

بِسْمِ اللَّهِ الرَّحْمَنِ الرَّحِيمِ



انستاکو علوم کشاورزی و منابع طبیعی کرمان



سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی
معاونت آموزش و ترویج کشاورزی

فیزیولوژی تنش‌های محیطی در گیاهان دارویی

نویسندگان:

زهره امامی بیستگانی

عبدالمهدی بخشنده

سرشناسه	: امامی بیستگانی، زهره، ۱۳۶۵-
عنوان و نام پدیدآور	: فیزیولوژی تنش‌های محیطی در گیاهان دارویی/ نویسندگان زهره امامی بیستگانی، عبدالمهدی بخشنده؛ [برای] سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، معاونت آموزش و ترویج کشاورزی، دانشگاه علوم پزشکی و منابع طبیعی گرگان؛ تهیه شده در معاونت آموزش و ترویج کشاورزی، دفتر شبکه دانش و رسانه‌های ترویجی.
مشخصات نشر	: تهران: سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، معاونت آموزش و ترویج کشاورزی، نشر آموزش کشاورزی، ۱۴۰۰.
مشخصات ظاهری	: ۴۴۴ ص.: مصور (بخشی رنگی)، جدول (رنگی).
شابک	: ۹۷۸-۹۶۴-۵۲۰-۹۲۵-۲
وضعیت فهرست نویسی	: فیبا
یادداشت	: واژه‌نامه.
یادداشت	: کتابنامه: ص. ۴۰۷-۴۱۷.
موضوع	: گیاهان دارویی -- ایران -- اثر تنش فیزیولوژیکی
موضوع	: Medicinal plants -- Effect of stress on -- Iran
شناسه افزوده	: بخشنده، عبدالمهدی، ۱۳۳۷-
شناسه افزوده	: سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی. معاونت آموزش و ترویج کشاورزی
شناسه افزوده	: دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان
شناسه افزوده	: سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی. دفتر شبکه دانش و رسانه‌های ترویجی
شناسه افزوده	: سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی. معاونت آموزش و ترویج کشاورزی. نشر آموزش کشاورزی
رده بندی کنگره	: QK۹۹
رده بندی دیویی	: ۶۱۵/۳۲۱۰۹۵۵
شماره کتابشناسی ملی	: ۸۴۲۲۵۶۲
اطلاعات رکورد کتابشناسی: فیبا	

ISBN: 978-964-520-925-2

شابک: ۹۷۸-۹۶۴-۵۲۰-۹۲۵-۲



عنوان: فیزیولوژی تنش‌های محیطی در گیاهان دارویی

نویسندگان: زهره امامی بیستگانی؛ عبدالمهدی بخشنده

مدیر داخلی: ویدا همتی

تهیه شده در: معاونت آموزش و ترویج کشاورزی، دفتر شبکه دانش و رسانه‌های ترویجی

ناشر: نشر آموزش کشاورزی

گرافیکست: معصومه شیری

شمارگان: محدود

نوبت چاپ: اول، ۱۴۰۰

قیمت: رایگان

مسئولیت درستی مطالب با نویسندگان است.

شماره ثبت در مرکز فن آوری اطلاعات و اطلاع رسانی کشاورزی ۲۳-۴۰۰۰ به تاریخ ۱۴۰۰/۰۵/۲۳ است.

نشانی: تهران، خیابان آزادی، بین نواب و رودکی، پلاک ۲۰۵، معاونت آموزش و ترویج کشاورزی

تلفن: ۶۶۴۳۰۴۶۵ | تلفکس: ۶۶۴۳۰۴۶۴ | کدپستی: ۱۴۵۷۸۹۶۶۸۱

مشخصات نویسندگان:

دکتر زهره امامی بیستگانی: استادیار پژوهشی، مرکز تحقیقات و آموزش

کشاورزی و منابع طبیعی استان اصفهان

دکتر عبدالمهدی بخشنده: استاد دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان

zohreemami66@gmail.com

Abakhshandeh66@yahoo.com

فهرست مطالب

۱۹	فصل اول : تنش خشکی
۲۱	۱-۱ مقدمه
۲۲	۱-۲ گیاهان و تنش خشکی
۲۳	۱-۳ اثرات تنش خشکی در سطح سلولی
۲۵	۱-۴ تأثیر تنش خشکی بر صفات رشدی
۳۰	۱-۵ اثر تنش خشکی بر مقدار کلروفیل در گیاهان
۳۳	۱-۶ تأثیر خشکی بر پراکسیداسیون لیپیدی غشا
۳۴	۱-۷ شاخص‌های بیوشیمیایی
۳۵	۱-۸ نقش قندها در تحمل نسبت به تنش خشکی گیاهان
۳۷	۱-۹ نقش پرولین در تحمل نسبت به تنش خشکی در گیاهان
۴۰	۱-۱۰ نقش آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی در تحمل نسبت به تنش خشکی در گیاهان
۴۴	۱-۱۱ تنوع فتوشیمیایی و تأثیر تنش کم آبی بر آن
۵۵	۱-۱۲ ترکیبات فنلی و فلاونوئیدها
۵۸	۱-۱۳ تنش خشکی و تأثیر آن بر آلکالوئیدها
۶۱	۱-۱۴ ژن‌های دخیل در بیوسنتز مواد مؤثره و تأثیر تنش کم آبی بر آن‌ها
۶۸	فهرست منابع
۸۹	فصل دوم : تنش شوری
۹۱	۲-۱ مقدمه
۹۲	۲-۲ اثرات شوری بر رشد گیاهان
۹۷	۲-۳ مکانیزم‌های تحمل به شوری در گیاهان شورزیست (هالوفیت)
۱۰۲	۲-۴ استراتژی‌های متفاوت گیاهان برای اجتناب از خسارت نمک
۱۰۶	۲-۵ تغییرات اندازه سلولی
۱۰۷	۲-۶ تأثیر تنش شوری بر صفات رشدی
۱۰۸	۲-۷ تأثیر تنش شوری بر اسیدهای نوکلئیک
۱۱۰	۲-۸ تأثیر تنش شوری بر غشای پلاسمایی
۱۱۲	۲-۹ تأثیر تنش شوری بر میزان فتوسنتز و کلروفیل
۱۱۵	۲-۱۰ اثر تنش شوری بر سنتز پرولین، قندهای محلول و پروتئین
۱۱۶	۲-۱۱ اثر تنش شوری بر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی
۱۲۱	۲-۱۲ اثر تنش شوری بر غلظت عناصر معدنی
۱۲۵	۲-۱۳ اثر تنش شوری بر روی مراکز فتوسیستم I و II
۱۲۶	۲-۱۴ سازگاری سیستم فتوسنتزی به شرایط تنش
۱۲۹	۲-۱۵ تنفس کلروپلاستی

۱۳۰	 عملکرد تنفسی کلروپلاستی در پاسخ به تنش
۱۳۰	 ۲-۱۷ فلورسانس کلروفیل
۱۳۳	 ۱-۲-۱۷ بررسی تنش شوری با استفاده از فلورسانس کلروفیل
۱۳۳	 ۱-۲-۱۷ بررسی اثر بلندمدت شوری بر پارامترهای اولیه فلورسانس کلروفیل a
۱۳۹	 ۲-۱۸ اثر تنش شوری بر روی جوانه زنی
۱۴۲	 ۲-۱۹ تنوع ژنتیکی برای تحمل به شوری
۱۴۵	 ۲-۲۰ پروتئین‌های مقاومت به تنش شوری
۱۴۶	 ۲-۲۱ تأثیر تنش شوری بر الگوی بیان ژن کلروپلاست در گیاه قهوه
۱۴۷	 ۲-۲۲ سمیت سدیم و انتقال آن توسط آنتی پورترها
۱۵۲	 ۲-۲۳ تأثیر تنش شوری بر تغییرات پروتئین و بیان ژن در گیاهان هالوفیت
۱۵۳	 ۲-۲۴ اثر تنش شوری بر روی ترکیبات فنلی
۱۵۵	 ۲-۲۵ اثر تنش شوری بر اسانس و ترکیبات شیمیایی موجود در اسانس
۱۷۰	 ۲-۲۶ تأثیر تنش شوری بر روی آلکالوئیدها
۱۷۲	 فهرست منابع

فصل سوم : تنش عناصر سنگین

۲۰۱	 ۳-۱ مقدمه
۲۰۴	 ۳-۲ اثر فلزات سنگین سرب و مس بر فعالیت‌های رشدی، بیوشیمیایی و فیزیولوژیک
۲۲۲	 ۳-۳ اثر کادمیوم بر فعالیت دستگاه فتوسنتزی و مؤلفه‌های فلورسانس کلروفیل
۲۳۲	 ۳-۴ اثر آرسنیک بر خصوصیات فیزیولوژیک گیاهان دارویی
۲۳۴	 ۳-۵ اثر فلز سنگین نیکل بر فعالیت‌های رشدی، بیوشیمیایی، فیزیولوژیک و فیتوشیمیایی
۲۳۵	 ۳-۶ اثر سرب و مس و سایر فلزات سنگین بر متابولیت‌های ثانویه
۲۴۴	 ۳-۷ اثرات فلز سنگین بر جوانه زنی
۲۴۶	 ۳-۸ تأثیر سمیت فلزات سنگین بر گیاهان دارویی
۲۵۳	 ۳-۹ پالایش خاک‌های آلوده به فلزات سنگین به وسیله گیاهان دارویی
۲۶۰	 ۳-۱۰ اثر فلزات سمی بر فعالیت بیولوژیکی گیاهان دارویی
۲۶۴	 ۳-۱۱ اثر تیمار کادمیوم و آلومینیوم بر فعالیت ضد باکتریایی
۲۶۶	 فهرست منابع

فصل چهارم : تنش نوری

۲۹۱	 ۴-۱ مقدمه
۲۹۳	 ۴-۲ کیفیت نور
۲۹۴	 ۴-۳ مدت روشنایی
۲۹۵	 ۴-۴ اثر نور بر جوانه زنی
۲۹۶	 ۴-۵ نقش محرک‌های نوری در صفات مورفولوژی و فیزیولوژی
۳۱۲	 ۴-۶ اثر محرک‌های نوری بر سرعت فتوسنتز
۳۱۴	 ۴-۷ اثر محرک‌های نوری بر روی دمای برگ

۳۱۸	۴-۸ نقش محرک‌های نوری در فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی
۳۱۹	۴-۹ نقش محرک‌های نوری در تولید فلاوونوئیدها
۳۲۱	۴-۱۰ نقش محرک‌های نوری در تولید فنول کل
۳۲۴	۴-۱۱ نقش محرک‌های نوری در تولید اسانس و ترکیبات شیمیایی موجود در اسانس
۳۲۹	۴-۱۲ عملکرد ترکیبات شیمیایی انتخاب شده تحت تأثیر شدت تابش‌های نوری مختلف
	۴-۱۳ تأثیر شدت تابش نور بر آناتومی برگ و ارتباط آن با متابولیت‌های ثانویه تولید اسانس و ترکیبات شیمیایی
۳۳۲	موجود در اسانس گیاهان دارویی
۳۴۷	فهرست منابع
۳۶۱	فصل پنجم : تنش سرما
۳۶۳	۵-۱ مقدمه
۳۶۵	۵-۲ اثر تنش سرما بر صفات رشد
۳۶۶	۵-۳ اثر تنش سرما بر روی صفات رشدی گیاهچه‌های <i>Dracocephalum palmatum</i>
۳۶۷	۵-۴ ارزیابی خسارت تنش سرما بر گیاهان منتقل شده به لوله آزمایش گیاه سیاه دانه
۳۶۹	۵-۵ ارزیابی خسارت سرما بر برگ گیاهان در پایان دوره بازیافت گیاه سیاه دانه
۳۷۳	۵-۶ توان بازیافت گیاهان سیاه‌دانه: در بررسی صفات مرتبط در شرایط تنش سرما
۳۷۴	۵-۷ اثر تنش سرما بر روی جوانه‌زنی
۳۷۴	۵-۸ تیمار پیش سرمادهی مرطوب
۳۷۶	۵-۹ الگوی سالانه مقاومت به سرما در گیاهان زیتون
۳۷۷	۵-۱۰ اثر تنش سرما بر روی میزان کربوهیدرات محلول گیاه زیتون
۳۷۹	۵-۱۱ اثر تنش سرما بر روی فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی
۳۸۴	۵-۱۲ پاسخ فعالیت فتوسنتزی و فلورسانس کلروفیل به تنش سرما
۳۸۶	۵-۱۳ اثر تنش سرما بر روی رنگیزه‌های فتوسنتزی گیاهچه‌های <i>D. palmatum</i>
۳۸۸	۵-۱۴ اثر تنش سرما بر نشت یونی و میزان مالون دی‌آلدهید
۳۹۰	۵-۱۵ نشت الکترولیت‌ها در اکوتیپ‌های سیاه‌دانه
۳۹۲	۵-۱۶ اثر تنش سرما بر روی نشت الکترولیتی گیاهچه‌های <i>D. palmatum</i>
۳۹۳	۵-۱۷ تغییرات مالون دی‌آلدهید، آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و ظرفیت آنتی‌اکسیدانی
۳۹۶	۵-۱۸ اثر تنش سرما بر فعالیت آنتی‌اکسیدانی گیاه سرخارگل
۳۹۶	۵-۱۹ اثر تنش سرما بر میزان پروتئین
۳۹۷	۵-۲۰ اثر تنش سرما بر میزان فنل
۳۹۷	۵-۲۱ اثر تنش سرما بر پروفیل دیواره سلولی
۳۹۸	۵-۲۲ تغییرات پروفیل اسیدچرب گیاهچه‌های <i>D. palmatum</i> تحت تنش سرما
۳۹۹	۵-۲۳ تغییر ترکیبات شیمیایی موجود در اسانس تحت تنش سرما
۴۰۰	۵-۲۴ تغییرات ترکیبات فنلی گیاهچه‌های <i>D. palmatum</i> کشت شده تحت تنش سرما
۴۰۳	۵-۲۵ تغییرات کربوهیدرات‌های گیاهچه‌های <i>D. palmatum</i> تحت تنش سرما
۴۰۷	فهرست منابع

فهرست شکل‌ها

۳۴	شکل ۱-۱ اثر تنش خشکی بر پراکسیداسیون لیپیدی غشا
۴۰	شکل ۱-۲ مسیر بیوسنتز پرولین در گیاهان
۵۳	شکل ۱-۳ ارزیابی فتوشیمیایی، بررسی ترکیبات اسانس براساس آنالیز جی سی مس (GC-MS)
۶۳	شکل ۱-۴ بیوسنتز ترپنوئیدها در دو مسیر پلاستییدی و سیتوزولی
۶۴	شکل ۱-۵ مسیر بیوسنتزی تیمول
۶۷	شکل ۱-۶ مسیر بیوسنتز متیل چاویکول
۹۴	شکل ۲-۱ تغییرات محتوای برگی یون‌های سدیم و پتاسیم در ۷ سطح شوری
۹۶	شکل ۲-۲ تغییرات محتوای رطوبتی بافت‌های برگ و ساقه در سطوح مختلف شوری
۱۰۰	شکل ۲-۳ پاسخ دو مرحله‌ای گیاهان که در رسیدن غلظت نمک به سطح سمی
۱۰۲	شکل ۲-۴ تغییرات محتوای خاکستر تجمع یافته در بافت‌های برگ در سطوح مختلف شوری
۱۳۷	شکل ۲-۵ تغییرات پارامترهای Y(NPQ)، Y(II)، و Y(NO) در پاسخ به افزایش شوری خاک
۱۳۸	شکل ۲-۶ روند تغییرات پارامترهای فلورسانس حداقل (A)، فلورسانس حداکثر (B)
۱۴۴	شکل ۲-۷ تصویر ژل الکتروفورز گیاه گل گاوزبان ایرانی تحت تنش شوری
۱۵۰	شکل ۲-۸ سیستم‌های تبادل تحت کنترلی پروتونی در غشای پلاسمایی
۱۵۱	شکل ۲-۹ هموستازی سلولی استقرار یافته پس از اعمال تنش شوری
۱۵۲	شکل ۲-۱۰ مسیر سیگنالی فعال شدن کلسیم تحت تنش شوری
۱۶۷	شکل ۲-۱۱ پروفیل کروماتوگرافی مایع ترکیبات فنلی
۱۶۹	شکل ۲-۱۲ فعالیت آنتی اکسیدانی تحت تنش شوری و همبستگی
۲۰۳	شکل ۳-۱ اثرات فلزات سنگین روی گیاهان دارویی و محصولات خوراکی
۲۰۵	شکل ۳-۲ مکانیزم‌های اصلی تنش اکسیداتیو القا شده توسط فلزات سنگین مختلف
۲۱۸	شکل ۳-۳ روند تغییرات وزن تر (الف) و خشک (ب) ساقه، برگ و بوته گیاه دارویی
۲۲۹	شکل ۳-۴ روند تغییرات حداقل (F_0) (الف) و حداکثر (F_m)
۲۳۰	شکل ۳-۵ روند تغییرات سبزی‌نگی، کلروفیل a، کلروفیل b و کارتنوئید
۲۳۰	شکل ۳-۶ تغییرات مکمل کارایی کوانتومی فتوشیمیایی مؤثر سامانه نوری
۲۳۱	شکل ۳-۷ روند تغییرات حداقل (F_0) (a) و حداکثر (b) (F_m) فلورسانس
۲۳۲	شکل ۳-۸ تغییرات مکمل کارایی کوانتومی فتوشیمیایی مؤثر سامانه نوری
۳۰۴	شکل ۴-۱ ماده خشک گیاهان <i>Varronia curassavica</i> تحت شدت تابش‌های نوری
۳۰۵	شکل ۴-۲ ارتفاع بوته پس از دو هفته از اعمال تیمار سایه‌اندازی
۳۰۶	شکل ۴-۳ وزن تر گیاه بعد از دو هفته از اعمال تیمار سایه‌اندازی در اولین و سومین مراحل
۳۰۶	

