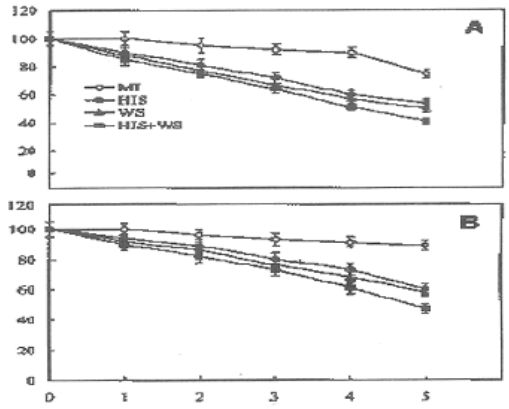
جدول 1: فلوئورسانس کلروفیل a از کلروپلایت‌های جدا شده از برگ‌های گندم

تیمارها	زمان(روز)	F685	F735	F685/735
MI(کنترل)	0	42	6/87	6/19
	5	52/4	7/19	7/28
HIS(تنش نور بالا)	0	42	6/87	6/19
	5	58	7/20	8/05
WS(تنش آب)	0	42	6/87	6/19
	5	50/2	6/09	8/24
HIS + WS (تنش نور بالا+تنش آب)	0	42	6/87	6/19
	5	59	6/70	8/80

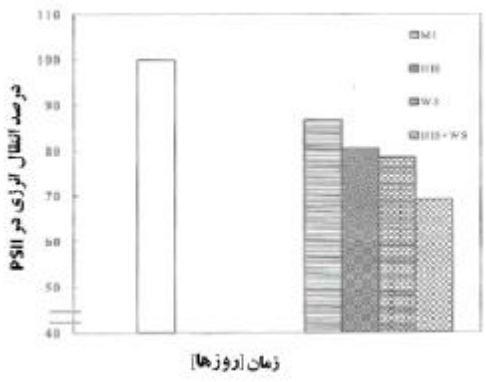
انتقال انرژی تحریکی از کاروتنوئید به کلروفیل مربوط به فلوئورسانس کلروفیل a است. در طول موج پایین‌تر (475nm) هم کلروفیل و هم کاروتنوئید و در طول موج بالاتر(600nm) فقط کلروفیل مسئول جذب نور و احتمالاً تغییر در ویژگی‌های تحریک در طول روند طبیعی یا در طول تنش در گیاه می‌باشد. نسبت شدت فلوئورسانس$\frac{E475}{E600}$پارامتری است که تحریک انتقال انرژی از کاروتنوئید به کلروفیل را منعکس می‌نماید(شکل 2).

از این‌رو F735 به فلوئورسانس PSI و F685 به PSII مربوط می‌باشد، و احتمالاً تغییرات در بازده انتقال انرژی در دو فتوسیستم را در طول شرایط طبیعی و تنش نشان می‌دهد(7) کاهش در انتقال انرژی تحریکی در هر دو PSI و PSII در تیمارهای تنش نسبت به تیمار کنترل مشاهده شد. به این ترتیب در تیمار تنش نور بالا و کمبود آب میزان کاهش از بقیه تیمارها بالاتر بود. در تیمار تنش نور بالا به تنهایی18/5% برای PSII و 10/7% برای PSI و در تیمار کمبود آب 23/2% در PSII و 11/9% در PSI کاهش انتقال انرژی تحریکی مشاهده گردید.

احیای نوری DCPIP توسط کلروپلاست‌ها، پتانسیل فتوشیمیای PSII را نشان می‌دهد. این فعالیت همچنین جفت شدن بین جذب نور و واکنش فتوشیمیایی غشای تیلاکوئید را بیان می‌دارد. در طول 5 روز میزان فعالیت فتوشیمی در تیمار کنترل نسبت به سایر تیمارها بیشتر بود(شکل 3). در تیمار همزمان نور شدید و کمبود آب، میزان نوری DCPIP نسبت به سایر تیمارها کاهش بیشتری را بعد از 5 روز نشان داد.



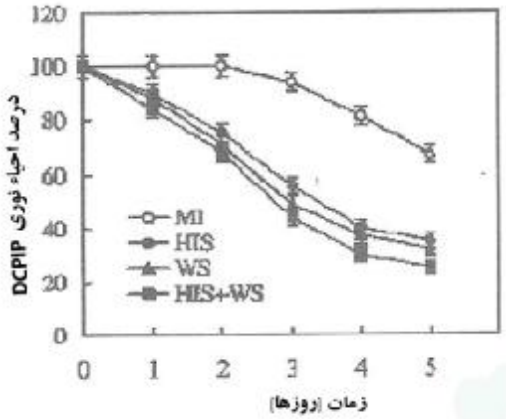
شکل 1 درصد کلروفیل کل و کاروتنوئید تحت شرایط تیمارهای مختلف تنشی در برگ گیاه گندم



