نشریه فیزیولوژی محیطی گیاهی، سال دهم، شماره ۴۰، زمستان ۱۳۹۴ / صفحات: ۲۰-۱۳

مطالعه نشانگرهای رنگدانه‌ای در انواع برگ‌های شمشاد طلایی (*Euonymus japonicus* Thunb.)

نادر چاپارزاده*[۱]، سمانه صفی‌خانی[۲]، لیلا زرندی میاندوآب[۳]

[۱]دانشیار، گروه زیست‌شناسی دانشگاه شهید مدنی آذربایجان، تبریز

[۲]کارشناسی‌ارشد، گروه زیست‌شناسی دانشگاه شهید مدنی آذربایجان، تبریز

[۳]استادیار، گروه زیست‌شناسی دانشگاه شهید مدنی آذربایجان، تبریز

تاریخ دریافت: ۹٤/۱۰/۱۰ تاریخ پذیرش: ۹٤/۱۱/۱۹

چکیده

شمشاد طلایی درختچه‌زینتی همیشه سبز از تیره Celastraceae است. بارزترین ویژگی آن، داشتن برگ‌های سبز روشن و زرد علاوه بر برگ‌های سبز تیره می‌باشد. غیر از تفاوت ظاهری در رنگ، سایر ویژگی‌های مورفولوژیکی برگ‌ها مشابه همدیگرند. در این تحقیق از نشانگرهای رنگیزه‌ای برای مطالعه اساس چند رنگی بودن برگ‌ها استفاده شد. نتایج نشان داد بین سه نوع برگ اختلاف چشمگیری از نظر محتوای رنگیزه‌های فتوسنتزی (کلروفیل $a+b$ و کاروتنوئیدها) و غیرفتوسنتزی (آنتوسیانین‌ها و فلاونوئیدها) وجود داشت. مقادیر رنگیزه‌های فتوسنتزی در برگ‌های زرد به‌طور معنی‌داری کمتر از برگ‌های سبز تیره بود. در مقابل، میزان فلاونوئیدها و آنتوسیانین‌ها در برگ‌های زرد بیش از برگ‌های سبز تیره بود. در بیشتر موارد برگ‌های سبز روشن مقادیر حد واسطی را نشان دادند. در بررسی علت زردشدگی برگ‌ها، مشاهده شد که محتوای کلروفیل برگ‌های زرد با ایجاد شرایط سایه، افزایش یافت. این موضوع نشان می‌دهد تابش شدید تابش، تاثیر منفی روی سنتز و یا انباشتگی کلروفیل در برگ‌های زرد دارد.

واژه‌های کلیدی: آنتوسیانین‌ها، شمشاد، فلاونوئیدها، کاروتنوئیدها، کلروفیل‌ها

مقدمه

بافت‌های فتوسنتزی توسط ظاهر سبز رنگ یکنواخت مشخص می‌شوند. اما برخی گونه‌های گیاهی برگ‌هایی با الگوی غیرعادی توزیع رنگ (برگ‌های ابلق) دارند. علت ابلق بودن برگ‌ها یا گیاهان می‌تواند اساس ژنتیکی داشته باشد. البته برخی تغییرات سوماتیکی یا آلودگی‌های ویروسی نیز موجب تولید برگ‌هایی با رنگ‌های متفاوت می‌شود (Esteban et al., 2008). یکی از عمومی‌ترین حالت‌های ابلق بودن، وجود بخش‌هایی با رنگ‌های سبز، سفید و یا زرد در بافت‌ها و اندام‌های گیاهی است که از نظر طبیعی می‌بایست سبز باشند (Rodermel, 2002). به‌طور معمول، در گیاهان ابلق سلول‌ها در قسمت‌های سبز رنگ دارای کلروپلاست‌های عادی و در بخش‌های سفید و یا زرد، پلاست‌ها کمبود رنگیزه‌های کلروفیلی و یا کاروتنوئیدی را دارند. ممکن است این پلاست‌ها در مراحل مختلف زیست‌زایی متوقف شده و فاقد

*نویسنده مسئول: nchapar@azaruniv.ac.ir

Archive of SID

www.SID.ir

سازمان یافتگی ساختار غشاهای داخلی بوده و یا فقط دارای تیغه‌های کلروپلاستی ابتدایی باشند (Yu et al., 2007). در برخی موارد ابلق بودن نتیجه حساسیت گیاه به میزان دما و یا شدت نور می‌باشد (Evenari, 2008). مطالعه بر روی جهش یافته‌های آرابیدوپسیس نشان داده که هر نقصی در ساختار کلروپلاست و مسیرهای عملکردی آن که توسط ژن‌های هسته‌ای یا پلاستیدی و یا حتی عوامل محیطی ایجاد می‌شود، می‌تواند منجر به بروز گیاهان ابلق شوند (Sakamoto, 2003).