- شکل ۴-۴ وزن تر برگ پس از دو هفته از اعمال تیمار سایه‌اندازی در اولین و سومین مراحل ۳۰۷
- شکل ۴-۵ وزن خشک بوته پس از دو هفته از اعمال تیمار سایه‌اندازی در اولین و سومین مراحل ۳۰۷
- شکل ۴-۶ وزن خشک برگ پس از دو هفته از اعمال تیمار سایه‌اندازی در اولین و سومین مراحل ۳۰۸
- شکل ۴-۷ تعداد برگ روی ساقه اصلی پس از دو هفته از اعمال تیمار سایه‌اندازی ۳۱۰
- شکل ۴-۸ میانگین کل سطح برگ پس از دو هفته از اعمال تیمار سایه‌اندازی ۳۱۰
- شکل ۴-۹ میانگین تعداد ساقه پس از دو هفته از اعمال تیمار سایه‌اندازی ۳۱۱
- شکل ۴-۱۰ میانگین سطح ویژه برگ پس از دو هفته از اعمال تیمار سایه‌اندازی ۳۱۳
- شکل ۴-۱۱ سرعت جذب دی‌اکسیدکربن (میکرومول بر مترمربع بر ثانیه) پس از ۳۱۴
- شکل ۴-۱۲ درجه حرارت برگ در دمای ۱۹/۴ درجه سانتی‌گراد ۳۱۵
- شکل ۴-۱۳ دمای برگ در دمای ۳۰/۳ درجه سانتی‌گراد ۳۱۶
- شکل ۴-۱۴ دمای برگ در دمای ۳۶ درجه سانتی‌گراد ۳۲۷
- شکل ۴-۱۵ مقدار کل ترکیبات فرار در نمونه‌های ۵ گرم برگ تازه پس از ۳۲۸
- شکل ۴-۱۶ محتوای نسبی ترکیبات فرار انتخاب شده پس از دو هفته ۳۲۹
- شکل ۴-۱۷ محتوای اسانس ترکیبات فرار انتخاب شده پس از دو هفته ۳۳۰
- شکل ۴-۱۸ محتوای ترکیبات فرار انتخاب شده پس از دو هفته ۳۳۱
- شکل ۴-۱۹ محتوای ترکیبات فرار انتخاب شده پس از دو هفته ۳۳۴
- شکل ۴-۲۰ برش عرضی و اپیدرم برگ گونه نعناع فلفلی در مرحله رویشی ۳۳۵
- شکل ۴-۲۱ اپیدرم برگ و کرک‌های گونه نعناع فلفلی ۳۳۷
- شکل ۴-۲۲ مقدار اسانس و عملکرد اسانس ۳۴۰
- شکل ۴-۲۳ تصویر گرفته شده از میکروسکوپ الکترونی ۳۴۱
- شکل ۴-۲۴ تراکم کرک در سطح برگ (A) گیاهان *Varronia curassavica* ۳۴۴
- شکل ۴-۲۵ تصویر گرفته شده بامیکروسکوپ الکترونی ۳۴۵
- شکل ۴-۲۶ محتوای اسانس (% و عملکرد (گرم در بوته) در برگ *Ocimum gratissimum* ۳۴۵
- شکل ۵-۱ اثر تنش سرما در سطح سلول‌های گیاهی ۳۴۸
- شکل ۵-۲ روند تغییرات روزانه‌ی درجه نکرز اکوتیپ‌های سیاه‌دانه پس از ۳۷۰
- شکل ۵-۳ روند تغییرات درصد خسارت برگ‌ها با کاهش دما در اکوتیپ‌های سیاه‌دانه ۳۷۲
- شکل ۵-۴ روند درصد بقا و درصد نشت الکترولیت‌ها در اکوتیپ‌های سیاه‌دانه ۳۷۸
- شکل ۵-۵ مسیر سیگنالی گیاه در مقابل شرایط تنش سرما ۳۸۰
- شکل ۵-۶ مکانیسم حفاظتی مختلف در سطوح مختلف تنش ۳۸۳
- شکل ۵-۷ الف : تغییرات کیفی پراکسیداز در نهال‌های یکساله ۳۹۲
- شکل ۵-۸ درصد نشت الکترولیت‌ها از اکوتیپ‌های سیاه‌دانه تحت تاثیر دماهای پایین ۳۹۸
- شکل ۵-۹ مکانیسم مقاومت دیواره سلولی در شرایط تنش سرما

فهرست جداول

۱۳۲	جدول ۱-۲ معادلات به کار برده شده در اندازه گیری متغیرهای فلورسانس
۱۴۵	جدول ۲-۲ پروتئین های شناسایی شده در گاوزبان ایرانی تحت تنش شوری
۲۲۳	جدول ۱-۳ معادلات به کار برده شده در اندازه گیری متغیرهای فلورسانس
۲۴۰	جدول ۲-۳ مثال هایی از تغییرات فیتوشیمیایی و بیوشیمیایی گیاهان دارویی در پاسخ به تنش فلزات سنگین
۲۴۲	جدول ۳-۳ مثال هایی از تغییرات فیتوشیمیایی و بیوشیمیایی گیاهان دارویی در پاسخ به تنش فلزات سنگین
۲۴۹	جدول ۴-۳ میانگین غلظت فلزات سنگین (میانگین و انحراف معیار) در گیاهان دارویی
۲۵۶	جدول ۵-۳ مثال هایی از گیاه بالایی گیاهان دارویی در پاسخ به تنش فلزات سنگین
۳۸۵	جدول ۱-۵ مولفه های بیوفیزیکی اندازه گیری شده در متغیرهای فلورسانس کلروفیل
۳۹۴	جدول ۲-۵ محتوای مالون دی آلدئید (MDA)، سوپراکسید دیسموتاز (SOD) و
۴۰۵	جدول ۳-۵ عملکرد پلی ساکارید خام محلول در آب

کشور ایران دارای تنوع اکولوژیکی و اقلیمی بسیار گسترده و غنی از گونه‌های گیاهی است. با توجه به این تنوع اقلیمی گسترده، ذخایر ژنتیکی و تنوع گونه ای از ویژگی‌های بارز این سرزمین می‌باشد، تنوع آب و هوایی و شرایط اکولوژیکی مختلف، باعث تنوع و غنای گیاهان دارویی در سراسر ایران شده است. لزوم تحقیقات همه جانبه و بهره برداری صحیح از این گیاهان، به ویژه در زمانی که استفاده از آنها در صنایع دارویی، آرایشی-بهداشتی و غذایی شتاب گرفته است، بسیار ضروری می‌باشد. در حال حاضر ایران با متوسط نزولات سالانه ۲۵۰ میلی متر در زمره مناطق خشک جهان قرار دارد. از طرفی برخی مناطق ایران به سمت خشک تر شدن پیش می‌روند و بایستی در نوع محصولات و الگوی کشت این مناطق تجدید نظر صورت گیرد. وجود برخی از اقلیم‌های تنش زا سبب کاهش عملکرد و در برخی موارد باعث محدودیت تولید گیاهان دارویی می‌گردد. اصولاً باید در مسیری حرکت نمود که برخی گیاهان با نیاز آبی بالا با گیاهان با نیاز آبی پایین و کم توقع، جایگزین گردند. انتخاب و توسعه‌ی کشت گیاهان سازگار به این شرایط از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است، از طرفی برنامه‌ریزی جامع برای گیاهان دارویی می‌تواند علاوه بر دستیابی به مدیریت توسعه‌ی پایدار در این بخش به خصوص در ابعاد کلان توسعه اقتصادی-زیست محیطی، بهداشتی (خودکفایی دارویی)، اشتغال، امنیت غذایی و ذخایر ژنتیکی در عرصه ملی و جهانی به عنوان يك منبع درآمد ارزی برای کشور محسوب می‌گردد.

بالا بودن مقدار تبخیر و تعرق، محدودیت منابع آبی و سایر عوامل تاثیرگذار موجب توجه بیشتر به پژوهش‌های مربوط به اثرات تنش خشکی و انتخاب روش‌های اصلاحی مناسب برای تولید ارقام متحمل به تنش‌های محیطی به ویژه تنش خشکی شده است. الگوی تنش خشکی در مناطق مدیترانه‌ای شامل شمال آفریقا، غرب آسیا، استرالایای جنوبی و آفریقای جنوبی، از نوع انتهایی یا تنش بعد از گلدهی می‌باشد، که تأثیر بسزایی روی عملکرد محصول و میزان متابولیت‌های ثانویه می‌گذارد. شایان ذکر است، با توجه به این که امروزه نقش دفاعی متابولیت‌های ثانویه در گیاهان دارویی برای همه تقریباً پذیرفته شده است، اما هنوز بررسی ساز و کار تأثیر استرس‌های محیطی بر تولید این موارد تصویر پیچیده و پر ابهامی

پیش روی ما می‌گذارد. شواهد زیادی نشان می‌دهد که تحت شرایط تنش تولید برخی از این ترکیب‌ها تا چندین برابر افزایش می‌یابد، اما دلایل زیادی نیز وجود دارد که این تأثیر همیشگی نیست. در موارد زیادی نیز کاهش میزان متابولیت‌های ثانویه در شرایط تنش دیده می‌شود.

علی‌رغم اینکه در رابطه با اثر تنش‌های محیطی بر محصولات زراعی تحقیقات وسیعی انجام گرفته است، اما عکس‌العمل گیاهان دارویی تحت شرایط تنش به میزان بسیار کمتری مورد مطالعه و توجه قرار گرفته است، به نظر می‌رسد که گیاهان دارویی واکنش‌های متفاوتی نسبت به تنش‌های محیطی در عملکرد و مواد موثر تولیدی داشته باشند، به عنوان مثال کمبود رطوبت گیاه را وادار به واکنش‌های مختلف مورفولوژیکی مانند کاهش سطح برگ، خزان زودرس، کاهش اندام هوایی، افزایش رشد ریشه، کاهش سرعت رشد، تجمع ترکیبات آنتی‌اکسیدانت و مواد محلول و فعالیت ژن‌های خاص تنش می‌کند، همچنین حاکی از آنست که الگوی بیان ژن‌های گیاهان در واکنش به تنش کم آبی در مقایسه با شرایط عادی که گیاه در وضعیت مناسب آبی به سر می‌برد، متفاوت است.

هدف از نگارش این کتاب، تدوین مطالب و مباحث مربوط به فیزیولوژی و مکانیسم‌های تحمل به تنش‌های محیطی در گیاهان دارویی می‌باشد. اگرچه در این کتاب مسائل مختلف مربوط به تنش‌های محیطی به طور کامل بررسی نشده است، اما سعی اصلی بر آن بوده است که از مطالب و نتایج تحقیقات پژوهشگران دنیا و ایران در مورد مباحث مربوط به اثر تنش‌های محیطی در گیاهان دارویی مطالب خلاصه‌ای ذکر گردد.

چنانچه استادان، پژوهشگران و کارشناسان محترم فیزیولوژی گیاهی و گیاهان دارویی و رشته‌های مرتبط، با اشکالات علمی و نگارشی رو به رو شدند، از این بزرگواران، صمیمانه تقاضا می‌گردد، نظرات و پیشنهادات و انتقادات خود را به نشانی مولفان به منظور رفع در چاپ‌های بعدی ارسال نمایند.

در پایان لازم می‌دانیم از ویراستار علمی جناب آقای دکتر محمد رضا مرشدلو عضو هیات علمی دانشگاه مراغه، ویراستار ادبی سرکار خانم مهندس سمیه روحانی نژاد، داور علمی جناب آقای

دکتر داوود حبیبی عضو هیات علمی دانشگاه آزاد اسلامی کرج، استاد گرانقدر جناب آقای دکتر مسعود هاشمی در دانشگاه ماساچوست آمریکا به پاس راهنمایی‌های ارزشمند، دلسوزانه و کمک‌های بی‌دریغشان و از جناب آقای دکتر ابراهیم شریفی عاشورآبادی در موسسه تحقیقات جنگل‌ها و مراتع کشور جهت راهنمایی‌های علمی ارزشمندشان کمال تشکر داریم.

زهره امامی بیستگانی و عبدالمهدی بخشنده

تابستان ۹۹

فصل اول :

تنش خشکی

رشد سریع جمعیت جهان، فشار قابل توجهی به منابع طبیعی وارد آورده است. میانگین سرعت رشد جمعیت جهان ۱/۶ درصد در سال و در برخی کشورهای در حال توسعه تا ۳ درصد هم می‌رسد، این در حالی است که منابع طبیعی موجود مانند اراضی و آب در اثر افزایش رشد صنعت، شهرسازی، تخریب، فرسایش و آلودگی، از لحاظ کمی و کیفی در حال کاهش است. در کشورهای در حال توسعه مهم‌ترین چالش کشاورزی، تأمین نیاز غذایی جمعیت رو به رشد است، که مصرف سرانه رو به افزایش نیز دارد. باید توجه داشت که افزایش تولید در کشاورزی، محدودیت منابع آب و اراضی را به دنبال خواهد داشت، به طوری که گسترش سریع شهرسازی نیز بر این محدودیت می‌افزاید. متخصصان علوم کشاورزی و زیست محیطی بر این باورند که بهره‌برداری متعادل و پایدار از این منابع تنها با در نظر گرفتن جنبه‌های مختلف بوم‌شناسی، زیست محیطی، اقتصادی و اجتماعی در برنامه‌ریزی‌های کشاورزی میسر می‌گردد (سازمان خوار و بار جهانی^۱، ۲۰۱۸).

توانایی رشد در شرایط دشوار محیطی به ویژه کم آبی از جمله مهم‌ترین خصوصیات بسیاری از گیاهان دارویی و معطر می‌باشد، که آن‌ها را به گیاهانی مناسب برای بوم‌نظام مناطق خشک تبدیل کرده است (ملک پور و همکاران، ۱۳۹۴، مرشدلو و همکاران، ۱۳۹۵). استفاده از گیاهان دارویی به منظور استخراج عصاره‌های آن‌ها برای تولید دارو و جایگزین کردن آن‌ها به جای داروهای شیمیایی برای حفظ سلامتی انسان‌ها از مهمترین نیازهای تمدن امروزی می‌باشد (پاندی و پاترا^۲، ۲۰۱۵). بنابراین با توجه به اهمیت گیاهان دارویی در تأمین سلامت جوامع بشری و پتانسیل بالای اقتصادی این گیاهان، لازم است برنامه مدون و جامعی در شرایط تنش کم آبی تدوین شود (مرادی و همکاران، ۲۰۱۶).

با توجه به این که امروزه نقش دفاعی متابولیت‌های ثانویه^۳ برای همه تقریباً پذیرفته شده است، اما هنوز بررسی ساز و کار تأثیر استرس‌های محیطی بر تولید این موارد تصویر پیچیده

1 . Food and Agriculture Organization (FAO)

2 . Pandey & Patra

3 . Secondary metabolites

و پراپهای پیش روی ما می‌گذارد. شواهد زیادی نشان می‌دهد که تحت شرایط تنش تولید برخی از این ترکیب‌ها تا چندین برابر افزایش می‌یابد، اما دلایل زیادی نیز وجود دارد که این تأثیر همیشگی نیست. در موارد زیادی نیز کاهش میزان متابولیت‌های ثانویه در شرایط تنش دیده می‌شود (امامی بیستگانی و همکاران، ۲۰۱۷b).

کامبود هر منبعی که رشد را بیش از فتوسنتز^۱ محدود کند، تولید متابولیت‌های ثانویه را می‌تواند افزایش دهد (مرشدلو و همکاران، ۱۳۹۵). از طرفی تأثیر تنش خشکی^۲ بر تولید متابولیت‌های ثانویه یکسان نیست، بنابراین کیفیت مواد مؤثره نیز تحت تنش قرار می‌گیرد و به علاوه تأثیر تنش بر بیوماس کل نیز عموماً منفی است (امامی بیستگانی، ۲۰۱۷a). عواملی هم چون زمان وقوع و مدت زمان دوام تنش، فراوانی وقوع خشکی، خصوصیات ذاتی خاک، تغییرات و نوسان‌های بارندگی بر مقاومت به خشکی گیاه اثر دارند و این نشانگر واکنش متفاوت ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی از سالی به سال دیگر است (مرشدلو و همکاران، ۲۰۱۷b).

۲-۱ گیاهان و تنش خشکی

از زمان ایجاد گونه‌های خشکی‌زی در روی کره زمین که مدت زمانی در حدود ۴۰۰ میلیون سال پیش بوده است، گیاهان همواره با تنش رطوبتی مواجه بوده و هستند. هنگامی که خشکی روی می‌دهد، گیاهان عالی مجبورند آن را تحمل نموده یا چرخه زندگی خود را جهت دوری جستن از آن تنظیم کنند، لذا در تکامل گیاهان خشکی‌زی، نیاز آن‌ها به جستجو، جذب، انتقال و نگهداری آب به عنوان یک نیروی عمده‌ی محرك عمل کرده است. خشکی و شوری بالا دو عامل محیطی تعیین کننده رشد و تولیدمثل گیاهان می‌باشند. بیابان‌زایی و شور شدن اراضی در مقیاس جهانی به سرعت در حال افزایش است. اغلب تغییرات آب و هوایی، افزایش جهانی در سطح نواحی خشک را نوید می‌دهند و در حال حاضر بیش از ۱۰ درصد زمین‌های زراعی را تحت تأثیر قرار داده و باعث کاهش تولید محصول به بیش از ۵۰ درصد

1. Photosynthesis

2. Drought stress

گردیده است (وانگ^۱ و همکاران، ۲۰۱۸، حبیبی و داوودی فرد، ۲۰۱۲ و صادقی و حبیبی، ۲۰۱۶). مقدار آب قابل استفاده برای ریشه گیاهان و مقدار بخار آب موجود در هوا از مهم ترین عوامل اکولوژیک هستند که در پراکنش گونه های مختلف گیاهان عالی در سطح کره زمین دخالت دارند (جیانگو^۲ و همکاران، ۲۰۱۸).