Archive of SID

www.SID.ir

شکل 2 بازده انتقال انرژی تحریکی از کاروتنوئیدها به کلروفیل کلروپلاست‌های جدا شده از برگ تحت تیمار تنش‌های مختلف در برگ گیاه گندم



شکل 3 احیاء نوری DCPIP به وسیله کلروپلاست‌های برگ‌های رشد یافته تحت تیمارهای تنشی مختلف در برگ گیاه گندم

بحث و نتیجه گیری

میزان کلروفیل و کاروتنوئیدها در شرایط تنش نسبت به تیمار کنترل کاهش نشان دادکه بیشترین کاهش را هم در تیمار همزمان نور شدید و کمبود آب بود که پیشنهاد شده زمانیکه گیاهان تحت تأثیر دو تنش متفاوت همزمان با هم قرار می‌گیرند، نسبت به زمانی که تحت تأثیر یک تنش هستند. به دلیل عملکرد اضافی، اثر بیشتری در گیاه می‌گذارد. تابش بالا، باعث تشکیل انواع اکسیژن واکنش‌پذیر در طول تشکیل کلروفیل سه تایی($^3chl^*$) و همچنین به دلیل بهم ریختن انتقال الکترون در کلروپلاست‌ها می‌گردد(11). چودهاری[1] و همکاران در سال 1993 پیشنهاد نمودند که حفاظت نوری با خرابی کاروتنوئیدها همراه است که به دلیل دریافت کوانتای مضر دریافتی با پتانسیل بالا از $^1chl^*$(کلروفیل یکتایی) در شرایط تنش نور اضافی می‌باشد.

در شرایط کمبود آب سنتز تنظیم کننده رشد آبسیزیک اسید از کاروتنوئید، افزایش یافته که می‌تواند در کاهش میزان کاروتنوئیدها نقش داشته باشد. کمبود آب باعث اختلال در مسیر بیوسنتز کلروفیل و غیرفعال شدن آنزیم‌های بیوسنتز کننده کلروفیل می‌گردد.

به‌طور کلی کمبود آب عمل کلروپلاست را مختل می‌نماید. اولین پاسخ گیاه به کمبود آب تغییرات هدایت روزانه‌ای است که با کاهش دستگاه روزانه‌ای همراه است که باعث کاهش از دست دادن آب به واسطه تعرق می‌شود که یکی از پیامدهای آن تغییر در سطح فتوسنتز است. کاهش تعرق بر جذب نور کلروپلاست و سیستم‌های تبدیل انرژی تأثیر می‌گذارد. چون جذب Co_2 محدود می‌شود و واکنش‌های نوری(اکسیداسیون آب) کاهش می‌یابد. این وضعیت به‌نام بازدارندگی نوری معروف است که منجر به آسیب طولانی مدت یا غیرقابل بازگشت به کلروپلاست می‌گردد. در شرایط تنش خشکی(کمبود آب) بازدارندگی نوری تقویت می‌گردد. میزان واکنش هیل در تیمار تنش در مقایسه با تیمار کنترل کمتر بود که احتمالاً به دلیل فقدان بیشتر رنگدانه‌ها است. بعلاوه تنش باعث تشکیل انواع اکسیژن واکنش‌پذیر و تغییرات احتمالی در ساختار تیلاکوئید می‌شود.

کاهش در فعالیت فتوسنتزی در شرایط تیمار تنش مشاهده شد که به دلیل تخریب پروتئین D_1 در تنش نور شدید می‌باشد(10). کاهش در فعالیت انتقال الکترون در شرایط کمبود آب پیشنهاد می‌کند که حتی شدت متوسط هم به عنوان یک تنش عمل می‌نماید(4) به این ترتیب در هر دو تنش نور بالا و کمبود آب فعالیت فتوسنتزی کاهش بیشتری می‌یابد که به دلیل

1 -Choudhury

Archive of SID

www.SID.ir

فعالیت و نقش سینرژیک احتمالی هر دو تنش به اهم می‌باشد. شدت نور بالا همراه با کمبود رطوبت منجر به عدم تعادل بین واکنش‌های نوری و واکنش‌های تاریکی فتوسنتز می‌گردد و سبب افزایش انتقال مسیر الکترون‌ها برای تولید انواع اکسیژن فعال می‌شود. توانایی استفاده از چگالی جریان فوتون(PFD) اساساً وابسته به ویژگی‌های ساختاری در برگ‌ها و سیستم فتوسنتزی با شرایط رشد نور می‌باشد(3). انرژی نورانی یک فاکتور محدودکننده برای رشد گیاهان در سایه می‌باشد. به منظور جذب فوتون‌های بیشتر،گیاهان رشد یافته در سایه، سطح برگی بیشتری دارند، میزان کلروفیل بالاتر است و کلروپلاست‌های آن‌ها دارای آنتن بیشتری می‌باشد. فلوئورسانس کلروفیل اکثر تنش‌های محیطی را ارزیابی می‌نماید. فلوئورسانس کلروفیل به عنوان نماینده گیاه در شرایط تنش مورد استفاده قرار می‌گیرد، زیرا تنش‌های محیطی مانند درجه حرارت، نور، قابلیت دسترسی به آب، توانایی گیاه به متابولیسم نرمال را کاهش می‌دهد که میزان فلوئورسانس کلروفیل در شرایط تنشی برای گیاه افزایش می‌یابد.