برگ‌ها در تاج پوشش گیاهان در محیط زیست طبیعی، به‌طور پیوسته در معرض شرایط نوری متفاوتی قرار می‌گیرند، زیرا در شاخ و برگ داخلی‌تر شرایط سایه ولی در قسمت‌های بالایی تاج پوشش، تابش شدید نور وجود دارد. به علاوه، در طی روز به‌دلیل تغییرات در زاویه تابش نور، موقعیت برگ، پوشش ابری یا توزیع ناهمگن، شکاف‌های تاج پوشش با نوسان تراکم جریان فوتون همراه است که منجر به تفاوت در شدت تابش و طول دوره دریافت نور می‌شود (Pearcy,1990). گیاهان به‌طور طبیعی دستگاه فتوسنتزی خود را از آسیب ناشی از جذب نور مازاد به وسیله کاهش جذب فوتون و یا افزایش توان اتلاف انرژی جذب شده حفاظت می‌کنند. برای این کار گیاهان راهکارهای مختلفی را نشان می دهند که از جمله آنها می‌توان به تغییرات مورفولوژیکی و ساختاری، انباشتگی رنگدانه‌های غیرفتوسنتزی مانند فلاونوئیدها و آنتوسیانین‌ها (Edreva, 2005)، عملکرد چرخه گزانتوفیل (Muller et al., 2001) و مکانیسم‌های آنزیمی و غیرآنزیمی سم‌زدایی گونه‌های فعال اکسیژن (Mittler, 2002) اشاره کرد. تحقیقات نشان داده است که وجود نقص در هر یک از مسیرهای آنتی‌اکسیدان، موجب افزایش گونه‌های فعال اکسیژن و در نتیجه آسیب اکسیداتیو شده و عملکرد فیزیولوژیکی گیاه را تحت تاثیر قرار می‌دهد (Zimmermann and Zentgraf, 2005).

برگ‌های ابلق به ندرت در طبیعت ایجاد می‌شوند و معمولاً در گیاهان اشکوب زیرین جنگل وجود دارند. پدیده ابلق بودن در میان گیاهان زینتی متداول است (Esteban et al., 2008). شمشاد طلایی (*Euonymus japonica*) یکی از انواع گیاهان ابلق است که علاوه بر داشتن برگ‌های ابلق با درجات متفاوت، دارای سه نوع برگ با رنگ‌های سبز تیره، سبز روشن و زرد می‌باشد. این برگ‌ها ساده، پایا، چرمی، تخم مرغی شکل و با حاشیه دندانه‌دار هستند. ترتیب قرارگیری برگ‌ها روی یک شاخه به‌صورت متقابل است. از نظر نیازمندی به نور، شمشاد طلایی قادر است در شرایط نور و یا سایه رشد کند ولی بهترین رنگ آن از نظر زینتی در نور کامل ظاهر می‌شود (Ljubesic et al., 2003). به‌دلیل کمبود اطلاعات از ویژگی‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاه شمشاد، اهمیت بازدارندگی نوری در حالات اکولوژیکی آن بسیار جای بحث و بررسی دارد. بنابراین هدف از انجام این تحقیق بررسی تفاوت‌های رنگیزه‌ای میان سه نوع برگ شمشاد ابلق بود.

مواد و روش‌ها

موادگیاهی: نمونه‌های گیاهی، شامل ۳ نوع برگ سبز تیره، سبز روشن و زرد درختچه‌های شمشاد ژاپنی از محوطه دانشگاه شهید مدنی آذربایجان (طول جغرافیایی ٤٥/٥٦ و عرض جغرافیایی ٣٧/٤٨) جمع‌آوری شدند. نمونه‌های برگی پس از انتقال به آزمایشگاه در ٤ تکرار برای سنجش‌های لازم مورد استفاده قرار گرفتند.