به طور کلی مهم ترین منبع تغییر پذیر در تولید ماده خشک و عملکرد گیاهان زراعی وجود آب می باشد. میزان کارایی مصرف آب^۳ به طور غیر مستقیم تحت تأثیر مصرف نیتروژن از طریق تأثیر بر رشد و توسعه کانوپی گیاه قرار می گیرد (خلیل^۴ و همکاران، ۲۰۱۸). آب یکی از مهم ترین عوامل محیطی است که تأثیر عمده ای بر رشد، نمو و مواد مؤثره گیاهان دارویی دارد (ژو^۵ و همکاران، ۲۰۱۸). برخی محققان در تحقیقات خود نشان دادند که تنش های محیطی باعث افزایش سطوح متابولیت های ثانویه در گیاهان دارویی می شوند (جورج^۶ و همکاران، ۲۰۱۷).

به طور کلی، گیاهان در مقابل تنش ها یکی از سه مکانیزم فرار از تنش^۷، اجتناب از تنش^۸ و یا تحمل به تنش^۹ را اتخاذ می کنند. ممکن است در هر يك از مراحل رشد گیاه، یکی از مکانیزم های فوق مورد استفاده قرار گیرد (بخشنده، ۱۳۹۱). به طور مثال، زیره سبز^{۱۰} به سبب فصل رشد کوتاهی که دارد (آذر تا اوایل خرداد)، شرایط رویشی خود را طوری تنظیم می کند که شرایط تنش زای پایان فصل گرم (گرم و خشکی) را با کمترین آسیب سپری کند (آذر شریف، ۱۳۹۴).

۱-۳ اثرات تنش خشکی در سطح سلولی

تقریباً کلیه واکنش های گیاهی به طور مستقیم تحت تأثیر وجود آب قرار می گیرند. تنش

1. Wang
2. Jianguo
3. Water use efficiency
4. Khalil
5. Zhua
6. George
7. Stress escaper
8. Stress avoidance
9. Stress tolerance
10. *Cuminum cyminum*

خشکی منجر به خروج آب از سیتوپلاسم^۱ به سمت فضای بیرون سلول و به دنبال آن تغییراتی در سطح سلول در گیاه اتفاق می‌افتد.

از جمله تغییرات شامل تغییر حجم سیتوپلاسمی و واکوئل^۲ سلول، از دست رفتن فشار تورژسانس سلول^۳، تغییر سیالیت غشاها، تغییر ترکیب غشاها و تغییرات اسمزی سلول می‌باشد. این تغییرات باعث می‌شود، ویسکوزیته محتویات سلول بیشتر شده و بنابراین احتمال برهم‌کنش پروتئین-پروتئین، پروتئین-لیپید افزایش یافته و منجر به تجمع و غیرطبیعی شدن پروتئین‌ها می‌گردد. با این تغییرات غشاهای سلولی^۴ متخلخل و پروتئین‌های سلول نیز جابجا می‌شوند. این تغییرات باعث تخریب ساختار کلی غشا، خاصیت انتخابی غشا^۵ و در نهایت از بین رفتن سلول می‌گردد (وانگ و همکاران، ۲۰۱۸). تغییراتی که در ساختار غشای سلول در اثر تغییر چربی‌ها و تغییرات دیگر ایجاد می‌شود، سبب افزایش نفوذپذیری غشا نسبت به یون‌ها و ماکرومولکول‌ها می‌گردد. در شرایط تنش، محتویات بیشتری از سلول‌ها در اثر تخریب غشا به بیرون تراوش می‌کنند (امامی بیستگانی، ۲۰۱۷a).

تنش خشکی باعث القای کمبود آب در گیاه، تغییر در وضعیت تغذیه‌ای گیاه، تغییر pH شیره‌ی آوند چوبی^۶، اختلال در فعالیت فارنسیل ترانسفراز^۷، هدایت هیدرولیکی آوند چوبی و کاهش اختلاف فشار بخار بین برگ و هوا شده و بر اثر این تغییرات، روزنه‌های برگ بسته می‌شوند (جیانگو و همکاران، ۲۰۱۸). بر اثر این فرایند قابلیت دسترسی دی‌اکسیدکربن برای فتوسنتز کاهش می‌یابد، لذا در چنین شرایطی ضمن کاهش فعالیت فتوسیستم II در اثر تابش نور سرعت تولید پتانسیل ردوکس (احیایی)^۸ بالاتر از اکسیداسیون آن از طریق احیای دی‌اکسیدکربن و ضمن انتقال الکترون فتوسنتزی به اکسیژن باعث تولید مقادیر بالای

1. Cytoplasm

2. Vacuole

3. Cell turgescence

4. Cell membrane

5. Selective permeability

6. Xylem

7. Farnesyl transferase

8. Redox potential

گونه‌های فعال اکسیژن^۱ مانند آنیون سوپر اکسید^۲، هیدروکسیل^۳، پراکسید هیدروژن^۴، اکسیژن تکی^۵ و رادیکال‌های آلکوکسی^۶ به ویژه در کلروپلاست‌ها می‌گردد. البته این ROS ها با قرار گرفتن در معرض تنش‌هایی مانند درجه حرارت بالا، شدت نور بالا، شوری، تنش بی‌هوازی، حشره‌کش پاراکوات^۷ و پاتوژن‌ها^۸ نیز تولید می‌شوند (فویر و نکتار^۹، ۲۰۰۵). (ROS) ها می‌توانند به غشاها، پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک حمله کرده و باعث پراکسیداسیون و استریفیکاسیون چربی‌های غشا، تجزیه کلروفیل‌ها، اکسیداسیون اسیدهای آمینه و پروتئین‌ها و در نتیجه غیرطبیعی شدن پروتئین‌ها و یا جهش در DNA گردند (یانگ^{۱۰} و همکاران، ۲۰۰۹).

۴-۱ تأثیر تنش خشکی بر صفات رشدی

با بررسی‌های انجام یافته روی تأثیر تنش خشکی بر مراحل مختلف چرخه زندگی و رشد رویشی و زایشی گیاهان مشاهده شده که برخی گونه‌های گیاهی در پاسخ به تنش خشکی، نسبت جذب آب را از طریق رشد ریشه و افزایش نسبت ریشه به ساقه افزایش می‌دهند و لذا آب قابل دسترس خاک را در اختیار گیاه قرار می‌دهند. از آنجایی که مقادیر آبیاری بر رشد سلول‌ها و اندام‌ها مؤثر است، بنابراین یکی از اولین نشانه‌های خشکی، کاهش گسترش سلولی و توسعه سلولی به‌ویژه در ساقه و برگ‌هاست و گاه دیواره‌های سلولی ریشه کمتر به تنش حساسیت نشان می‌دهند، در حالی که رشد ساقه کاملاً متوقف شده است و رشد در برگ‌ها نیز کاهش یافته است (ژانگ^{۱۱} و همکاران، ۲۰۱۸).

یکی از اولین نشانه‌های کمبود آب، کاهش تورژسانس و در نتیجه رشد و توسعه‌ی سلول

1. Reactive oxygen species (ROS)

2. Superoxide anion (O_2^-)

3. Hydroxyl (HO^-)

4. Hydrogen peroxide (H_2O_2)

5. Singlet oxygen (O_2^{1-})

6. Alkoxy radicals (RO)

7. Paraquat

8. Pathogens

9. Foyer & Noctor

10. Yang

11. Zhang

به ویژه در ساقه و برگ‌ها است. با کاهش رشد سلول، اندازه اندام محدود می‌شود و به همین دلیل است که اولین اثر محسوس کم آبی بر روی گیاهان را می‌توان از اندازه کوچک‌تر برگ‌ها یا ارتفاع گیاهان تشخیص داد. به علاوه در شرایط کم آبی جذب مواد و عناصر غذایی نیز کاهش یافته و بنابراین رشد و توسعه‌ی برگ‌ها محدود می‌گردد. به دنبال کاهش سطح برگ، جذب نور نیز کم شده و ظرفیت کل فتوسنتزی گیاه کاهش می‌یابد و بدیهی است که با محدود شدن فرآورده‌های فتوسنتزی در شرایط کمبود آب، رشد گیاه و در نهایت عملکرد آن دچار نقصان می‌شود (هلاواکیا^۱ و همکاران، ۲۰۱۸).

کاهش رشد سلول‌ها در اثر کم آبی، در درجه‌ی اول باعث کاهش رشد برگ می‌گردد. به علاوه در شرایط کم آبی جذب مواد و عناصر غذایی نیز کاهش یافته و بنابراین رشد و توسعه‌ی برگ‌ها محدود می‌شود. با کاهش سطح برگ، گیاه آب کمتری را از طریق تعرق^۲ از دست می‌دهد، بنابراین محدود شدن سطح برگ را می‌توان به عنوان اولین ساز و کار دفاعی گیاه در برابر خشکی در نظر گرفت (هوآنگ^۳، ۲۰۱۸، جائو^۴، ۲۰۱۸).

حسن و همکاران^۵، (۲۰۱۱) در تحقیقات خود در خصوص تنش خشکی، چنین ایراد نمودند که کاهش بیوماس در شرایط تنش کم آبی می‌تواند ناشی از کاهش سطح برگ و کاهش نرخ فتوسنتزی به دلیل محدودیت‌های بیوشیمیایی ناشی از کمبود آب از قبیل کاهش رنگیزه‌های فتوسنتزی به خصوص کلروفیل‌ها باشد. در همین رابطه ژانگ و همکاران (۲۰۱۸) کاهش معنی‌دار کلروفیل را در شرایط کمبود آب گزارش کردند. تجمع ماده خشک که در حقیقت تبدیل نور به زیست توده طی عمل فتوسنتز است، تابعی از شاخص سطح سبز برگ و جذب فعال نور فتوسنتزی می‌باشد، بنابراین افزایش تجمع ماده خشک در شرایط بهینه رطوبتی به دلیل افزایش سطح سبز برگ، افزایش جذب نور فعال فتوسنتزی و افزایش سرعت رشد محصول و سرعت رشد نسبی نسبت به شرایط محدودیت رطوبتی می‌باشد. به همین دلیل حصول حداکثر تجمع ماده خشک در شرایط بهینه رطوبتی قابل توجیه و تفسیر است (موسوی و

1. Hlavacova
2. Transpiration
3. Huang
4. Gao
5. Hasan

همکاران، ۱۳۹۱).

وانگ و همکاران (۲۰۱۸) اظهار داشتند که کاهش بازده مصرف آب در شرایط تنش رطوبتی ناشی از کاهش بیشتر فتوسنتز در مقایسه با تنفس گیاه می باشد. این محققان دلیل این امر را به ایجاد خسارت به مزوفیل برگ^۱ در اثر تنش رطوبتی نسبت دادند. همچنین می توان گفت که افزایش مقاومت مزوفیلی^۲ و روزنه ای^۳ در شرایط تنش شدید آبی باعث کاهش ورود دی اکسید کربن به درون گیاه شده و تحت تأثیر این حالت فتوسنتز خالص گیاه کاهش می یابد، بنابراین بیوماس گیاه در اثر تنش آبی کاهش می یابد.

لباسچی و شریفی عاشورآبادی (۱۳۸۳) ضمن بررسی سطوح مختلف تنش خشکی بر گیاهان اسفرزه^۴، بومادران^۵، مریم گلی^۶، همیشه بهار^۷ و بابونه^۸ گزارش کردند که با تشدید تنش خشکی، وزن اندام های هوایی و ارتفاع بوته در گیاهان مورد مطالعه کاهش یافت. اکبری نیا و همکاران (۱۳۸۴) اثر دور آبیاری را بر گیاه سیاه دانه^۹ بررسی کرده و مشاهده نمودند که با طولانی شدن دور آبیاری عملکرد دانه، عملکرد بوته و ارتفاع بوته کاهش یافت. نتایج تحقیق حسنی (۱۳۸۵) نشان داد که تنش آبی بر مؤلفه های رشدی و میزان عملکرد گیاه بادرشبی^{۱۰} اثر داشته است، به طوری که با کاهش میزان رطوبت خاک، ارتفاع بوته، قطر ساقه و عملکرد گیاه کاهش یافته است. تأثیر تنش آبی در کاهش رشد و عملکرد، توسط لتچامو^{۱۱} و همکاران (۱۹۹۴) در آویشن باغی^{۱۲}، میسرا و سربو استاوا^{۱۳} (۲۰۰۰) در نعناع ژاپنی^{۱۴} گزارش گردیده است.

1. Leaf mesophyll
2. Mesophyll resistance
3. Stomatal resistance
4. *Plantago psyllium*
5. *Achillea millefolium*
6. *Salvia officinalis*
7. *Calendula officinalis*
8. *Matricaria chamomilla*
9. *Nigella sativa*
10. *Dracocephalum moldavica*
11. Letchamo
12. *Thymus vulgaris*
13. Misra & Srivastava
14. Japanese mint

حسنى و امیديگى (۱۳۸۱) در ريحان^۱ نیز کاهش ميزان شاخه‌دهى را تحت شرايط تنش رطوبتى خاك گزارش کرده‌اند. شاخه‌دهى زياد تحت شرايط خشكى يك صفت نامطلوب به حساب مى‌آيد، زيرا باعث مصرف بيهوده رطوبت خاك و اتلاف آن مى‌گردد. امامى بيستگاني و همكاران (۱۳۹۵) محدود شدن شاخه‌دهى را تحت شرايط تنش خشكى در گياه آويشن دنايى^۲ به عنوان يك مكانيسم سازگارى در نظر گرفتند كه به‌وسيله آن گياه تلاش مى‌كند تا آب را براى مراحل بحراني‌تر نمو نظير مرحله‌ى گلدهى حفظ نمايد.

در تحقيقاتى كه اسكندرى (۱۳۹۲) بر روى مرزه بختياري^۳ انجام داد دريافت كه تنش خشكى باعث کاهش معنى‌دار پارامترهاى رشد شامل طول ريشه، وزن تر و خشك ريشه، قطر ساقه، تعداد شاخه فرعى، ارتفاع گياه و نهايتاً وزن تر و خشك اندام هوايى مرزه گرديد. در ارتباط با اثر تنش خشكى بر گياهان دارويى گزارش شده كه در ريحان، تنش خشكى باعث کاهش معنى‌دار وزن تر و خشك ريشه‌چه و ساقه‌چه مى‌شود، اگرچه كل رشد گياه در خلال تنش آبى کاهش مى‌بايد، اما ريشه در مقايسه با رشد اندام‌هاى هوايى در اين شرايط از وضعيت مطلوب‌ترى برخوردار است (حسنى، ۱۳۸۴). توسعه ريشه‌هاى گياه علاوه بر اينكه يك صفت ژنتيكي مى‌باشد، به وضعيت محيطى كه گياه در آن رشد مى‌كند نيز وابسته است (مرشدلو و همكاران، ۲۰۱۷a).

به طور كلى، تنش خشكى باعث کاهش وزن خشك ريشه و ساقه مى‌گردد. کاهش وزن ريشه و ساقه را مى‌توان به کاهش فتوسنتز نسبت داد. کاهش فتوسنتز در شرايط تنش خشكى به علت بسته شدن روزنه‌ها و يا کاهش سطح برگ‌ها رخ مى‌دهد. از آنجايى كه ميزان بهينه سطح برگ براى فتوسنتز و توليد ماده خشك لازم است و تنش خشكى نيز باعث کاهش رشد برگ‌ها و در نتيجه کاهش سطح برگ‌ها در گياه مى‌گردد، بنابراين در شرايط تنش خشكى فتوسنتز و توليد ماده خشك در گياهان کاهش يابد (بحرينى‌نژاد و همكاران، ۲۰۱۳ و مرشدلو و همكاران، ۱۳۹۵). همچنين کاهش وزن خشك گياه را مى‌توان به کاهش تثبيت كربن نسبت داد. در شرايط تنش خشكى به علت صدمات متابوليكي و تغيير سطح متابوليت‌هاى مربوطه،

1. *Ocimum basilicum*

2. *Thymus daenensis*

3. *Satureja bachtiarica* Bunge.

تثبیت دی اکسیدکربن کاهش می یابد. کاهش پارامترهای رشد ساقه، همانند وزن خشک ساقه، سطح برگ ها و تعداد برگ ها به عنوان یک مکانیسم سازگاری برای کاهش اتلاف آب از برگ ها در شرایط تنش خشکی در نظر گرفته می شود. در تحقیقاتی که روی رشد ریشه و ساقه در شرایط تنش خشکی انجام شده به علت آنکه کاهش پارامترهای رشد ساقه در این مقایسه با پارامترهای رشد ریشه بیشتر بوده است به همین دلیل نسبت ریشه به ساقه در این مطالعات افزایش نشان داده است. در مطالعات دیگر عنوان شده که بارگیری بیشتر مواد سنتز شده در شرایط تنش خشکی به سمت ریشه ها باعث افزایش نسبت ریشه به ساقه در گیاهان می گردد. برخی ویژگی های ریشه مانند سیستم ریشه ای بلندتر و وزن خشک ریشه بیشتر می تواند به عنوان یک معیار برای انتخاب گونه های متحمل به خشکی در نظر گرفته شود. نتایج مشابهی در ارتباط پاسخ گونه های مختلف آویشن و گونه های مختلف گیاهان دارویی از جمله آویشن شیرازی^۱، آویشن باغی، کاکوتی کوهی^۲ و کلیپوره^۳ به تنش خشکی توسط کوچکی و همکاران (۲۰۰۸) انجام گرفته است.