روسالس[1] و همکاران در سال 2004 گزارش نمودند که میزان کلروفیل تحت تنش خشکی در گیاه لوبیا کاهش نشان داد. در شرایط کمبود آب عمل بارگیری ساکارز کاهش پیدا می‌کند که به تجمع ساکارز یا توقف چرخه کالوین منجر می‌شود. درنتیجه این عمل بیان ژن مسئول کد کردن کلروفیل a و b متوقف می‌گردد. به‌علاوه انواع اکسیژن فعال نیز به کلروفیل‌ها حمله کرده و آن‌ها را تجزیه می‌نماید. لذا عدم کاهش کلروفیل در شرایط تنش بیانگر، تحمل گیاه به آسیب‌های نوری وارده به کلروپلاست می‌باشند. به‌طوری که بین فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و میزان آنتی‌اکسیدان‌ها با محافظت از کلروفیل ارتباط مثبت گزارش شده است(15). کاروتنوئیدها بخشی از عوامل مؤثر و اصلی در واکنش‌های غیرآنزیمی گیاهان در برابر تنش‌های اکسیداتیو محسوب می‌شوند. درواقع کاروتنوئیدها یک بخش کلیدی در سیستم دفاعی آنتی‌اکسیدانی گیاه هستند(8).

1 -Rosales

Archive of SID

www.SID.ir

منابع

1-Baisak, R., Rana, D., Aeharya, P.B. and Kar, M. (1994). Alterations in the activities of active oxygen scavenging enzymes of wheat leaves subjected to water stress. *Plant Cell. Physiol*. 35: 489-495.

2-Behra, R.K. and Choudhury, N.K. (2003). High irradiance induced changes in carotenoids composition and increase in non-photochemical quenching of Chl a fluorescence in primary wheat leaves. *J. Plant Physiol.* 160: 1141-1146.

3-Choudhury,N.K, and Behera.R.K.(2001)Photoinhibtion of Photosynthesis: role of arotenoids in Phoyo Protection of Chloroplasts.Photosynthetica 39:481-488.

4-Demmig, B., Winter, K., Kruger, A. and Czygan, F.C. (1988). Zeaxanthin and heat dissipation of excess light energy in *Nerium oleander* exposed to a combination of high light and water stress. *Plant Physiol*. 87: 17-24.

5-Dubey, R.S. (1999). Protein synthesis by plants under streesful conditions. In: *Handbook of Plant and Crop Stress*, (ed.) M. Pessarakli, (Marcel Dekker, New York) 2nd edition, pp 365-397.

6-Gilmor,A.M, and Govindyee(1999).How Higher Plants respond to excess Light:Energy dissipation in photosystem II.concepts in photobiology. Photosynthesis and photomorphogensis and photomorphogensis. Pp 513-548

7-Gruszecki, W.I., Veeranjaneyulu, K. and Zelent, R.M. (1991). Energy transfer process during senescence: fluorescence and photoacoustic studies of intact pea leaves. *Biochem. Biophys. Acta* 1056: 173-180.

8- Havux, x.m. et al . 1998. carotenoids membrance stabilizer in chloroplast Trend plants sa.3:147-151.

9-Lilgenberg, C.S. (1992). The effects of water deficit stress on olant membrance lipids. *Prog. Lipid Res*. 31: 335-343.

10-Long, S.P. and Humphries, S. (1994). Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol*. 45: 633-662.

11-Minkov, I. N., Jahoubjan, G.T., Denev, I.D. and Toneva, V.T. (1999). Photooxidative stress in higher plants. In: *Handbook of Plant and Crop Stress*, (ed.) M Pessrakli (Marcel Dekker, New York, Basel), 2nd edition, pp 499-525.

12-Ramalho, J.C., Pons, T.L., Groeneveld, H.W. and Nunes, M.A. (1997). Photosynthetic response of Gaftea Arabica to short-term high light exposure in relation to N availability. *Physiol. Plant.* 101: 229-239.

13-Saccardy, K., Pineau, B., Roche, O. and Cornic**, C.** (1998). Photochemical efficiency of photosystem II and 'xanthophy11 cycle components in Zea mays leaves exposed to water stress and high light. *Photosynth. Res*. 56: 57-66.

14-Siefermann-Harms, D. (1987). The light-harvesting and protective functions of carotenoids in photosynthetic membranes. *Physiol. Plant*. 69: 561-568.

15-Yang, X. et al., (2006). Tolerance of photosynthesis hybridization line and parents grown under field condition plant Sci. 171: 389-397.

Archive of SID

www.SID.ir