سنجش رنگیزه‌های فتوسنتزی: اندازه‌گیری میزان رنگیزه‌های فتوسنتزی در نمونه‌های برگی براساس روش Arnon (١٩٤٩) انجام گرفت. برای این منظور،

Archive of SID

www.SID.ir

بافت برگی‌تر در استون خالص همگن و صاف گردید. جهت سنجش میزان کلروفیل‌های *a*، *b* و *a+b* مایع صاف شده، جذب نمونه‌ها در طول موج‌های ٦٤٥ و ٦٦٣ نانومتر اندازه‌گیری شد. به‌منظور اندازه‌گیری مقدار کاروتنوئیدها، کاروتن‌ها به اترنفت و گزانتوفیل‌ها به دی‌اتیل‌اتر منتقل گردید. برای سنجش مقدار کاروتنوئیدها، جذب نمونه‌ها در طول موج ٤٤٥ نانومترتعیین شد.

سنجش محتوای فلاونوئیدها: برای اندازه‌گیری محتوای فلاونوئیدها، بافت برگ تر در اتانول ۹۰ درصد همگن شد. همگن حاصل به لوله آزمایش منتقل و به‌مدت ۱۰ دقیقه در ٤۰۰۰ دور سانتریفوژ گردید. مایع رویی جمع‌آوری و با اتر نفت مخلوط و تکان داده شد. پس از تشکیل دو فاز، میزان جذب فاز زیرین در طول موج ۳۳۰ نانومتر تعیین شد (Krizek et al., 1998).

سنجش آنتوسیانین‌ها: اندازه‌گیری محتوای آنتوسیانین‌ها به روش Wagner (۱۹۷۹) انجام شد. برای این منظور بافت برگی تر توسط متانول اسیدی (۹۹ میلی لیتر متانول و ۱ میلی‌لیتر اسید کلریدریک) همگن شد. همگن حاصل به‌مدت ۱۵ دقیقه در ٤۰۰۰ دور سانتریفوژ شد. مایع رویی جمع‌آوری و جذب آن در طول موج ۵۵۰ نانومتر قرائت شد.

بررسی اثر نور: در روی درختچه (در محل) بخش‌هایی از برگ‌های زرد جهت جلوگیری از تابش نور با استفاده از فویل آلومینیومی در قالب اشکال مختلف پوشانده شده و سایر نواحی برگ‌ها به‌عنوان نواحی شاهد باقی ماندند. بعد از گذشت ۲۱ روز میزان (شاخص) کلروفیل‌ها در این نواحی با استفاده از دستگاه کلروفیل سنج (SPAD) اندازه‌گیری شد.

تجزیه‌های آماری

در این تحقیق تجزیه و تحلیل‌های آماری با استفاده از نرم افزار SPSS انجام شد. مقایسه میانگین داده‌ها (٤ تکرار و با لحاظ خطای معیار) با استفاده از آزمون LSD و در سطح احتمال ۵ درصد انجام گردید.

نتایج

محتوای رنگیزه‌ها: همانطور که در جدول ۱ مشاهده می‌شود، بین سه نوع برگ مطالعه شده اختلاف‌های چشمگیری از نظر محتوای رنگیزه‌های فتوسنتزی وجود داشت. مقادیر کلروفیل *a+b*، کاروتن‌ها و گزانتوفیل‌ها در برگ‌های زرد به طور معنی‌داری کمتر از برگ‌های سبز تیره بود. برگ‌های سبز روشن نیز محتوای کلروفیل و کاروتن کم ولی گزانتوفیل بیشتری داشت. در مقابل، با توجه به داده‌های جدول ۲ میزان فلاونوئیدها و آنتوسیانین‌ها در برگ‌های زرد و برگ‌های سبز روشن بیشتر از برگ‌های سبز تیره بود. در جدول ۳ نتایج تجزیه واریانس حاکی از عدم تاثیر معنی‌دار نوع برگ در تغییر میزان فلاونوئیدهاست. به تبع تغییر در مقادیر انواع کلروفیل، نسبت کلروفیل *a/b* انواع برگ‌ها اختلاف معنی‌داری با همدیگر نشان دادند (جدول ۱).