در پژوهشی که عیسوند و همکاران (۱۳۹۲) بر روی مرزه خوزستانی^۴ انجام دادند، به این نتیجه رسیدند که تنش خشکی، کلیه صفات مرتبط با جوانه زنی و رشد اولیه گیاهچه به استثنای صفت تعداد ریشه های فرعی را کاهش داد. کاهش این صفات عمدتاً به واسطه ناکافی بودن پتانسیل آب در داخل بذر و گیاهچه ممکن است رخ دهد. در شرایط تنش خشکی به دلیل منفی بودن پتانسیل آب، بذر نمی تواند به اندازه شرایط بدون تنش و به میزان کافی آب جذب کند، بنابراین پتانسیل آب داخل بذر و گیاهچه کاهش می یابد. این موضوع از دو طریق صفات مرتبط با جوانه زنی و رشد گیاهچه را کاهش می دهد، یکی اثر مستقیم کمبود آب، که سبب کند شدن فعالیت های متابولیکی درگیر در فرایندهای جوانه زنی می گردد (که همگی برای انجام، به محیطی آب گونه نیازمند می شوند) و دیگری اثر غیرمستقیم آب، که همان ایجاد تورگر^۵ لازم برای رشد سلول های گیاهی است. اصولاً برای رشد سلول گیاهی

1. *Zataria multiflora*

2. *Ziziphora clinopodioides*

3. *Teucrium polium*

4. *Satureja khuzistanica* Jamzad.

5. Turger

آستانه مشخصی از تورگر لازم است که البته در سلول‌های ریشه و ساقه این آستانه با هم تفاوت دارد (تایز و زایگر^۱، ۲۰۰۶)

با افزایش تنش خشکی تا ۴- بار انشعابات ریشه در گیاه مرزه خوزستانی افزایش و سپس با شدت یافتن تنش (تا ۸- بار)، کاهش یافت (عیسوند و همکاران، ۱۳۹۲). نتایج تحقیق فؤادالدینی و همکاران (۱۳۹۴) نشان داد که کم آبیاری به شدت باعث کاهش ارتفاع، تعداد برگ و تعداد شاخه جانبی در کاسنی^۲ گردید. دلیل کاهش ارتفاع بوته در تیمار تنش، کاهش فشار تورژسانس سلول‌های در حال رشد و اثر بر طول سلول‌هاست. کاهش تعداد برگ تحت شرایط تنش نیز، احتمالاً یکی از مکانیزم‌های مقاومت به تنش یا حفظ آب می‌باشد. همچنین وقتی گیاه با خشکی مواجه شود از شاخ و برگ خود که منابع اصلی تبخیر و تعرق در گیاه هستند، می‌کاهد.

سریوالی^۳ و همکاران (۲۰۰۰) بیان کردند که تنش خشکی موجب افزایش عملکرد ریشه و کاهش عملکرد برگ گیاه دارویی *Petriwinkle medicina L.* شد. بتایب^۴ و همکاران (۲۰۰۹) اثر تنش خشکی بر گیاه مریم‌گلی را بررسی و گزارش کردند که تنش خشکی بر ارتفاع گیاه، طول و عرض برگ اثر معنی‌دار کاهشی داشت.

۱-۵ اثر تنش خشکی بر مقدار کلروفیل در گیاهان

میزان کلروفیل^۵ در گیاهان زنده یکی از فاکتورهای مهم حفظ ظرفیت فتوسنتزی است (جیانگ و هوآنگ^۶، ۲۰۰۱). در بررسی که عباس‌زاده و همکاران (۱۳۸۶) بر روی گیاه بادرنجبویه^۷ انجام دادند، دریافتند که در اثر تنش خشکی، میزان کلروفیل a به شدت کاهش یافت و کلروفیل b تا حدودی افزایش پیدا کرد. به نظر می‌رسد که کاهش میزان کلروفیل

1. Taiz & Zeiger

2. *Cichorium intybus*

3. Sreevalli

4. Bettaieb

5. Chlorophyll

6. Jiang & Huang

7. *Melissa officinalis*

در اثر تنش خشکی، به علت افزایش تولید رادیکال‌های اکسیژن باشد، که این رادیکال‌های آزاد باعث پراکسیداسیون (ژانگ و همکاران، ۲۰۱۸) و در نتیجه تجزیه این رنگیزه می‌گردد (اسچاتز و فانگمیر^۱، ۲۰۰۱).

تحقیقات مختلف حاکی از آن است که به‌طور عمومی با افزایش غلظت خشکی، در محیط کشت میزان کلروفیل کاهش می‌یابد. ملک‌پور و همکاران (۱۳۹۴) دریافتند که گیاه دارویی ریحان در پاسخ به تنش خشکی مقدار کلروفیل خود را کاهش داد. به نظر می‌رسد این کاهش به علت کاهش در میزان منیزیم برگ می‌باشد، که تحت تنش خشکی ایجاد شده است. گزارشات دیگر حاکی از این است که گیاه آویشن تحت شرایط تنش آبی مقادیر کلروفیل a و b را در گیاه آویشن نسبت به گیاهان کنترل شده به میزان ۳۳ درصد کاهش داد. در گیاه آویشن دناپی، کوهی و باغی نیز اثبات شده است که تنش خشکی رشد و مقدار کلروفیل را کاهش می‌دهد (امامی بیستگانی و همکاران، ۲۰۱۷a، بحرینی نژاد و همکاران، ۲۰۱۳).

در بررسی اثر تنش خشکی بر میزان کلروفیل آویشن باغی، دناپی و ریحان نشان داده شد که با افزایش تنش خشکی، میزان کلروفیل کل برگ کاهش یافت (بحرینی نژاد و همکاران، ۲۰۱۳، علوی سامانی و همکاران، ۲۰۱۳ و ملک‌پور و همکاران، ۱۳۹۴). این موضوع سبب کاهش کارایی برگ‌ها در انجام فتوسنتز می‌شود و کاهش ماده خشک و رشد را به دنبال دارد. برخی از محققین عقیده دارند که کاهش غلظت کلروفیل در اثر افزایش تنش خشکی می‌تواند در اثر افزایش فعالیت آنزیم کلروفیلاز باشد (اسرینیواسلو^۲ و همکاران، ۲۰۱۲).

در تحقیق زئوگوی^۳ و همکاران (۲۰۱۷) با افزایش غلظت خشکی، میزان کلروفیل کاهش یافت. کاهش سنتز کلروفیل می‌تواند به علت کاهش تجمع ۵-آمینو لولولئیک اسید^۴ باشد. این اسید پیش‌ساز همه تتراپیرول‌ها و پیش‌ساز پروتوکلروفیلید است که در معرض نور به کلروفیل تبدیل می‌شود. از طرف دیگر ALA از گلوتامات^۵ ساخته شده که گزارش شده

1. Schutz & Fangmeir

2. Sreenivasulu

3. Zegaoui

4. 5-Aminolevulinic acid (ALA)

5. Glutamate

است که گلوتامات در تنش خشکی در برگ‌های گیاه ریحان کاهش می‌یابد. همان‌طور که ملک‌پور و همکاران (۱۳۹۴) در مورد گیاه ریحان به این نتیجه‌گیری رسید، کاهش مقدار کلروفیل می‌تواند به علت افزایش تجزیه کلروفیل با کاهش سنتز کلروفیل باشد. در تجزیه کلروفیل، اولین مرحله، جداسازی فیتول^۱ به وسیله کلروفیلاز^۲ است. حدس زده می‌شود که کلروفیلاز اولین آنزیمی است که در مسیر تجزیه کلروفیل عمل می‌نماید. داده‌ها در مورد این آنزیم نشان می‌دهد که فعالیت کلروفیلاز با پیری یا در اثر کاهش اکسیژن، کاهش می‌یابد، ولی اطلاعات روشنی در مورد رفتار این آنزیم در برگ‌های تحت تنش خشکی وجود ندارد (اوگهام^۳ و همکاران، ۲۰۰۵)

در طول تنش خشکی، میزان کاروتنوئید^۴ کاهش یافته و نتوانسته است نقش حفاظتی خود را ایفا کند. کاهش محتوی کاروتنوئیدها می‌تواند به دلیل اکسید شدن آن‌ها توسط اکسیژن فعال و تخریب ساختار آن‌ها باشد (بن احمد^۵ و همکاران، ۲۰۰۹).

به طور کلی به نظر می‌رسد تنش خشکی به عنوان يك عامل ایجادکننده اختلال در فیزیولوژی گیاه، بر رشد گیاه نیز اثر می‌گذارد. از علائم تنش‌های محیطی در گیاهان، کاهش میزان کلروفیل می‌باشد که این کاهش به ژنوتیپ و گونه گیاه بستگی دارد (مرشدلو و همکاران، ۱۳۹۵، ملک‌پور و همکاران، ۱۳۹۴). در شرایط تنش خشکی، دستگاه فتوسنتزی تحت تأثیر قرار گرفته و فعالیت فتوسیستم II نیز در گیاه کاهش می‌یابد (جیانگو و همکاران، ۲۰۱۸). بیدشکی و همکاران، (۱۳۹۱) بیان نمودند، کاهش مقدار کلروفیل مشاهده شده در پیاز سیر^۶ در شرایط تنش کم آبی، احتمالاً به دلیل تأثیر تنش بر پیش‌سازهای سنتز کلروفیل یا تخریب کلروفیل موجود می‌باشد.

-
1. Phytol
 2. Chlorophyllase
 3. Ougham
 4. Carotenoids
 5. Ben Ahmed
 6. *Allium sativum*

۱-۶ تأثیر تنش خشکی بر پراکسیداسیون لیپیدی غشا

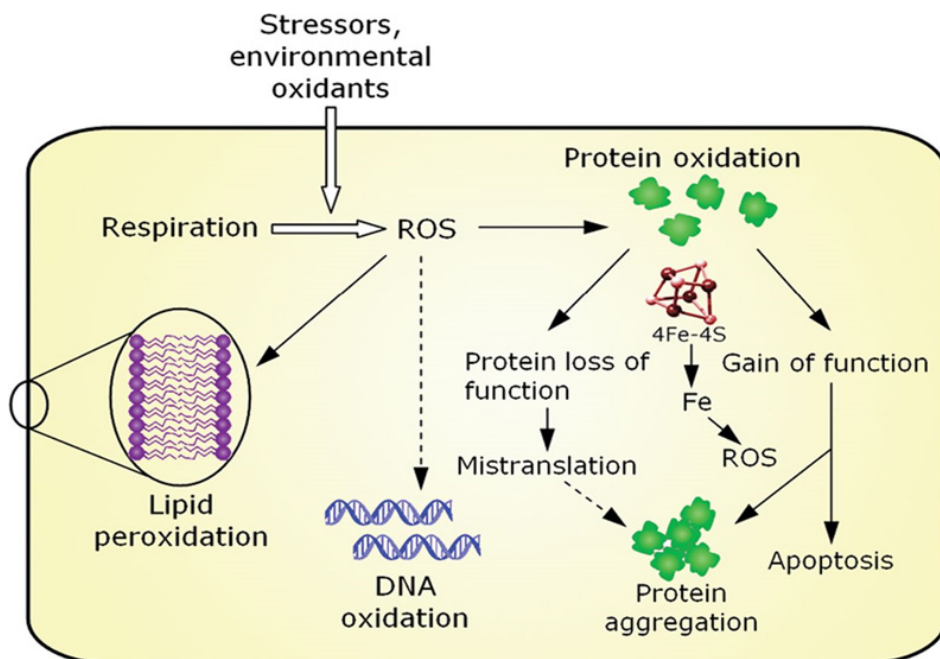
در گیاهانی که در معرض تنش‌های محیطی قرار گرفته‌اند، نفوذپذیری غشای سلولی به دلیل صدمات ناشی از تجمع گونه‌های فعال اکسیژن به ویژه یون‌های پراکسید افزایش می‌یابد (شکل ۱-۱)، که این امر منجر به کاهش تمامیت غشاها می‌گردد. به همین دلیل توان غشای سلولی برای کنترل ورود و خروج مواد نیز کاهش می‌یابد. از نتایج امامی بیستگانی و همکاران (۲۰۱۷a) می‌توان دریافت که تنش خشکی تأثیر منفی و معنی‌داری بر میزان پراکسیداسیون لیپیدی غشا^۱ در گیاه آویشن دنایی داشت. تحت تنش خشکی مقدار جذب و ترکیب دی‌اکسیدکربن به علت منع باز شدن روزنه‌ها کاهش می‌یابد، انرژی داخلی افزایش یافته، ظرفیت انتقال الکترون فتوسنتز به طرف تجمع می‌رود و به دنبال آن افزایش غلظت گونه‌های اکسیژن فعال را خواهد داشت که همین باعث پراکسیداسیون لیپیدها، دنا توره شدن پروتئین‌ها و اکسیداسیون DNA می‌شود و سرانجام منجر به اختلال در بیان ژن‌ها می‌گردد (قربانلی و همکاران، ۱۳۸۹، مرشدلو و همکاران، ۲۰۱۷b). ناهار^۲ و همکاران (۲۰۱۸) گزارش کردند که تحت شرایط تنش متوسط، رادیکال‌ها به‌طور مؤثر توسط سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی هضم می‌شوند و در دوره‌هایی از استرس شدیدتر، سیستم هضم‌کننده با افزایش سرعت تولید رادیکال‌ها اشباع شده و در نتیجه به سلول آسیب می‌رسد. به بیان تورکان^۳ و همکاران (۲۰۰۵) افزایش در پراکسیداسیون لیپید، ناشی از کاهش غلظت دی‌اکسیدکربن است که از بسته شدن روزنه‌ها حاصل می‌شود. یانگ و همکاران (۲۰۰۹) اظهار کردند که عدم موفقیت سیستم دفاعی آنتی‌اکسیدانی ممکن است باعث آسیب اکسایشی به اجزای سلولی و لیپیدهای غشایی شود. همچنین تنش خشکی می‌تواند پراکسیداسیون لیپیدی با ایجاد انواع ROSها افزایش داده و مالون دی‌آلدهید^۴ را در گیاهچه‌های سیب افزایش دهد.

1. Lipid peroxidation

2. Nahar

3. Turkan

4. Malondialdehyde (MDA)



شکل ۱-۱ اثر تنش خشکی بر پراکسیداسیون لیپیدی غشا اکتباس از آواست هی^۱ و همکاران (۲۰۱۵)

۱-۷ شاخص‌های بیوشیمیایی^۲

در گیاهان تنظیم اسمزی^۳ در ارتباط با تنش خشکی می‌توانند به وسیله تجمع غلظت بالای یون‌های معدنی یا محلول‌های آلی با وزن مولکولی کم صورت گیرد. اگرچه هر دو این‌ها نقشی اساسی در رشد گیاهان دارویی تنش خشکی دارند، ارتباط هر کدام از این‌ها با مقاومت نسبت به تنش خشکی در بین گونه‌های مختلف، ارقام مختلف یک گونه و حتی بین بخش‌های مختلف یک گیاه متفاوت می‌باشد. عموماً اسمولیت‌های سازگار در گیاهان عالی، قندهایی با وزن مولکولی کم، اسیدهای آلی، پلی‌اول‌ها و ترکیبات نیتروژن دار مثل اسیدهای آمینه، آمیدها و پروتئین‌ها می‌باشد (گو^۴ و همکاران، ۲۰۰۵، کریمی و همکاران، ۲۰۱۲).

1. Awasthi
2. Biochemical index
3. Osmo-regulator
4. Guo

۸-۱ نقش قندها در تحمل نسبت به تنش خشکی گیاهان

رایج‌ترین مکانیسم سازش گیاهان با تنش خشکی، تجمع قندهای محلول و اسیدهای آمینه آزاد در درون سلول می‌باشد. تجمع کربوهیدرات‌ها در محلول در گیاهان به عنوان پاسخی نسبت به شوری یا خشکی محسوب می‌شود. هر چند که کاهش معنی‌داری در میزان تثبیت دی‌اکسیدکربن خالص نیز گزارش شده است و مثال‌های تغییرات در غلظت کربوهیدرات‌ها در پاسخ نسبت به تنش خشکی فراوان است. مکانیسم عمل کربوهیدرات‌ها در برابر تنش خشکی به این صورت نیز می‌تواند باشد که گروه‌های هیدروکسیل کربوهیدرات‌ها جانشین آب شده و موجب حفظ برهم کنش‌های هیدروفیلی در غشاها و پروتئین‌ها در طول تنش می‌شوند. بنابراین کربوهیدرات‌ها از طریق باندهای هیدروژن با پروتئین‌ها و غشاها برهم‌کنش داشته و مانع تخریب آن‌ها می‌شوند (یامادا و اساکاب^۱، ۲۰۱۸). همچنین تحت شرایط تنش، این اسمولیت‌ها باندهای هیدروژنی را با ماکرومولکول‌ها تشکیل می‌دهند که مانع تشکیل باندهای هیدروژنی درون مولکولی می‌شود. تشکیل باندهای هیدروژنی درون مولکولی به صورت غیرقابل برگشت به ساختمان سه بعدی پروتئین‌ها آسیب می‌زند (ماهاجان و تاتجا^۲، ۲۰۰۵).

نقش و اهمیت تجمع قندها به این دلیل می‌باشد که تجمع این مواد سبب تنظیم فشار اسمزی و کاهش از دست دادن آب سلول و نگهداری آماس می‌شوند (کریمی و همکاران، ۲۰۱۲). در گیاه بادرنجبویه قندهای محلول در شدت‌های متوسط تنش، افزایش قابل توجهی داشته و با شدیدتر شدن تنش، تیمار خشکی مقدار قند شروع به کاهش نمود. علت افزایش اولیه برای بالا بردن مقاومت گیاه به دلیل تنظیم فشار اسمزی سلول بوده، ولی با شدیدتر شدن تنش، تولید قندها به شدت کاهش پیدا می‌کنند و میزان قندهای محلول شروع به کاهش می‌نمایند. کاهش میزان قندهای محلول در تیمارهای تنش شدید می‌تواند به دلیل مصرف قندها در سنتز متابولیت‌هایی چون پرولین^۳ در اندام هوایی باشد (عباس‌زاده و همکاران، ۱۳۸۶).

1. Yamada & Osakabe

2. Mahajan & Tuteja

3. Proline

به‌طور کلی افزایش قندهای محلول در طی تنش خشکی (به ویژه تنش شدید) را می‌توان به دلایل زیر توجیه کرد: ۱) تخریب کربوهیدرات‌های نامحلول که منجر به افزایش قندهای محلول می‌شود. ۲) سنتز این ترکیب‌ها از مسیرهای غیر فتوسنتزی، ۳) متوقف شدن رشد (وو و گانگ^۱، ۲۰۰۳).

خشکی بر فرایند فتوسنتز در گیاهان تأثیر مهمی گذاشته، انتقال سریع الکترون‌ها را کاهش داده و تشکیل مواد اولیه فتوسنتز را تغییر می‌دهد. از جمله، بر میزان کربوهیدرات‌های گیاهان مؤثر است. کربوهیدرات‌های مرکب به کربوهیدرات‌های ساده تجزیه شده و بنابراین در اثر خشکی بر میزان قندهای محلول اضافه می‌شود. بررسی اثر تنش خشکی بر رشد گیاه پیچ امین‌الدوله^۲ نشان داد که محتوای قندهای محلول در گیاه تحت تأثیر تنش خشکی افزایش یافته است (ایکسو^۳ و همکاران، ۲۰۰۶). همچنین بررسی‌های انجام شده بر متابولیسم قند و توسعه گل‌های گیاه گل سرخ نشان می‌دهد که تنش بر میزان قندهای محلول افزوده است، در حالی که از میزان نشاسته و فروکتان کاسته است (مایاک^۴ و همکاران، ۲۰۰۱).

کریمی و همکاران (۲۰۱۲) کربوهیدرات‌های محلول کل در کولتیوارهای^۵ گیاه کرچک^۶ را در شرایط تنش خشکی، اندازه‌گیری کردند و دریافتند که اگرچه با افزایش میزان خشکی در محیط کشت مقدار قند در گیاه به میزان معنی‌داری افزایش یافت، گیاهان متحمل نسبت به خشکی به‌طور کلی میزان کربوهیدرات بیشتری نسبت به شرایط کنترل داشتند. در مقایسه کولتیوارهای کرچک الگوی تجمع قندهای محلول نسبت به خشکی تغییر پیدا کرد. به طوری که یک کولتیوار متحمل نسبت به خشکی مقدار زیادی از قند محلول را در خود تجمع نمود، در حالی که کولتیوار دیگری نیز که متحمل نسبت به خشکی بود همانند کولتیوار حساس عمل نمود.

1. Wu & Gang

2. *Lonicera japonica*

3. Xu

4. Mayak

5. Cultivars

6. Castor

باهر نیک و همکاران (۱۳۸۶) دریافتند که تنش آبی اعمال شده بر متابولیسم گیاه وایول^۱ مؤثر بوده و حرکت آب در طی شیب کاهش پتانسیل آب به درون گیاه هدایت یافته است. البته از آنجایی که گیاه وایول با مناطق نیمه خشک و خشک سازگار است بنابراین گیاه به آسانی توانسته است محتوای آب نسبی خود را تحت تیمار در حد ۱/۴ ظرفیت زراعی نسبتاً بالا نگاه دارد. همچنین خشکی بر میزان کربوهیدرات‌های گیاه مؤثر بوده و بر میزان قندهای محلول افزوده است. گیاه وایول به عنوان یک واکنش در برابر تنش خشکی و تغییرات محتوای آب نسبی، هم قندهای محلول را افزایش داده و هم از سوی دیگر با افزایش مقدار پرولین که نشان دهنده تجمع مواد سازگارکننده‌ای است که جهت محافظت اسمزی توسط گیاه به کار گرفته می‌شود، نیروی نگهداری آب را در برگ‌ها افزایش داده و بدین ترتیب شرایط سازگاری گیاه با شرایط خشک را فراهم نموده است.

۹-۱ نقش پرولین در تحمل نسبت به تنش خشکی در گیاهان

تحقیقاتی در زمینه اثرات آبیگری در سطح سلولی انجام پذیرفته و حساسیت سنتز پروتئین‌ها به تنش خشکی مورد بررسی قرار گرفته است. خشکی سریع، تعداد پلی‌زوم‌ها^۲ را در سلول و نیز پروتئین‌ها را در برخی از گیاهان علفی کاهش می‌دهد. فرآورده‌های حاصل از تجزیه پروتئین‌ها، اسیدهای آمینه‌ای مانند پرولین هستند که در طی خشکی تجمع حاصل می‌کنند و در سازگاری اسمزی شرکت نموده و یا ذخیره شده و به عنوان موادی جهت بازسازی ترکیب‌های ثانویه مورد استفاده قرار می‌گیرند (لا و همکاران^۳، ۲۰۱۹).

گیاهان رشد یافته تحت تنش شرایط کم آبی، دارای پرولین آزاد بسیار کم‌تری می‌باشد به همین دلیل پرولین در گیاهانی که تحت تنش‌های سخت قرار می‌گیرند تجمع می‌یابد (بایر^۴، ۲۰۰۷). سیمون-سرکدی^۵ و همکاران (۲۰۰۶) در تحقیق خود روی گیاه دارویی گشنیز^۶

1. *Parthenium argentatum* Gray.

2. Polysome

3. La

4. Bayer

5. Simon- Sarkadi

6. Coriander

دریافتند که تنش خشکی موجب افزایش پرولین در این گیاه دارویی گردیده است.

گیاهان در تنش‌های محیطی از قبیل خشکی، شوری، گرما و غیره با ذخیره مواد تنظیم کننده اسمزی با این تنش‌ها مقابله می‌کنند. پرولین یکی از اسید آمینه‌ها برای تنظیم فشار اسمزی گیاهان است. مواد تنظیم کننده فشار اسمزی بیشتر شامل اسیدهای آمینه، قندها و برخی یون‌های معدنی، هورمون‌ها و پروتئین‌ها هستند.

پرولین به عنوان يك ماده محلول سبب تنظیم فشار اسمزی و کاهش از دست دادن آب از سلول و نگهداری آماس می‌شود. یکی از خواص فیزیکی پرولین حلالیت بالای آن است. مولکول‌های پرولین شامل قسمت‌های آب دوست^۱ و آب‌گریز^۲ می‌باشد. پرولین محلول می‌تواند حلالیت پروتئین‌های مختلف را تحت تأثیر قرار داده و جلوی غیرطبیعی شدن آلومین را بگیرد. این خصوصیت پرولین به این جهت است که رابطه متقابل بین پرولین و سطح پروتئین‌های آب‌گریز برقرار شده و به علت افزایش سطح کل مولکول‌های پروتئین آب دوست، پایداری آن‌ها افزایش یافته و از تغییر ماهیت آن‌ها جلوگیری می‌کند. آنزیم‌ها نیز به دلیل ساختمان پروتئینی خود تحت تأثیر این ساز و کار پرولین قرار گرفته و محافظت می‌شوند (لی^۳ و همکاران، ۲۰۱۸). همه گیاهان در شرایط تنش‌های زیستی و غیرزیستی پرولین را در بافت‌های خود ذخیره می‌کنند، ولی مقدار آن بسته به گونه گیاهی و شدت تنش ممکن است بین ۲ تا ۱۰۰ برابر باشد. در حالات هیپر اسموتیک^۴ تجمع پرولین آزاد به وسیله خشکی و شوری زیاد القا می‌شود (کاوی‌کیشور^۵ و همکاران، ۲۰۰۵). تجمع پرولین در گیاه در شرایط تنش در بسیاری از گونه‌های گیاهی به میزان تحمل گیاه به تنش و غلظت ماده بستگی دارد. در بسیاری از موارد این مقادیر در گیاهان متحمل به تنش نسبت به گیاهان حساس بیشتر است. غلظت پرولین در برگ‌های بوته گونه‌های آویشن که در معرض کمبود آب قرار گرفته بودند، افزایش یافت. بررسی اثرات خشکی روی تجمع پرولین در آویشن دناپی و آویشن کوهی نشان داد که میزان تجمع و مصرف پرولین به‌طور معنی‌داری در آویشن دناپی بالاتر

1. Hydrophile
2. Hydrophobe
3. Li
4. Hyperosmotic
5. Kavikishor

بود (بحرینی‌نژاد و همکاران، ۲۰۱۳). ساید^۱ (۱۹۹۲) در بررسی‌های خود بر روی مرزنجوش^۲ بیان داشت که میزان پرولین در شرایط تنش خشکی در برگ‌ها و به خصوص در ریشه‌ها افزایش می‌یابد. بالا رفتن میزان پرولین و کربوهیدرات در بخش‌های مختلف گیاهان به نوعی بیانگر فعال شدن سیستم تنظیم اسمزی در طی مواجه شدن با تنش می‌باشد. در اثر تنش خشکی، تجمع پرولین، از طریق افزایش پیش ماده اصلی آن (گلوتامات)، صورت می‌گیرد. علاوه بر مسیر اصلی سنتز پرولین از گلوتامیک اسید^۳، ماده دیگری نیز به عنوان پیش‌ساز پرولین توسط سلول‌های گیاهی استفاده می‌گردد که اسید آمینه آرنتین^۴ می‌باشد. آرنتین از تجزیه اسید آمینه آرژنین^۵ ایجاد می‌شود و حدس زده می‌شود که در زمان تنش اسمزی، در بخشی از مسیر سنتز پرولین دخالت داشته باشد (امینی و همکاران، ۲۰۱۵). مشخص شده است که در پاسخ گیاهان نسبت به تنش خشکی با کاهش پتانسیل آب، میزان سنتز پرولین از گلوتامیک اسید افزایش می‌یابد. امروزه تحقیقات زیادی بر روی بیان ژن‌هایی که آنزیم‌های سنتزکننده پرولین را کد می‌کنند در حال انجام می‌باشد. در اثر تنش کم آبی و شوری، رونویسی^۶ mRNA مربوط به آنزیم‌های Δ -پرولین-۵-کروبوکسیلات سنتتاز^۷ و Δ -پرولین-۵-کروبوکسیلات ردوکتاز^۸ القا می‌شود (شکل ۲-۱)، (لیانگ^۹ و همکاران، ۲۰۱۳). قابل ذکر است که تجمع پرولین در زمان تنش به علت تغییر در سرعت بیوسنتز و تجزیه این اسید آمینه می‌باشد. البته فعالیت آنزیم‌های مربوطه، غلظت پیش‌سازها، غلظت فراورده‌ها، PH، نور و کربوهیدرات نیز در کنترل میزان پرولین مؤثر می‌باشند (هاری و اسپرودر^{۱۰}، ۲۰۰۴).

1. Sayed

2. Oregano

3. Glutamic acid

4. Ornithine

5. Arginine

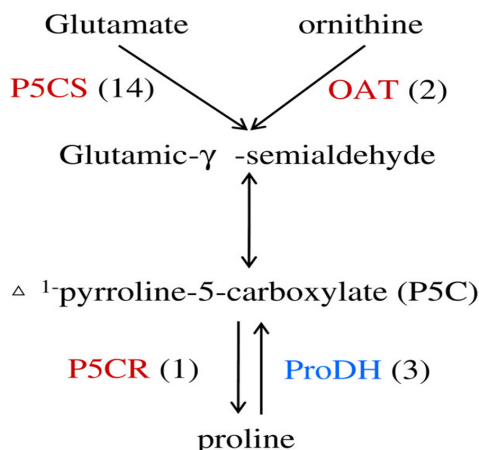
6. Transcription

7. Delta1-pyrroline-5-carboxylate synthase (P5CS)

8. Delta 1-pyrroline-5-carboxylase reductase (P5CR)

9. Liang

10. Horie & Schroder



شکل ۱-۲ مسیر بیوسنتز پرولین در گیاهان اقتباس از لی^۱ و همکاران (۲۰۱۰)

نتایج تحقیق علی‌آبادی فراهانی و همکاران (۱۳۸۶) بر روی گیاه گشنیز نشان داد که تنش خشکی سبب افزایش میزان پرولین گردید. نقش مشخص پرولین تنظیم فشار اسمزی می‌باشد و از اکسیداسیون درونی سلول‌ها در شرایط تنش جلوگیری می‌نماید به همین دلیل پرولین در گیاهانی که تحت تنش‌های سخت قرار می‌گیرند تجمع می‌یابد.

پرولین علاوه بر تنظیم اسمزی به عنوان محافظ در برابر تنش نیز عمل می‌کند. به این ترتیب که به‌طور مستقیم و یا غیرمستقیم با ماکرومولکول‌ها اثر متقابل داشته و از این طریق به حفظ شکل و ساختار طبیعی آن‌ها در شرایط تنش کمک می‌کند (کوک^۲ و همکاران، ۲۰۱۰، ساریان و چالرمپول^۳، ۲۰۰۹).

۱-۱۰ نقش آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی در تحمل نسبت به تنش خشکی در گیاهان

ترکیبات ROS توسط فعالیت‌های طبیعی سلول نظیر تنفس نوری^۴ نیز تولید می‌شوند.

1. Li

2. Koc

3. Suriyan & Chalermopol

4. Photorespiration

این ترکیبات شامل، پراکسید هیدروژن (H_2O_2)، آنیون سوپراکسید (O_2^-)، اکسیژن تکی (O_2^{1-})، رادیکال پرهیدروکسیل ($H_2O\cdot$)، آلکوکسی رادیکال (RO) و رادیکال هیدروکسیل ($HO\cdot$) می‌باشند که منجر به آسیب‌های اکسیداتیو به لیپیدها، پروتئین‌ها، اسیدهای نوکلئیک، پیگمان‌های فتوسنتزی^۱ و آنزیم‌ها شده و عمل طبیعی سلول‌ها را تحت تأثیر قرار می‌دهند (لیو^۲ و همکاران a ۲۰۱۱، میتلر^۳، ۲۰۰۲).

افزایش تولید ROS در طی دوره تنش، اگرچه به عنوان یک تهدید برای سلول محسوب می‌شود، ولی در عین حال آن‌ها می‌توانند نقش پیام‌رسان‌هایی^۴ را ایفا کنند که برای فعال شدن پاسخ گیاه به تنش و مسیرهای دفاعی ضروری می‌باشند. بنابراین ROS‌ها می‌توانند نقش دوگانه‌ای را هم به عنوان شاخص تنش و هم به عنوان پیام‌رسان‌های ثانویه^۵ دخیل در مسیر هدایت علامت پاسخ به تنش ایفا کنند (اپل و هیرت^۶، ۲۰۰۴ و ازکار^۷ و همکاران، ۲۰۰۹).

در برابر سمیت ناشی از ROS، گیاهان دو مکانیسم دفاعی آنزیمی و غیر آنزیمی توسعه داده‌اند که در این بین آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی^۸ دارای مؤثرترین و کاراترین نقش در برابر استرس‌های اکسیداتیو می‌باشند و نقش مؤثری را در سازگاری به شرایط تنش دارند. آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی شامل آنزیم‌های کاتالاز^۹، پراکسیداز^{۱۰}، سوپراکسید دیسموتاز^{۱۱} و آسکوربات پراکسیداز^{۱۲} می‌باشند (فاروق^{۱۳} و همکاران، ۲۰۰۹ و استرادا^{۱۴} و همکاران، ۲۰۱۳).