جدول ۱: محتوای رنگیزه‌های فتوسنتزی ۳ نوع برگ شمشاد ژاپنی (حروف غیرمشترک تفاوت معنی‌دار در سطح ۵ درصد را نشان می‌دهند)

نمونه	کلروفیل *a+b* (mg/g FW)	کلروفیل *a/b*	کاروتن‌ها (mg/g FW)	گزانتوفیل‌ها (mg/g FW)
برگ سبز تیره	۰/۷۸۹ ± ۰/۰٤۲^{a}	۳/٦۷۰ ±۰/۲۲۵^{a}	۰/۰۷۹ ± ۰/۰۰۷^{a}	۰/۰۱۳ ±۰/۰۰۲^{b}
برگ سبز روشن	۰/۳۷۹ ±۰/۰۳۰^{b}	۲/٦٤۲ ±۰/٤۸۷^{b}	۰/۰۳٦ ±۰/۰۰۷^{b}	۰/۰۲۱ ±۰/۰۰۱^{a}
برگ زرد	۰/۰٤۷ ± ۰/۰۰۳^{c}	۰/۷٦۷ ±۰/۱٤۱^{c}	۰/۰۱۱ ±۰/۰۰۱^{c}	۰/۰۰۷ ±۰/۰۰۲^{c}

Archive of SID

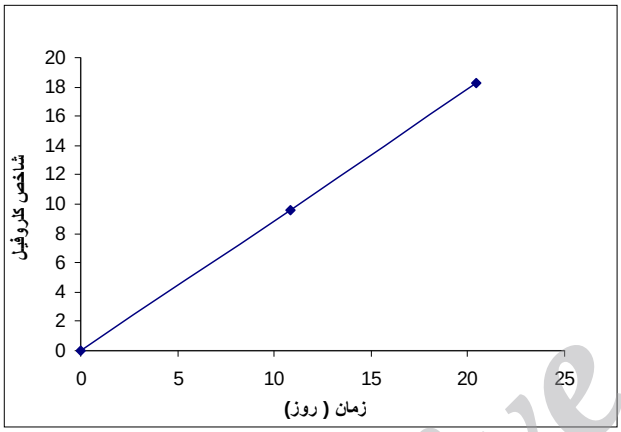
www.SID.ir

بررسی اثر نور: بعد از گذشت ۳ هفته از تیمار سایه، بخش‌هایی از برگ‌های زرد که با فویل پوشانده شده بودند مطابق شکل ۱ سبز رنگ شدند. مقادیر اندازه‌گیری شده با کلروفیل سنج، افزایش میزان کلروفیل آن‌ها را تا حدود ۳۳ درصد در مقایسه با برگ‌های زرد کنترل نشان داد (شکل ۲).

جدول۲:محتوای رنگیزه‌های غیر فتوسنتزی ۳ نوع برگ شمشاد ژاپنی (حروف غیرمشترک تفاوت معنی‌دار در سطح ۵ درصد را نشان می‌دهند)

نمونه	فلاونوئیدها	آنتوسیانین‌ها
	$A_{330nm}/g\ FW$	$A_{550nm}/g\ FW$
برگ سبز تیره	۱/۵۲۷ ±۰/۱۵۵^{b}	۰/۵۱۳ ±۰/۰۳۹^{b}
برگ سبز روشن	۱/۷۳۰ ±۰/۲٤٤^{ab}	۰/۸۷۹ ±۰/۰٤۲^{a}
برگ زرد	۲/۲۸٦ ±۰/۱٦۳^{a}	۰/۷۳۱ ±۰/۰۵۷^{a}

شکل ۱: سبز شدن قسمت‌هایی از برگ زرد که با فویل پوشانده شده بودند.



شکل ۲: بازیافت کلروفیل در برگ‌های زرد پس از تیمار با سایه

جدول ۳: تجزیه واریانس فاکتورهای مورد بررسی

فاکتور	مجموع مربعات	میانگین مربعات	F
کلروفیل کل	۱/۰۲۹	۰/۵۱٤	۲۳۱/۱۹۷*
نسبت کلروفیل *a/b*	۱۷/۳۲۸	۸/٦٦٤	۲۱/۰۳٦*
کاروتن‌ها	۰/۰۰۹	۰/۰۰۵	۳۰/۷٦۷*
گزانتوفیل‌ها	۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۰۱	۹/۰۳٤*
فلاونوئیدها	۱/۲۳٤	۰/٦۱۷	٤/۱۸۹^{ns}
آنتوسیانین‌ها	۰/۲۷۲	۰/۱۳٦	۱۵/۳٦۳*

*نشان‌دهنده معنی‌داری در سطح ۱ درصد و ns نشانگر عدم تفاوت معنی دار در سطح احتمال ۵ درصد می‌باشد.