1. Photosynthetic pigment

2. Liu

3. Mittler

4. Messengers

5. Second messengers

6. Apel & Hirt

7. Ozkur

8. Antioxidant enzymes

9. Catalase (CAT)

10. Peroxidase (POX)

11. Superoxide dismutase (SOD)

12. Ascorbate peroxidase (APX)

13. Farooq

14. Estrada

کاتالاز که در پراکسی زوم‌ها^۱، گلی اکسی زوم‌ها^۲ و میتوکندری‌ها^۳ قرار داشته و ظاهراً در کلروپلاست‌ها وجود ندارد، اساساً پراکسید هیدروژن تولید شده در تنفس نوری H_2O_2 را به آب و مولکول اکسیژن تجزیه می‌کند. کاتالاز، H_2O_2 تولید شده در تنفس نوری را در پراکسی زوم تجزیه می‌کند. همچنین قادر است H_2O_2 تولید شده طی بتا اکسیداسیون اسیدهای چرب در گلی اکسی زوم و H_2O_2 تولید شده توسط سوپراکسید دیسموتاز را بشکند. این آنزیم دارای سه شکل ایزوآنزیمی است. معمولاً CAT1 و CAT2 در گلی اکسی زوم، پراکسی زوم و سیتوسول^۴ و CAT3 در میتوکندری و سیستول وجود دارد، در واقع این آنزیم در کلروپلاست وجود ندارد، چون کاتالاز تمایل پایینی به H_2O_2 دارد فقط در غلظت‌های بالای H_2O_2 مؤثر است (کاور^۵ و همکاران، ۲۰۰۹، جیتش^۶ و همکاران، ۲۰۰۶ و وانگ و همکاران، ۲۰۱۸). آسکوربات پراکسیداز آنزیمی است که در چرخه آسکوربات-گلوتاتیون^۷ شرکت می‌کند. این چرخه در کلروپلاست، میتوکندری، پراکسی زوم، سیتوسول، واکوئل و آپوپلاست^۸ وجود دارد و در کلروپلاست‌ها برای سم‌زدایی گونه‌های فعال اکسیژن از اهمیت خاصی برخوردار است (کاورزان^۹ و همکاران، ۲۰۱۲). در کلروپلاست آنزیم آسکوربات پراکسیداز در دو نوع متصل به غشای تیلاکوئید^{۱۰} و محلول در استروما^{۱۱} وجود دارد. شکل باند شده به غشای تیلاکوئید بلافاصله H_2O_2 را در محل تولید، سم‌زدایی می‌کند و شکل محلول در استروما، H_2O_2 انتشار یافته به درون استروما را تجزیه می‌کند (سوفو^{۱۲} و همکاران، ۲۰۱۵). گزارش شده است که فعالیت چرخه گلوتاتیون-آسکوربات تحت تنش خشکی و سرما افزایش می‌یابد که دلیل بر اهمیت این چرخه تحت شرایط تنش است (کومار و تریودی^{۱۳}، ۲۰۱۸). پراکسیدازها در واکوئل‌ها و دیواره‌های سلولی جای گرفته‌اند. در آپوپلاست به عنوان مصرف کننده

1. Peroxisome
2. Glyoxysome
3. Mitochondria
4. Cytosol
5. Kaur
6. Jithesh
7. Glutathione-ascorbate cycle
8. Apoplast
9. Caverzan
10. Thylakoid membranes
11. Stroma
12. Sofo
13. Kumar & Trivedi

پراکسید هیدروژن عمل می‌کنند. آنزیم پراکسیداز آنزیم منعکس کننده اغلب تنش‌های محیطی می‌باشد. افزایش فعالیت پراکسیداز با افزایش مقدار آب اکسیژنه در گیاهان تحت تنش نسبت مستقیم دارد (دیناکار^۱ و همکاران، ۲۰۱۲).

به هر حال، سیستم آنتی‌اکسیدانی غیر آنزیمی، شامل کاروتنوئیدها، (مانند کاروتن‌ها^۲ و زانتوفیل‌ها^۳ آسکوربیک اسید^۴، آلفاتوکوفرول^۵، و گلوکاتینون احیا شده) نقش کلیدی را در سم زدایی ROSها و پایداری کمپلکس‌های فتوسنتزی ایفا می‌کند (فاروق و همکاران، ۲۰۰۹ و دیناکار و همکاران، ۲۰۱۲). آنچه که مشخص است اثر تنش خشکی بر رشد، عملکرد و متابولیت‌های ثانویه در مورد همه گیاهان و همچنین در یک گیاه به‌طور یکسان عمل نمی‌کند، بلکه نتایج متفاوتی با توجه به نوع گونه گیاهی و حتی ارقام و جمعیت‌های مختلف و سایر شرایط اقلیمی و رشدی در گیاهان بروز می‌کند. به‌طور کلی اثر تنش خشکی بر رشد با کاهش تورژسانس و رشد سلول، کاهش جذب نور و ظرفیت کل فتوسنتزی گیاه به ویژه در ساقه و برگ‌ها، باعث کاهش رشد و عملکرد کل گیاه می‌گردد (مرشدلو و همکاران، ۱۳۹۷a). براساس نتایج تحقیق افشار محمدیان و همکاران (۱۳۹۵) سطح فعالیت آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز در اندام هوایی پونه معطر^۶ در اثر تنش خشکی کاهش معنی‌داری نشان داد، ولی میزان فعالیت آن در ریشه با تغییر معنی‌داری همراه نبود. با توجه به کاهش معنی‌دار فعالیت سوپر اکسید دیسموتاز در اندام هوایی و عدم تغییر معنی‌دار فعالیت آن در ریشه به نظر می‌رسد، تولید H_2O_2 که محصول فعالیت سوپر اکسید دیسموتاز است، کاهش یافته، بنابراین نیاز به حذف H_2O_2 به کمک آسکوربات پراکسیداز کاهش پیدا کرده است و می‌تواند دلیلی بر عدم تغییر معنی‌دار فعالیت آسکوربات پراکسیداز در پونه معطر تحت تنش خشکی باشد.

تنش کم آبی موجب افزایش فعالیت تمام آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز و آنزیم پراکسیداز در گیاه کدوی پوست کاغذی^۷ گردید. تنش کم آبی در مرحله

1. Dinakar

2. Carotenes

3. Xanthophyll

4. Ascorbic acid

5. α -Tocopherol

6. *Menta pulegium*

7. *Cucurbita pepo*

گلدهی بیشترین میزان فعالیت آنزیم‌ها را به خود اختصاص داد و کمترین میزان فعالیت در کرت‌های بدون تنش کم آبی مشاهده شد (نعیمی و همکاران، ۱۳۹۱). نتایج حاصل از تحقیق کبیری و همکاران (۱۳۹۲) نشان داد که تنش خشکی اعمال شده در شرایط آزمایشگاه باعث افزایش معنی‌دار H_2O_2 ، میزان پراکسیداسیون لیپیدی غشا و فعالیت آنزیم لیپو اکسیژناز^۱ در گیاه سیاه‌دانه شد، که این نتایج نشان‌دهنده‌ی القای تنش اکسیداتیو در گیاه سیاه‌دانه است. بررسی فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی نشان داد که تنش خشکی فعالیت آنزیم‌های آسکوربات پراکسیداز، گایاکول پراکسیداز^۲ و کاتالاز را افزایش داد، اما این افزایش فعالیت برای میزان کنترل تنش کافی نبوده و اثرات تنش در گیاهان مشاهده گردید. نتایج حاصل از اندازه‌گیری محتوی پراکسیداسیون هیدروژن و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان نشان داد که وقتی گیاهان سیاه‌دانه تحت تیمار پلی اتیلن گلیکول^۳ قرار گرفتند، محتوی H_2O_2 و فعالیت تمام آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی در مقایسه با گیاهان شاهد افزایش یافت. البته افزایش محتوی H_2O_2 و فعالیت آسکوربات پراکسیداز و گلوکاتیون پراکسیداز در گیاهانی که تحت تیمار پلی اتیلن گلیکول قرار گرفته بودند، در مقایسه با گیاهان شاهد معنی‌دار نبود. افزایش تنش خشکی تأثیر معنی‌داری بر افزایش H_2O_2 و فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و گلوکاتیون پراکسیداز^۴ نداشت، اما فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در شدت‌های بالای خشکی افزایش معنی‌داری نشان داد. در بالاترین سطح خشکی، محتوی H_2O_2 و فعالیت آنزیم‌های آسکوربات پراکسیداز، کاتالاز و گلوکاتیون پراکسیداز در مقایسه با شاهد افزایش داشتند.

۱-۱۱ تنوع فیتوشیمیایی و تأثیر تنش کم آبی بر آن

متابولیت‌های ثانویه منحصر به گونه یا حتی نژاد و اغلب در طی یک دوره رشد و نمو خاص در گیاه تولید می‌شوند. متابولیت‌های ثانویه دارای عملکردهای اکولوژیکی مهم

-
1. Lipo- oxygenase (LOX)
 2. Guaiacol peroxidase (GP)
 3. Polyethylene glycol (PEG)
 4. Glutathione peroxidase (GPx)

در گیاهان هستند. این دسته از ترکیبات، در حفاظت گیاهان مقابل گیاهخواران و عوامل بیماری‌زای میکروبی نقش دارند و همچنین به عنوان جذب‌گرده افشان‌ها، رقابت‌گیاه با گیاه و همزیستی گیاه با میکروب نقش دارند (وینک^۱، ۲۰۱۰). متابولیت‌های ثانویه به عنوان دارو، علف‌کش‌های زیستی، عوامل طعم‌دهنده، رنگ‌های طبیعی، سم‌ها، مواد توهمز (مانند کوکائین^۲، هروئین^۳، مورفین^۴) و عطرها، آن‌ها را برای استفاده در زیست فناوری مورد توجه ساخته است (مزید^۵ و همکاران، ۲۰۱۱). نظر بر این است که تولید متابولیت‌های ثانویه برای سازگاری گیاه نسبت به عوامل نامساعد و تنش‌های محیطی صورت گرفته و به منزله به کار افتادن یک نوع جریان دفاعی در جهت استمرار تعادل فعالیت‌های حیاتی به حساب می‌آید (امیدیگی، ۱۳۷۴). از جمله متابولیت‌های ثانویه ترکیبات شیمیایی موجود در اسانس‌ها^۶ می‌باشند.

اسانس‌ها^۷ ترکیبات شیمیایی پیچیده‌ای هستند که اغلب بیش از ۱۰۰ جزء در ترکیباتشان وجود دارد. اسانس‌ها رابطه‌ی مستقیمی با بیوسنتز، متابولیسم و فعالیت بیولوژیک گیاهان دارند که تابع شرایط اقلیمی محیط زیست گیاه است. بنابراین بیوسنتز متابولیت‌های ثانویه، اگرچه به وسیله‌ی ژنتیک کنترل می‌شود، ولی شرایط محیطی مختلف در غلظت و مقدار تولید این مواد تغییر و نوسان ایجاد می‌کند (مرشدلو و همکاران، ۲۰۱۷b و مرشدلو و همکاران، ۱۳۹۵). دلیل اصلی سنتز اسانس در گیاهان به خوبی مشخص نگردیده است، ولی اسانس‌ها به‌طور کلی بازمانده‌های ناشی از فرآیندهای اصلی متابولیسم گیاهان به ویژه تحت تنش می‌باشد. اسانس سلاح پنهانی گیاه بر علیه از دست دادن آب یا حملات زیستی است (مرشدلو و همکاران، ۱۳۹۵، ملک‌پور و همکاران، ۱۳۹۴). اسانس‌ها شامل دو گروه عمده ترکیب‌های ترپنوئیدی^۸ و فیل پروپانوئیدها^۹ هستند که به ترتیب شامل آلیل فنل^{۱۰}

1. Wink

2. Cocaine

3. Heroine

4. Morphin

5. Mazid

6. Chemical Composition of Essential Oil

7. Essential Oil

8. Terpenoid components

9. Phenylpropanoids

10. Allylphenol

و پروپنیل فنل^۱ می‌باشند. مسیر دقیق متابولیسم برخی از این ترکیبات هنوز کاملاً مشخص نیست. مطالعات نشان داده است که عوامل محیطی و استرس زا همواره ترکیب شیمیایی و اسانس گیاهان را تحت تأثیر قرار می‌دهند (مرشدلو و همکاران، ۲۰۱۷b). همچنین رشد، محتوی اسانس و ترکیبات آن تحت تأثیر فاکتورهای محیطی مانند شوری، تنش آبی و آلودگی خاک قرار می‌گیرند (سعیدالاهلی و حسین^۲، ۲۰۱۰ و عزیزی و همکاران، ۲۰۰۹). در مطالعه عزیزی و همکاران (۲۰۰۹) روی جمعیت‌های مختلف مرزنجوش^۳ تحت شرایط تنش خشکی عملکرد اسانس، بسته به زیرگونه و شدت تنش افزایش و یا بدون تغییر ماند ولی ترکیبات تشکیل دهنده اسانس تحت شرایط تنش در زیرگونه‌های مورد بررسی تغییر معنی‌داری را نشان ندادند.

تغییرات کمی و کیفی اسانس‌ها در طی تغییرات خشکی مشخص شده است (امامی بیستگانی و همکاران، ۲۰۱۷b و مرشدلو و همکاران، ۲۰۱۷b). شواهد زیادی در رابطه با تجمع اسانس‌هایی که تنش خشکی القاکنندگی آن‌هاست و ارتباط آن با سازگاری‌های فیزیولوژیکی به کمبود آب وجود دارد (امامی بیستگانی و همکاران، ۲۰۱۷a). یکی از تغییرات متابولیتی عمده که در اثر کاهش رطوبت خاک در گیاهان دارویی روی می‌دهد، تغییر در میزان تولید اسانس و ترکیبات شیمیایی موجود در اسانس در جهت تجزیه و یا جلوگیری از ساختن برخی از آن‌ها و نیز ساخت دسته کوچکی از اسانس‌های ویژه تنش است. این موضوع، تغییر و اصلاح مهمی را در بیان ژن^۴ به وجود آورده که سبب فعال یا غیر فعال شدن تعدادی از آنزیم‌ها می‌شود و به دنبال آن اجازه تغییر در ساختار مخصوص بافت گیاهی را می‌دهد (ملک‌پور و همکاران، ۱۳۹۴). به علاوه کاهش در فراوانی یک ترکیب شیمیایی موجود در اسانس با کاهش سنتز آنزیم مربوطه آن ترکیب در ارتباط است. بروز تنش رطوبتی وضعیت بیان ژن آنزیم‌های مؤثر در مسیرهای بیوسنتزی ترکیبات شیمیایی موجود در اسانس را تغییر می‌دهد. تعداد غده‌های اسانس در شرایط کم آبی اغلب افزایش یافته و میزان آن بسته به گونه‌های

1. Propenylphenol

2. Said- Al Ahl

3. *Origanum vulgare*

4. Gene expression

مختلف گیاهی و نیز اندام‌های گوناگون در یک گیاه واحد متفاوت می‌باشد. در این رابطه مطالعات انجام گرفته در گیاه آویشن دناپی دلالت دارد که افزایش سطح تنش آبی موجب افزایش در سطح اسانس شده و در نتیجه گونه‌های گیاهی توانسته‌اند تحت این شرایط ادامه بقا یابند، ظرفیت و توانایی بیشتری در جهت افزایش تولید اسانس در بافت‌های خود نشان داده‌اند (امامی‌بیستگانی و همکاران، ۲۰۱۷ a,b).

گروه‌های هیدروکسیلی اسانس‌ها در طی فرایند آبیگری و آبدایی در مقابل تغییرات اسمزی و تنش اکسیداتیو به عنوان تثبیت کننده عمل می‌کنند. برخی محققان اشاره به این داشته‌اند که این مواد به عنوان حذف کننده اشکال فعال اکسیژن به کار می‌روند و بنابراین از پراکسیداسیون لیپیدها و در نتیجه از خسارت‌های سلولی جلوگیری به عمل می‌آورند. همزمان با افزایش میزان اسانس در برخی گیاهان دارویی در شرایط تنش خشکی شدید، مقدار عملکرد اسانس در آن شرایط به دلیل تولید ماده خشک کاهش می‌یابد. کاهش عملکرد اسانس مربوط به کاهش تولید ماده خشک است اما باید متذکر شد در برخی موارد بیوسنتز برخی اسانس‌ها در شرایط تنش خشکی شدید کاهش و یا دچار تغییر می‌شوند (لوکاس^۱ و همکاران، ۲۰۱۵، پیرقنایی و همکاران، ۲۰۱۱ و ورما^۲ و همکاران، ۲۰۱۰).

در مطالعه‌ای که به منظور پاسخ گیاهان مرزنجوش به رژیم‌های رطوبتی خاک در مصر صورت گرفت مشخص شد که وزن تر گیاه و عملکرد اسانس (میلی لیتر در گیاه) به‌طور معنی‌داری با افزایش میزان تنش خشکی کاهش پیدا کرد. در حالی که افزایش معنی‌داری در درصد اسانس در سطوح پایین آب در دسترس مشاهده گردید. در این مطالعه ۲۰ ترکیب اسانس مورد شناسایی قرار گرفت که کارواکرول^۳ با میزان ۴۷-۷۸ درصد برای تمامی نمونه‌ها دارای بیشترین مقدار بود (سعیدالاهلی و حسین، ۲۰۱۰). سعیدالاهلی و همکاران (۲۰۰۹) همچنین گزارش نمودند که عملکرد اسانس گیاه مرزنجوش در هر دو فصل مورد بررسی تحت تأثیر فراهمی آب در دسترس و همچنین کود نیتروژن مورد استفاده قرار می‌گیرد. افزایش مقدار آب در دسترس گیاه از ۴۰ به ۶۰٪ منجر به افزایش عملکرد اسانس در هر

1. Lukas

2. Verma

3. Carvacrol

دو برداشت گردید. در این مطالعه کارواکرول که به عنوان ترکیب غالب اسانس مرزنجوش شناسایی شد، بیشترین مقدار خود را در دومین برداشت و در شرایط ۸۰٪ آب در دسترس گیاه داشت. این در حالی بود که کمترین میزان کارواکرول در سال اول و در شرایط ۶۰٪ آب قابل استفاده گیاه و مقدار نیتروژن ۱/۲ گرم در گلدان به دست آمد.

در تحقیقی که به وسیله امان و همکاران (۲۰۰۸) روی تأثیر تنش کم آبی در گیاه آویشن باغی انجام شد مشخص گردید که با افزایش فواصل بین دوره ی آبیاری، ارتفاع گیاه و وزن خشک و تر گیاه کاهش نشان می‌دهد ولی درصد اسانس و درصد تیمول در اسانس افزایش می‌یابد. بقالیان و همکاران (۲۰۱۱)، با اعمال چهار سطح مختلف تنش خشکی بر خصوصیات فیزیولوژیکی و فیتوشیمیایی بابونه^۱، دریافتند که ارتفاع گیاه، عملکرد گل، وزن شاخساره و محتوی آپیجنین^۲ با افزایش سطح خشکی کاهش یافت ولی خشکی تأثیری روی مقدار اسانس و اجزای اسانس نداشت. افزایش شدت تنش خشکی در زیره ایرانی^۳ موجب افزایش درصد اسانس شده ولی عملکرد بذر و عملکرد اسانس را کاهش داد (سعیدنژاد و همکاران ۲۰۱۳). تحقیق روی مرزه تابستانه^۴ نشان داد که در تنش متوسط میزان کارواکرول افزایش یافت ولی میزان گاماترپینن^۵ کاهش می‌یابد (باهر و همکاران، ۲۰۰۲).

در مطالعه‌ای که لاریبی^۶ و همکاران (۲۰۰۹) روی تأثیر تنش کم آبی بر زیره سیاه اروپایی^۷ انجام دادند مشخص شد که تنش، تأثیر معنی‌داری را بر میزان ترکیبات اسانس گذاشت. این تأثیرات بستگی به شدت تنش داشت به‌طوری که میزان لیمونن^۸ و کارون^۹ موجود در اسانس به میزان قابل توجهی تحت تأثیر تنش متوسط و شدید در مقایسه با کنترل افزایش یافتند.

در موارد زیادی نیز کاهش میزان متابولیت‌های ثانویه در شرایط تنش دیده می‌شود

1. *Matricaria recutita* L.

2. Apigenin

3. *Bunium persicum*

4. *Satureja hortensis*

5. γ -Terpinene

6. Laribi

7. *Carum carvi* L.

8. limonene

9. Carvone

(صالحی ارجمند، ۱۳۸۴). از طرفی تأثیر تنش خشکی بر همه ترکیبات یکسان نیست، بنابراین کیفیت مواد مؤثره نیز تحت تنش قرار می‌گیرد و ترکیب اسانس نیز در اثر خشکی تغییر می‌کند (صالحی ارجمند، ۱۳۸۴). مطالعه بر روی نوعی مرزه^۱ تحت شرایط کنترل شده مزرعه انجام شد. نتایج تغییراتی را هم در کل اسانس تولیدی و هم در نوع ترکیب‌های اسانس‌ها نشان داد. الکیر و سیمون (۱۹۹۳) در مطالعه بر روی گیاه نعنای فلفلی^۲ گزارش کردند که با اعمال تنش خشکی تولید اسانس افزایش یافته، ولی کیفیت اسانس هیچ تغییری نمی‌کند. اثر تنش خشکی روی ریحان نشان داد که خشکی باعث افزایش بیان ژن‌های مربوط به تولید آنزیم‌های تولیدکننده مونوترپن‌ها^۳ مثل ژرانیول دهیدروژناز^۴ می‌شود (سانگوان^۵ و همکاران، ۲۰۰۱). تحقیق روی مرزه تابستانه نشان داد که در تنش متوسط میزان کارواکرول افزایش یافت ولی میزان گاماترپینن کاهش می‌یابد (باهر^۶ و همکاران، ۲۰۰۲).

شواهد زیادی نشان می‌دهد که تحت شرایط تنش، تولید اسانس تا چندین برابر افزایش می‌یابد. برای مثال، مقدار اسانس در گیاهان مانند بابونه، اسطوخودوس^۷ و اکالپتوس^۸ در شرایط تنش خشکی افزایش می‌یابد، احتمال می‌رود که اسانس‌ها در ساز و کار مقاومت به خشکی از طریق کاهش تعرق مؤثر باشند. تنش خشکی تجمع مونوترپن‌ها را افزایش می‌دهد و این ترکیبات تنفس نوری را در حفاظت از تخریب نوری در شرایط تنش تغییر می‌دهند. در گیاه مرزنجوش در اثر کمبود آب مقدار اسانس بیشتر می‌شود (ریزوپولوس و دیامانتوگلون^۹، ۱۹۹۱).

چارلز^{۱۰} و همکاران (۱۹۹۱) در گیاه درمنه خزری^{۱۱} نیز گزارش کردند که با کاهش رطوبت خاک درصد اسانس افزایش می‌یابد. کاهش عملکرد اسانس در نتیجه کاهش رطوبت خاک

1. *Satureja douglasi*

2. *Mentha piperita*

3. Monoterpenes

4. Geranial dehydrogenase

5. Sangwan

6. Baher

7. lavender

8. Eucalyptus

9. Rizopoulous & Diamantoglou

10. Charles

11. *Artemisia annua*

ممکن است ناشی از اثر زیان‌آور تنش آبی بر رشد و عملکرد پیکر رویشی گیاه باشد (حسنى، ۱۳۸۵). اثرات نامناسب تنش کم آبی در کاهش عملکرد اسانس ریحان توسط حسنى و امیدبیگی (۱۳۸۱)، در آویشن باغی (لتچامو و همکاران، ۱۹۹۴)، در رزماری^۱ (سولیناس و دیانا^۲، ۱۹۹۶) گزارش گردیده است.

در طیف وسیعی از گونه‌های گیاهان دارویی در پاسخ به تنش خشکی تغییرات فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و متابولیتی بسیاری اتفاق می‌افتد. تغییر در میزان اسانس از جمله مراحل متابولیسمی اساسی است که ممکن است از تنش خشکی اثر بپذیرد (امامی بیستگانی و همکاران، ۲۰۱۷b). از آنجایی که گیاهان قادرند راهبردهای متفاوتی را در پاسخ به تغییرات محیطی از خود نشان دهند، از جمله به منظور کاهش اثرهای تنش، ساختمان و یا متابولیسم خود را تعدیل و اصلاح نمایند، بنابراین تغییر در سنتز یا تجمع برخی مواد مانند آنزیم‌های متابولیسم کربن، مواد معدنی، لیپیدها و نیز تغییر در نوع و میزان ترکیب‌های موجود در اسانس گیاهان ممکن است روی دهد (مرشدلو و همکاران، ۲۰۱۷b).

کاظمی سعید و همکاران (۱۳۸۱) بیان نمودند که برای افزایش کمیت و کیفیت اسانس زیره سبز باید نسبت مناسبی از رطوبت خاک در اختیار گیاه قرار گیرد و بهترین کیفیت وقتی به دست می‌آید که میزان رطوبت خاک ۲/۳ ظرفیت زراعی باشد. زیره سبز در شرایط تنش رطوبتی خود را سازگار با کمبود رطوبت می‌کند، ولی در شرایط مطلوب رطوبتی عملکرد بهتری دارد.

نتایج تحقیق حسنى (۱۳۸۵)، در بررسی تأثیر تنش کم آبی بر رشد، عملکرد و میزان اسانس گیاه دارویی بادرشبو در شرایط کم آبی، به دلیل پایین بودن عملکرد پیکر رویشی و نیز عملکرد اسانس اقتصادی نبوده و قابل توصیه نیست و با توجه به اینکه کشور ایران جز مناطق خشک و نیمه خشک بوده و اکثر مناطق آن از لحاظ میزان آب آبیاری در مضیقه هستند، ایجاد شرایط بدون تنش آبی در کشت و پرورش این گیاه مقدور نیست. با این حال اگر چه میزان عملکرد اسانس با کاهش رطوبت خاک از حد ۱۰۰ درصد ظرفیت مزرعه ای کاهش یافت اما

1. *Rosmarinus officinalis*

2. Solinas & Deiana

چون گیاهان تولید شده تحت شرایط رطوبتی پایین تر کوچک تر بوده و حجم کمتری را اشغال می نمایند بنابراین شاید در شرایط رطوبتی پایین (حتی تا ۵۵ درصد ظرفیت مزرعه ای) بتوان با بالا بودن تراکم کاشت، میزان کمبود اسانس را نسبت به شرایط بدون تنش (۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی) جبران نمود.

امامی بیستگانی و همکاران (۲۰۱۷b) در توصیف اثر تنش بر عملکرد اسانس آویشن دناپی چنین اظهار نمودند که تنش خشکی به شدت سبب کاهش عملکرد سرشاخه گلدار گردید. گیاه در هنگام تنش سطح برگ خود را کاهش داده و این امر سبب کاهش تولیدات فتوسنتزی خود می گردد. با کاهش مواد فتوسنتزی عملکرد سرشاخه گلدار نیز کاهش پیدا می کند، اصولاً چون عملکرد اسانس تابعی از درصد اسانس و عملکرد سرشاخه می باشد. در شرایط تنش شدید با این که درصد اسانس در گیاه آویشن دناپی افزایش یافت، اما به علت کاهش شدید عملکرد سرشاخه، عملکرد اسانس با افت مواجه شد، همچنین این محققان بیان نمودند بیشترین میزان عملکرد اسانس در شرایط تنش ملایم حاصل گردید.

بحرینی نژاد و همکاران (۲۰۱۳) نیز نشان دادند که بر اساس نوع گونه، تنش خشکی می تواند موجب افزایش یا کاهش مواد ثانویه و یا بدون اثرگذاری بر تولید آویشن دناپی باشد. بر اساس نتایج باهرنیک و همکاران (۲۰۰۷) نشان می دهد نه تنها بازده و درصد اسانس گیاه وایول تحت تیمارهای مختلف آبیاری افزایش یافته، بلکه نسبت ترکیب ها نیز در اسانس ها تغییر کرده است. لباسچی و همکاران (۱۳۸۲) گزارش کردند که آبیاری کامل باعث افزایش عملکرد سرشاخه گلدار، هیپرسیسین^۱ و عملکرد هیپرسیسین و تنش خشکی ملایم و شدید باعث کاهش عملکرد کیفی و کمی گل راعی^۲ می شود، هر چند دوره رشد خود را کامل می کند.

براساس گزارش چارلز و همکاران (۱۹۹۱) کمبود آب در مرحله قبل از برداشت موجب کاهش میزان آرتمیزین^۳ در گیاه درمنه خزری شده است. در برخی از گزارش ها به افزایش سنتز متابولیت های ثانویه در شرایط تنش خشکی اشاره شده است. همچنین گزارش نمود

1. Hypericin

2. *Hypericum perforatum*

3. Artemisinin

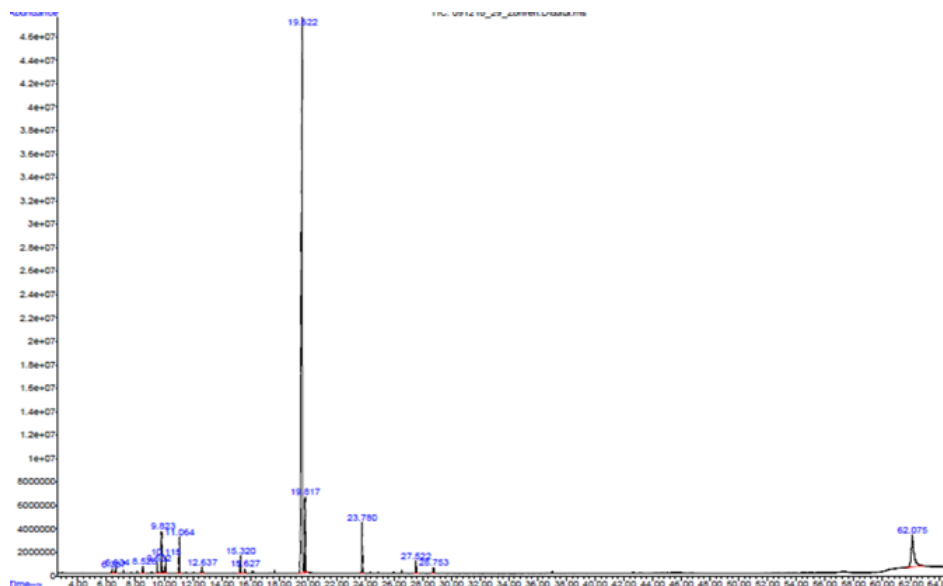
که درصد اسانس و آنتول^۱ دانه‌های انیسون^۲ با عرضه آب قابل استفاده رابطه عکس داشت، بدین ترتیب که با کاهش آب آبیاری درصد اسانس و آنتول افزایش یافت، ولی به دلیل کاهش عملکرد اسانس در شرایط کمبود آب، در نهایت میزان مواد مؤثره تولیدی کاهش یافته است (زهتاب سلماسی، ۱۳۸۰). در بررسی اثر رژیم‌های آبیاری رطوبتی روی آویشن، بالاترین درصد عملکرد اسانس در شرایط ۷۰ درصد ظرفیت زراعی به دست آمد و بین رژیم‌های رطوبتی ۹۰٪ و ۵۰٪ اختلاف معنی‌داری از این نظر وجود نداشت (لتچامو و گوسلین^۳، ۱۹۹۶). مطالعات روی گیاه درمنه خزری بیان کرد که تنش کم آبی با کاهش تراکم غدد اسانسی در هر دو سطح برگ منجر به کاهش محتوی اسانس گردید (یاداو و همکاران، ۲۰۱۴). اما در برخی بررسی‌ها نشان داده شده است که تحت شرایط تنش آبی، گیاهان بسته به گونه گیاهی و شدت تنش می‌توانند محتوی اسانس را ثابت نگه داشته و یا افزایش دهند (دلفین^۴ و همکاران، ۲۰۰۵).

قاسمی پیربلوطی و همکاران (۲۰۱۴) در بررسی اثر تنش خشکی و سالیسیلیک اسید در شرایط آب و هوایی اصفهان گزارش نمودند که درصد کارواکرول، آلفا پینن^۵، بتامیرسن^۶ و بتاکاریوفیلین^۷ در اسانس آویشن دنیایی در شرایط تنش خشکی افزایش یافت، در حالی که درصد تیمول تحت تنش کمبود آب کاهش یافت. بحرینی‌نژاد و همکاران (۲۰۱۳) گزارش نمودند تنش خشکی مقدار تیمول^۸، کارواکرول، بتاکاریوفیلین و پاراسیمین^۹ در اسانس آویشن دنیایی را به‌طور معنی‌داری افزایش داد.

امامی بیستگانی و همکاران (۲۰۱۷b) بررسی اثر تنش خشکی و الیسیتور کیتوزان در شرایط آب و هوایی شهرکرد گزارش نمودند که تیمول و کارواکرول به عنوان مهم‌ترین ترکیب این گیاه شناخته شده (شکل ۳-۱)، که درصد تیمول در اسانس آویشن دنیایی در سال اول در شرایط

-
1. Anethole
 2. *Pimpinella anisum*
 3. Letchamo & Gosselin
 4. Delfine
 5. α -Pinene
 6. β -myrcene
 7. β -caryophyllene
 8. Thymol
 9. P-cymene

تنش خشکی ملایم افزایش یافت، در حالی که در سال دوم درصد تیمول تحت تیمار بدون تنش خشکی به دست آمد.



شکل ۳-۱ ارزیابی فیتوشیمیایی، بررسی ترکیبات اسانس براساس آنالیز جی سی مس (GC-MS) در گیاه آویشن
دنایی تحت تنش خشکی و الیستور کیتوزان اکتباس از امامی بیستگانی و همکاران (۱۳۹۵)

تحقیقی روی مرزه تابستانه نشان داد که در تنش متوسط میزان کارواکرول افزایش یافت، ولی میزان گاماترپینن کاهش می‌یابد (باهر و همکاران، ۲۰۰۲). پتروپولوز^۱ و همکارانش در سال ۲۰۰۸ در بررسی اثر تنش خشکی بر روی ترکیبات اسانس جعفری^۲ متوجه شدند که با افزایش سطوح تنش خشکی میزان برخی از ترکیبات اسانس از جمله پاراسیمین و ترینولن^۳ به‌طور قابل ملاحظه‌ای افزایش می‌یابد. در یک بررسی اثر تنش خشکی بر درصد ترکیبات تشکیل دهنده اسانس زیره سیاه مورد تحقیق قرار گرفت. درصد و برخی از ترکیبات تشکیل

1. Petropoulos
2. Parsley
3. Terpinollene

دهنده اسانس از جمله لیمونن و کارون به‌طور قابل ملاحظه‌ای افزایش یافت (دنفورد و وازکوئز^۱، ۲۰۰۵). در یک مطالعه، اثر تنش خشکی روی گیاه ریحان نشان داد که تنش خشکی باعث افزایش بیان ژن‌های مربوط به آنزیم‌های تولیدکننده مونوترپن‌هایی مثل ژرانیول دهیدروژناز می‌شود (سانگوان و همکاران، ۲۰۰۱).

نتایج تحقیقات انجام شده روی گیاه پونه کوهی مکزیکی^۲ نشان داد که درصد اسانس این گیاه دارویی با اعمال تنش خشکی افزایش چشمگیری یافت (دنفورد و وازکوئز، ۲۰۰۵). تنش خشکی درصد اسانس بیشتر گیاهان دارویی را افزایش می‌دهد، چون در موارد استرس متابولیت‌های بیشتری تولید شده و این مواد باعث جلوگیری از عمل اکسیداسیون در سلول می‌شوند (فراهمانی و همکاران، ۲۰۰۸). فاکر باهر و همکاران (۱۳۸۰) تأثیر تنش آبی را بر ارتفاع گیاه، شاخساره و عملکرد اسانس مرزه بررسی کردند. آن‌ها نشان دادند که اگرچه بالاترین سطح تنش آبی، ارتفاع بوته، وزن تازه و خشک مرزه را کاهش داد، اما میزان اسانس در مرحله گلدهی به‌طور معنی‌داری افزایش یافت (باهر و همکاران، ۲۰۰۲).

ملک‌پور و همکاران (۱۳۹۴) دریافتند که عوامل و فاکتورهای مختلف اثر قابل توجهی بر میزان برخی از ترکیبات عمده اسانس ریحان دارند. همچنین مشخص شد که ترکیبات تشکیل دهنده اسانس با اعمال تنش خشکی تغییر کرده است، به‌طوری که برخی ترکیبات به ترکیبات دیگر تبدیل می‌شوند و یا با اعمال تنش برخی ترکیبات افزایش و برخی کاهش نشان می‌دهند. همچنین متذکر شدند، میزان ترکیب متیل چاویکول، به عنوان یک ترکیب اصلی در اسانس ریحان، به‌طور قابل توجهی تحت سطوح مختلف تنش خشکی قرار نگرفت، اگرچه با اعمال تنش، مقدار آن به میزان اندکی افزایش یافت.