Archive of SID

www.SID.ir

بحث

یافته‌های پژوهش حاضر نشان داد محتوای کلروفیل‌های $a+b$ در برگ‌های زرد به‌طور معنی‌داری کمتر از ۲ نوع برگ دیگر می‌باشد (در حدود ٦ درصد برگ‌های سبز تیره). برگ‌های سبز روشن نیز در مقایسه با برگ‌های سبز تیره دارای میزان کلروفیل کمتری هستند (در حدود ٤٨ درصد برگ‌های سبز تیره) (جدول ۱).

در درختان گرمسیری *Ficus microcarpa* (Yamasaki et al., 1995) و *Bischofia javanica* (Kamaluddin and Grace, 1992) در مورد محتوای رنگیزه‌های فتوسنتزی، نتایج مشابه با یافته‌های این پژوهش گزارش شده است. محققان فوق در این درختان نشان دادند که برگ‌های واقع در قسمت فوقانی تاج پوشش به‌دلیل نقص در آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان چرخه آسکوربات- گلوتاتیون، سیستم فتوسنتزی حساس به نور می‌باشد. در این راستا اعلام شد شدت نور محیطی، منجر به بازدارندگی نوری شده و در نهایت سفیدشدگی رنگیزه‌های فتوسنتزی مانند کلروفیل‌ها و کاروتنوئیدها اتفاق می‌افتد. بعد از برطرف شدن بازدارندگی نوری، این پدیده بهبود می‌یابد و برگ‌های سبز طبیعی بوجود می‌آیند که این پدیده تحت عنوان طلایی شدن نامیده می‌شود.

با توجه به اینکه برگ‌های زرد در قسمت فوقانی تاج پوشش درختچه شمشاد قرار گرفته‌اند نور بیشتری دریافت می‌کنند. همچنین به‌دلیل مشابهت میان ویژگی‌های برگ‌های زرد شمشاد مورد مطالعه با پدیده طلایی شدن و نیز با استناد به یافته‌های حاصل از تیمار سایه می‌توان فرض کرد که دستگاه فتوسنتزی برگ‌های زرد به تابش نور حساس هستند. بدین‌ترتیب کاهش محتوای رنگیزه‌های فتوسنتزی در برگ‌های زرد احتمالاً به‌دلیل سفیدشدگی آن‌ها به وسیله نور زیاد اتفاق می‌افتد. در شرایط سایه الگوی نموی و ساختار کلروپلاست در برگ‌های شمشاد رقم برگ زرد (*aurea* type) بسیار شبیه به برگ‌های نوع وحشی برگ سبز می‌باشد (Ljubesic et al., 2003). در جهش‌یافته‌های آرابیدوپسیس نشان داده شده که برگ‌های سبز، فتوسنتز بیشتری دارند. این مکانیسم، سازشی برای جبران کمبود فتوسنتز در بخش‌های فاقد کلروفیل بیان شده است (Aluru et al., 2001). از طرف دیگر، کاهش محتوای کلروفیل، به هر دلیلی که باشد، مانند شرایط تنشی و پیری، می‌تواند ویژگی انعکاس، عبور و جذب نور توسط برگ را تحت تاثیر قرار دهد (Carter and Knapp, 2001). همان‌طورکه در نتایج مشاهده گردید قرار گرفتن برگ‌های زرد در شرایط سایه موجب افزایش کلروفیل می‌گردد. کلروپلاست‌ها با تغییر نسبت کلروفیل a/b به تغییر شدت نور پاسخ می‌دهند. تبدیل کلروفیل‌های a و b به یکدیگر در جهت ایجاد نسبت کلروفیل a/b لازم برای سازش به شدت نور، مکانیسم با اهمیتی است (Ma et al., 2010). کاروتنوئیدها از رنگدانه‌های کمکی فتوسنتزی محسوب می‌شوند. این رنگدانه‌ها به روش‌های مختلف دستگاه فتوسنتزی را از آسیب‌ها محافظت می‌کنند (Choudhury and Behera, 2001). همان‌طور که از نتایج استنباط می‌شود برگ‌های سبز روشن و به ویژه زرد به دلیل کمبود کاروتنوئیدها به شدت‌های نوری بالا آسیب پذیرترند. کلروپلاست‌های این برگ‌ها در نور شدید دارای تعداد بسیار محدودی تیلاکوئید می‌باشند ولی ایجاد شرایط سایه موجب پیدایش گرانوم در آنها می‌گردد (Ljubesic et al., 2003). نور شدید از طریق توقف در فعالیت زنجیره انتقال الکترون، فراهم شدن NADPH جهت تثبیت CO_2 در چرخه کالوین را کاهش داده و تولید کربوهیدرات‌ها نیز دچار رکود می‌گردد (Takahashi et al., 2002). با توجه به اینکه، برگ‌های زرد کمبود کلروفیل داشته و غلظت کلروفیل

Archive of SID

www.SID.ir

نیز یک شاخص مهم برای بازده فتوسنتزی است (Diaz et al., 2006)، می‌توان نتیجه گرفت برگ‌های زرد فتوسنتز کمتری انجام داده و به دنبال آن تثبیت کربن و سنتز ترکیبات قندی کمی دارند. بنابراین احتمال دارد برگ‌های زرد رنگ در بسیاری از موارد دریافت کننده مواد ضروری از برگ‌های سبز فتوسنتزی باشند.

براساس نتایج پژوهش حاضر، در مقایسه با رنگیزه‌های فتوسنتزی، میزان فلاونوئیدها در برگ‌های زرد به‌طور چشمگیری بیش از برگ‌های سبز مشاهده شد (جدول ۲). این نتایج مشابه با گزارش‌های موجود در مورد محتوای فلاونوئیدها در برگ‌های زرد و سبز گیاه *Ficus microcarpa* می‌باشد (Yamasaki et al., 1995). عملکرد آنتی‌اکسیدانی فلاونوئیدها در *Ligustrum vulgar* تحت تنش خشکی و نور شدید اثبات شده است. غیر فعال شدن سیستم انتقال الکترون در این گیاه (به عنوان نتیجه‌ای از بازدارندگی نوری) تشکیل گونه‌های اکسیژن فعال را تحت تابش نور تحریک می‌کند (Tattini et al., 2004). گزارش‌فوق نشان می‌دهند که نور انباشتگی فلاونوئیدها را از طریق القاء چندین آنزیم دخیل در متابولیسم فنیل پروپانوئیدها تحریک می‌کند. بنابراین می‌توان چنین نتیجه گرفت که افزایش محتوای فلاونوئیدها در برگ‌های زرد و سبز روشن ممکن است برای جاروب گونه‌های اکسیژن فعال، حفاظت در برابر UV و ایجاد یک اثر تضعیف کنندگی نور در برگ‌های زرد باشد تا شاید بدین ترتیب کمبود عملکرد کاروتنوئیدها در آن‌ها جبران شود. احتمالاً نور انباشتگی فلاونوئیدها را در این برگ‌ها از طریق القاء آنزیم‌های درگیر در متابولیسم فنیل پروپانوئید تحریک کرده باشد. عنوان شده است گیاهان علایم لازم برای بیوسنتز فلاونوییدها را از طیف مریی نور خورشید دریافت می‌کنند (Siipola et al., 2015).

براساس نتایج حاصل، میزان آنتوسیانین‌ها در برگ‌های سبز روشن شمشاد بیشتر از برگ‌های زرد است. برگ‌های سبز تیره کمترین مقدار این ترکیبات را دارا هستند. نقش مثبت آنتوسیانین‌ها در بافت‌های برگی تحت عنوان حفاظت نوری اثبات شده است. این ترکیبات سبب تضعیف قابل ملاحظه اثر نور مرئی و UV-B شده و نیز به‌عنوان حذف‌کننده گونه‌های اکسیژن فعال در برگ‌های جوان و پیر حساس به آسیب نوری عمل می‌کنند (Nooden et al., 1996). تحقیقات نشان داده است کشت گیاه آرابیدوپسیس در شرایط کمبود نیتروژن از طریق القاء ژن تنظیم کننده سنتز آنتوسیانین‌ها، باعث تجمع این ترکیبات شده که از طریق حفاظت در برابر نور شدید در نهایت منجر به افزایش طول عمر گیاه می‌شود (Demmig-Adams and Adams, 1992).

در حالت کلی، القاء سنتز آنتوسیانین‌ها در بافت‌های گیاهی تحت تنش‌های مختلف گزارش شده است (Steyn et al., 2002). در گیاه *Erytronium dens-canis* نشان داده‌اند که انباشتگی آنتوسیانین‌ها در بخش‌های قرمز برگ‌های ابلق همراه با مقادیر کمتر آلفا توکوفرول به خاطر نقش آنتی‌اکسیدانی آنتوسیانین‌ها (King, 1991) و یا به‌دلیل اثر تقلیل کنندگی نور مرئی در آن‌ها می‌باشد (Woodall et al., 1998). در بخش‌های قرمز برگ‌های حسن یوسف ابلق و در سایر گیاهان غیر ابلق که برگ‌های قرمز دارند، انباشتگی آنتوسیانین‌ها نتیجه‌ای از حساسیت زیاد برگ‌های غیر سبز این گیاهان به بازدارندگی نوری است (Burger and Edwards, 1996). در برگ‌های جوان رز و کرچک عملکرد حفاظت نوری آنتوسیانین‌ها ثابت شده است، در حالی که این مرحله از نمو برگ همراه با کمبود کاروتنوئیدهاست (Diaz et al., 2006) به نظر می‌رسد انباشتگی زیاد آنتوسیانین‌ها در برگ‌های زرد و سبز روشن در

Archive of SID

www.SID.ir

مقایسه با برگ‌های سبز تیره به‌دلیل القاء حفاظت نوری این ترکیبات باشد تا شاید بدین ترتیب کمبود عملکرد کاروتنوئیدها جبران شود. در جهش‌یافته‌های *im* آرابیدوپسیس، برگ‌های سبز فتوسنتز بیشتری نسبت به نوع وحشی دارند که این مکانیسم سازشی، تلاشی برای جبران کمبود فتوسنتز در بخش‌های فاقد کلروفیل است (Aluru et al., 2001). همان‌طور که در قبل بیان شد، نور شدید از طریق اختلال در فعالیت زنجیره انتقال الکترون، فراهم شدن NADPH و به تبع آن عملکرد چرخه کالوین و تولید کربوهیدرات‌ها را کاهش می‌دهد.

نتیجه‌گیری نهایی

نتایج حاصل از این پژوهش نشان داد که نور نقش اصلی و تعیین کننده در تشکیل برگ به رنگ‌های مختلف روی شمشاد طلایی را دارد. شدت نور در سرشاخه‌ها و اطراف تاج پوشش موجب کمبود رنگدانه‌های فتوسنتزی می‌گردد. احتمال می رود، رنگدانه‌های غیرفتوسنتزی با انباشته شدن در برگ‌های زرد و سبز روشن گیاه را از گزندهای اکسیداتیو ناشی از نور شدید حفظ نماید.

سپاسگزاری

نویسندگان از معاونت پژوهش و فناوری دانشگاه شهید مدنی آذربایجان به خاطر حمایت مالی از این پژوهش، سپاسگزاری می‌نمایند.

منابع

Aluru, M.R., Bae, H., Wu, D. and Rodermel, S.R. (2001). The *Arabidopsis immutans* mutation affects plastid differentiation and the morphogenesis of white and green sectors in variegated plants. Plant Physiology. 127(1): 67-77.

Arnon, D.I. (1949). Copper enzymes in isolated chloroplasts polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. Plant Physiology. 24(1): 1-15.

Burger, J. and Edwards, G.E. (1996). Photosynthetic efficiency and photodamage by UV and visible radiation in red versus green leaf *Coleus* varieties. Plant and Cell Physiology. 37(3): 395-399.

Carter, G.A. and Knapp, A.K. (2001). Leaf optical properties in higher plants: linking spectral characteristics to stress and chlorophyll concentration. American Journal of Botany. 88(4): 677-684.

Cheeseman, J.M. (2006). Hydrogen peroxide concentrations in leaves under natural conditions. Journal of Experimental Botany. 57(10): 2435-2444.

Choudhury, N.K. and Behera, R.K. (2001). Photoinhibition of photosynthesis: role of carotenoids in photoprotection of chloroplast constituents. Photosynthetica.39(4):481-488.

Demmig-Adams, B. and Adams, W.W. (1992). Photoprotection and other responses of plants to high light stress. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. 43: 599-626.

Diaz, C., Saliba-Colombani, V., Loudet, O., Belluomo, P., Moreau, L., Daniel-Vedele, F., Morot-Gaudry, J.F. and Masclaux-Daubresse, C. (2006). Leaf yellowing and anthocyanin accumulation are two genetically independent strategies in response to nitrogen limitation in *Arabidopsis thaliana*. Plant and Cell Physiology. 47(1): 74-83.

Edreva, A. (2005). The importance of non-photosynthetic pigments and cinnamic acid derivatives in photoprotection. Agriculture, Ecosystems and Environment. 106(1&2): 135-146.

Esteban, R., Fernandez-Marin, B., Becerril, J. and Garcia-Plzaola, J. (2008). Photoprotective implications of leaf variegation in *Erytronium dens-canis* L. and *Pulmonaria officinalis* L. Journal of Plant Physiology. 165(12): 1255-1263.

Evenari, M. (1989). The history of research on white-green variegated plants. The Botanical Review. 55 (2):106-139.

Kamaluddin, M. and Grace, J. (1992). Photoinhibition and light acclimation in seedlings of *Bishofia javanica* a tropical forest tree from Asia. Annals of Botany. 69(1): 47-52.

King, J. (1991). The chlorophyll bdeficient mutants. In: The genetic basis of plant physiological processes, pp. 153-166. ed. J. King. Oxford University Press.

Krizek, D.T., Britz, S.J. and Mirecki, R.M. (1998). Inhibitory effects of ambient levels of solar UV-A and UV-B radiation on

Archive of SID

www.SID.ir

growth of cv. new red fire lettuce. Physiologia Plantarum/ 103(1): 1-7.

Ljubesic, N., Wrischer, M., Prebeg, T. and Devide, Z. (2003). Chloroplast structure and function in wild-type and *aurea*-type leaves of the Japanese spindle-tree over their life span. Acta Botanica Croatica. 62(1): 1-10.

Ma, Z., Li, S., Zhang, M., Jiang, S. and Xiao, Y. (2010). Light intensity affects growth, photosynthetic capability, and total flavonoid accumulation of *Anoectochilus* plants. Hortscience. 45(6): 863-867.

Mittler, R. (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. Trends in Plant Science. 7(9): 405-410.

Muller, P., Li, X.P. and Niyogi, K. (2001). Non- photochemical quenching a response to excess light energy. Plant Physiology. 125(4): 1558-1566.

Nooden, L.D. Hillsberg, J.W. and Schneider, M.J. (1996). Induction of leaf senescence in *Arabidopsis thaliana* by long days through a light dosage effect. Physiologia Plantarum. 96(3): 491-495.

Pearcy, R.W. (1990). Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. 41: 421-453.

Rodermel, S. (2002). *Arabidopsis* variegation mutants. In: The Arabidopsis book. PP: 1-28. American Society of Plant Biologists. 1:1-18.

Sakamoto, W. (2003). Leaf-variegated mutations and their responsible genes in *Arabidopsis thaliana* .Genes and Genetic Systems. 78(2): 1-9.

Siipola, S.M., Kotilainen, T., Sipari, N., Morales, L.O., Lindfors, A.V., Robson, T.M. and Aphalo, P.J. (2015). Epidermal UV-A absorbance and whole leaf flavonoid composition in pea respond more to solar blue light than to solar UV radiation. Plant Cell and Environmental. 38(5): 941-952.

Steyn, W.J., Wand, S.J.E., Holcroft, D.M. and Jacobs, G. (2002). Anthocyanins in vegetative tissues: a proposed unified function in photoprotection. New Phytologist. 155(3): 349-361.

Takahashi, S., Tamashiro, A., Sakihama, Y., Yamamoto, Y., Kawamitsu, Y. and Yamasaki, H. (2002). High susceptibility of photosynthesis to photoinhibition in the tropical plant *Ficus microcarpa* L.f.cv. golden leaves. BMC Plant Biology. 2: 1-8.

Tattini, M., Galardi C., Pinelli, P., Massai, R., Remorini, D., and Agati, G. (2004). Differential accumulation of flavonoids and hydroxycinnamates in leaves of *Ligustrum vulgare* under excess light and drought stress. New Phytologist, 163(3): 547-561.

Wagner, G.J. (1979). Content and vacuole/extra vacuole distribution of neutral sugars, free amino acids, and anthocyanins in protoplasts. Plant Physiology. 64(1): 88-93.

Woodall, G., Dodd, I. and Stewart, G. (1998). Contrasting leaf development within the genus *Syzygium*. Journal of Experimental Botany. 49(318): 79-87.

Yamasaki, H., Heshiki, R. and Ikehara, N. (1995). Leaf-goldenning induced by high light in *Ficus microcarpa* L. f., a tropical fig. Journal of Plant Research. 108(2): 171-180.

Yu, F., Fu, A., Aluru, M., Park, S., Xu, Y., Liu, H., Liu, X., Foudree, A., Nambogga, M. and Rodermel, S. (2007). Variegation mutants and mechanisms of chloroplast biogenesis. Plant Cell and Environmental. 30(3): 350-365.

Zimmermann, P. and Zentgraf, U. (2005). The correlation between oxidative stress and leaf senescence during plant development. Cellular and Molecular Biology Letters. 10(3): 515-534.

Archive of SID

www.SID.ir