سانگوان و همکاران (۲۰۰۱) در بررسی اثر تنش خشکی روی گیاه ریحان مشخص نمودند که خشکی باعث افزایش بیان ژن‌های مربوط به آنزیم‌های تولیدکننده مونوترپن‌هایی مانند ژرانیول دهیدروژناز می‌شود. تحقیقات گذشته نشان داده است که با تنش خشکی تریپن‌های موجود در اسانس گیاهان دچار نواآرایی و اکسایش می‌شوند که نتیجه آن تشکیل ترکیب‌های

1. Dunford & Vazques

2. Mexican Oregano

ترپنی جدید است که دارای ساختار مولکولی و اثرات دارویی متفاوت می‌باشد (شکل ۵-۱). مطالعات نشان داده‌اند که امکان وجود چندین زنجیره ارتباطی بین مسیر ایزوپرنوئیدی با سایر مسیرهای متابولیکی وجود دارد که امکان انتقال و ایجاد رقابت بر سر پیش ماده‌های کربنی برقرار می‌کند (همرلین و همکاران، ۲۰۱۲).

به‌طور کلی به نظر می‌رسد که گیاهان دارویی واکنش‌های متفاوتی نسبت به تنش خشکی در عملکرد و مواد مؤثر تولیدی داشته باشند. براساس نوع گونه، تنش خشکی می‌تواند موجب افزایش یا کاهش مواد ثانویه و یا بدون اثرگذاری بر تولید آن‌ها باشند.

۱-۱۲ ترکیبات فنلی و فلاونوئیدها

ترکیبات فنلی^۱ شامل گروه بزرگی از متابولیت‌های ثانویه هستند که دارای واحدهای OH یا OCH_3 می‌باشند و در بافت‌های گیاهی به مقدار فراوان یافت می‌شوند (لین^۲ و همکاران ۲۰۱۶). این ترکیبات دارای نقش‌های متعدد اکولوژیکی و فیزیولوژیکی نظیر نقش‌های دفاعی و آنتی اکسیدانی می‌باشند (قاسمی پیربلوطی، ۱۳۸۸ و آندره^۳ و همکاران، ۲۰۰۹).

ترکیب‌های فنلی با منشأ گیاهی اهمیت خاصی در تغذیه جوامع انسانی دارند. این ترکیب‌ها عمدتاً از فنیل آلانین^۴ و در حد کمتر در برخی گیاهان، از تیروزین^۵ مشتق می‌شوند، در مقادیر زیاد در گونه‌های گیاهان خانواده نعنائیان مخصوصاً در مرزنجوش، مریم‌گلی، رزماری، آویشن و ریحان قابل مشاهده هستند. ترکیبات فنولیک به‌طور مستقیم به خاصیت آنتی اکسیدانی گیاه کمک می‌کنند و گروه مهمی از آنتی اکسیدان‌های طبیعی موجود در گیاهان را تشکیل می‌دهند (آویکاء^۶ و همکاران، ۲۰۰۳).

بنابراین اندازه‌گیری محتوای فنلی ریحان در تیمارهای مختلف اهمیت زیادی دارد. در اکثر

1. Phenolic compounds

2. Lin

3. Andre

4. Phenylalanine

5. Tyrosine

6. Awika

مطالعات، تجمع ترکیبات فنلی در پاسخ به تنش‌های زیستی و غیرزیستی از جمله پاتوژن‌ها گزارش شده است (برونی و ساچتی^۱، ۲۰۰۹). بررسی میزان فلاونوئید کلز^۲ در شرایط تنش آبی نشان داد که این ماده به عنوان متابولیت ثانویه در گیاه افزایش می‌یابد (سنگ‌تراش و همکاران، ۲۰۰۹).

هنگامی که گیاه در معرض تنش خشکی قرار می‌گیرد، مقدار زیادی از گونه‌های فعال اکسیژن مانند رادیکال سوپراکسید (O_2^-)، پراکسید هیدروژن (H_2O_2) و رادیکال هیدروکسیل ($OH^\cdot$) تولید می‌شود، چراکه در شرایط تنش کمبود آب، روزنه‌ها در گیاه بسته می‌شوند و متعاقب آن غلظت CO_2 در بافت مزوفیل کاهش می‌یابد و به دنبال این وضعیت واکنش‌های تاریکی^۳ فتوسنتز مختل شده و محصولات حاصل از واکنش‌های روشنایی که شامل آدنوزین تری فسفات^۴ و نیکوتین آمید آدنین دی نوکلئوتید فسفات^۵ است، مصرف نمی‌شود (جیانگو و همکاران، ۲۰۱۸). در چنین شرایطی به علت عدم اکسید شدن مولکول مصرف $NADP^+$ جهت دریافت الکترون کاهش می‌یابد، بنابراین مولکول اکسیژن در مسیر زنجیره انتقال الکترون به عنوان پذیرنده جانشین الکترون عمل می‌کند و منجر به شکل‌گیری گونه‌های ROS می‌گردد (بن‌احمد و همکاران، ۲۰۰۹، بلوخینا^۶ و همکاران، ۲۰۰۳ و مرشدلو و همکاران، ۲۰۱۷a). بسیاری از ترکیبات فنلی از جاروب‌کننده‌های بسیار کارآمد H_2O_2 ، رادیکال‌های هیدروکسیل و پراکسیل هستند (گا^۷ و همکاران، ۲۰۰۰ و بابار^۸ و همکاران، ۲۰۱۴). زیرا به عنوان گروه‌های قوی الکترون دهنده و پروتون دهنده عمل می‌کنند (امامی بیستگانی و همکاران، ۲۰۱۸؛ سیوم^۹ و همکاران، ۲۰۰۶، یانگ و همکاران، ۲۰۰۱ و بلوخینا و همکاران، ۲۰۰۳). به طور کلی، در پاسخ به تغییرات زیست محیطی، گیاهان ظرفیت خود را برای بیوستت ترکیبات فنلی افزایش می‌دهند (پونت گارزا^{۱۰} و

1. Bruni & Sacchetti

2. Brassica napus

3. Dark reaction

4. Adenosine triphosphate (ATP)

5. Nicotinamide adenine dinucleotide phosphate (NADPH)

6. Blokhina

7. Gao

8. Babbar

9. Seyoum

10. Puente-Garza

همکاران ۲۰۱۷؛ بیزا و لوئیس^۱، ۲۰۰۱ و کالدول^۲ و همکاران، ۲۰۰۷). نتایج ملک‌پور و همکاران (۱۳۹۴) نشان داد که محتوی فلاونوئیدها و ترکیبات فنلی ریحان تحت شرایط تنش خشکی افزایش می‌یابد. افزایش مقدار این ترکیبات احتمالاً به دلیل نقش آنتی اکسیدانی آن‌ها در برابر ROS‌ها می‌باشد. چانگ^۳ و همکاران (۲۰۰۶) نیز دریافتند که کمبود آب باعث افزایش مقدار کل ترکیبات فنلی در رهمانیا^۴ می‌شود. همچنین مانوکیان^۵ (۲۰۱۱) گزارش داد که استرس خشکی به‌طور مثبت محتوای پلی فنلی را در بادرنجبویه تحت تأثیر قرار می‌دهد.

به‌طور کلی، تولید فنل در بافت‌های گیاهی تحت تأثیر تنش خشکی افزایش می‌یابد (ویدنر^۶ و همکاران، ۲۰۰۹). از سوی دیگر، برخی از پژوهشگران کاملاً اثر معکوس مشاهده کرده‌اند. به عنوان مثال کرول^۷ و همکاران (۲۰۱۴) گزارش کردند که تنش خشکی مانع از سنتز ترکیبات فنلی در برگ و ریشه انگور^۸ می‌شود. همچنین ویدنر و همکاران (۲۰۰۹) گزارش کردند محتوای کل فنل، تانن‌ها^۹ و اسیدهای فنلی ریشه انگور در نمونه‌های تحت استرس خشکی کمتر از نمونه شاهد بود. چنین اختلاف بارزی در نتایج آزمایشات را می‌توان به اختلاف در مدت زمان تنش و مراحل نمو گیاه نسبت داد.

فلاونوئیدها گروه بزرگی از ترکیبات فنلی و متشکل از پانزده کربن هستند. این ترکیب پانزده کربنه دارای دو حلقه آروماتیک است که توسط یک پل سه کربنی به یکدیگر متصل می‌شوند. فلاونوئیدها با شناسایی تعداد و موقعیت گروه‌های OH، کار پاکسازی رادیکالی را انجام می‌دهند (پانالا^{۱۰} و همکاران، ۲۰۰۱، چن^{۱۱} و همکاران، ۲۰۰۲ و آمیک^{۱۲} و همکاران، ۲۰۰۳). خواص آنتی اکسیدانی فلاونوئیدها همچنین به اثر بازدارندگی آن‌ها در تنفس

1. Bieza & Lois

2. Caldwell

3. Chung

4. *Rehmannia glutinosa*

5. Manukyan

6. Weidner

7. Krol

8. *Vitis vinifera* L.

9. Tanene

10. Pannala

11. Chen

12. Amic

میتوکندری برمی‌گردد (سنگ‌تراش و همکاران، ۲۰۰۹). به طور کلی، مقدار فلاونوئیدها در شرایط تنش‌های محیطی افزایش یافته و در محافظت گیاه در برابر این تنش‌ها نقش دارد (لین و همکاران ۲۰۱۶).

از مهم‌ترین اثراتی که در تحقیقات امروزی برای فلاونوئیدها قائل شده‌اند خواص آنتی‌اکسیدانی قوی آن‌هاست (عسگری و همکاران، ۱۳۸۴ و امامی بیستگانی و همکاران، ۲۰۱۷b). فلاونوئیدها از آنتی‌اکسیدان‌های قوی هستند که اثرات مهمی را در بیولوژی سلولی دارند. یکی از این اثرات مهم در جمع‌آوری رادیکال‌های آزاد است که علاوه بر آسیب به سلول‌ها، در گسترش تومورهای سرطانی نقش بسزائی دارند. طی تحقیقاتی نشان داده شده است که این ماده نقش مهمی در جلوگیری از جهش‌های ژنی و گسترش تومورهای سرطانی دارد (رافا^۱ و همکاران، ۲۰۱۷). از طرفی، امروزه مصرف آنتی‌اکسیدان‌های سنتتیک به دلیل سمیت آن‌ها محدود و توجه جوامع پزشکی به استفاده و یافتن آنتی‌اکسیدان‌های طبیعی معطوف گشته است (عسگری و همکاران، ۱۳۸۴).

تجمع برخی از فلاونوئیدها، شاهدهی بر استرس (تنش) است، ولی نقش فلاونوئیدها در تنش تا حدود زیادی ناشناخته باقی مانده است. در بسیاری از موارد، این مواد نقش آنتی‌اکسیدانی را به عنوان بخشی از پاسخ گیاه در برابر تنش بازی می‌کنند. شواهدی موجود است که فلاونوئیدها در گیاهان، در کاهش اثرات تشعشعات مضر و مواد سمی و همچنین تنظیم پاسخ گیاهان در برابر تنش از طریق کنترل انتقال اکسین‌ها نقش دارد (وینکل- شیرلی^۲، ۲۰۰۲ و بوریدجی^۳ و همکاران، ۲۰۰۷).

۱-۱۳ تنش خشکی و تأثیر آن بر آلکالوئیدها

آلکالوئیدها یک گروه متنوع از ترکیبات نیتروژن دار با وزن مولکولی کم هستند. تعداد آلکالوئیدهای شناخته شده حدود ۱۵۰۰۰ ذکر شده است و به‌طور تقریبی در ۲۰ درصد از گیاهان

1. Raffa
2. Winkel- Shirley
3. Beveridge

آوندی یافت می‌شوند (صافی^۱، ۲۰۰۷). آلکالوئیدها را بر اساس منبع، پاسخ‌های فیزیولوژیکی و پیش‌ماده‌های بیوسنتزی (از آمینواسید مشتق شده باشند و یا حلقه هتروسایکلک و یا هر دو) نام‌گذاری می‌کنند که شامل ۱- آلکالوئیدهای بدون حلقه هتروسایکلک و ۲- آلکالوئیدهای دارای حلقه هتروسایکلک می‌باشند. آلکالوئیدهای دارای حلقه هتروسایکلک به عنوان متابولیت ثانویه نقش دفاعی در حفاظت گیاه در برابر علفخواران و عوامل بیماری‌زا به عهده دارند که خود این گروه براساس نوع حلقه به زیرگروه‌های مختلف تقسیم می‌شود. به نظر می‌آید که بیشتر آلکالوئیدها علاوه بر نقش زیستی، نقش دارویی، تحریک‌کننده و سمی دارند (فاجینی و اس‌تی-پی‌یر^۲، ۲۰۰۵).

معمولاً متابولیت‌های ثانویه در سه خانواده مولکولی بزرگ، گروه ترکیبات نیتروژن دار، ترین‌ها و فنول‌ها در نظر گرفته می‌شوند (بورگاد^۳ و همکاران، ۲۰۰۱). در ساختمان بسیاری از متابولیت‌های ثانویه گیاهان، ازت وجود دارد. ترکیباتی که در این گروه قرار دارند ترکیبات دفاعی ضد گیاهخواران هستند که آلکالوئیدها^۴ و گلیکوزیدهای سیانوزنیک^۵ در این دسته از این ترکیبات قرار می‌گیرند. این ترکیبات به علت ایجاد مسمومیت در انسان و خواص دارویی به شدت مورد توجه قرار گرفته‌اند. بیشتر متابولیت‌های ثانویه نیتروژن دار از آمینواسیدهای مشترکی ساخته می‌شوند (یحیی زاده و همکاران، ۲۰۱۸).

حضور آلکالوئید مورفین و ماده ضد میکروبی و ضد سرطانی سنگوئینارین^۶ در گونه‌های مختلف جنس خشخاش^۷ سبب شده است که این گیاهان به یکی از مهم‌ترین و با ارزش‌ترین گیاهان در صنعت داروسازی تبدیل شوند. عوامل محیطی باعث تغییراتی در رشد گیاهان دارویی و نیز در مقدار و کیفیت مواد مؤثره آن‌ها (نظیر آلکالوئیدها، گلیکوزیدها^۸، استروئیدها^۹، روغن‌های فرار (اسانس‌ها) می‌گردد (امیدیگی، ۱۳۸۸).

1. Saufi

2. Facchini & St- Pierre

3. Bourgaud

4. Alkaloid

5. Cyanogenic glycosides

6. Sanquinrine

7. Papaver

8. Glycoside

9. Steroid

نتایج داودنیا و همکاران (۱۳۹۶) نشان داد که نوع تنش اثر معنی‌داری بر محتوی آلکالوئید کل گیاه خشخاش داشت. به‌طوری که مقادیر این صفت در پاسخ به تنش‌ها افزایش یافت. مقایسه میانگین اثر متقابل تنش × گونه نشان داد که بیشترین (۲/۲۴) جذب در هر گرم وزن تر) و کمترین (۱/۶۴) جذب در هر گرم وزن تر) میزان آلکالوئید کل به ترتیب مربوط به گونه خشخاش کبیر^۱ در تنش خشکی و گونه خشخاش^۲ در شرایط عدم تنش بود.

طبق نتایج، گونه خشخاش *P.somniferum* می‌تواند با کمترین کاهش در خصوصیات مورفولوژیکی، مقدار بالایی از آلکالوئیدها را تولید کند. همچنین در این تحقیق، تغییرات بیان ژن‌های DIOX2، BBE1 و DBOX به وسیله روش qRT-PCR تعیین گردید. نتایج نشان داد که تنش خشکی و گونه اثر معنی‌داری روی بیان ژن‌های مذکور داشتند. تنش خشکی سبب افزایش بیان ژن‌ها گردید، به‌طور کلی بیان ژن‌ها در ریشه همه گونه‌ها بالاتر از مقدار آن در برگ‌ها بود. براساس نتایج، بیشترین بیان ژن‌های DIOX2، BBE1 و DBOX (به ترتیب با مقادیر ۷/۱۴، ۴/۲۹ و ۶/۰۹) در بافت ریشه در شرایط خشکی و بافت ریشه در شرایط تنش خشکی در گونه خشخاش کبیر بود و ژن‌های مذکور در دو گونه *P.somniferum* و خشخاش کبیر بالاترین مقدار بیان را نسبت به گونه‌های دیگر داشتند. اس‌زابو^۳ و همکاران (۲۰۰۳) نیز گزارش کردند که تنش خشکی در گونه *P.somniferum* سبب افزایش محتوی آلکالوئیدی گردید، به‌طوری که میزان مورفین، کدئین^۴ و نارکوتین^۵ در خشخاش به‌طور معنی‌داری افزایش پیدا کرد. در حالی که تنش میکوتوکسین^۶ تأثیری بر محتوی آلکالوئید خشخاش نداشت. در همین رابطه گزارش شده است که در تنش خشکی مقدار متابولیت‌های ثانویه در خشخاش افزایش می‌یابد (آکولا و راویشانکار^۷، ۲۰۱۱). در مطالعه‌ای که در آن به تأثیر نوع واریته و تنش خشکی بر روی محتوی ایندول آلکالوئید^۸ در گیاه دارویی پرپوش^۹

1. *Papaver bracteatum*

2. *Papaver somniferum*

3. Szouba

4. Codeine

5. Narcotine

6. Mycotoxin

7. Akula & Ravishankar

8. Indole alkaloid

9. *Catharanthus roseus*

پرداخته شده بود، گزارش کرده اند که تنش خشکی میزان متابولیت مذکور را افزایش داد ولی میزان آن در واریته Rosea بیشتر از واریته Alba بود که با تفاوت محتوی آلکالوئیدی گونه‌های مختلف جنس خشخاش در تحقیق داودنیا و همکاران (۱۳۹۶) همسو می‌باشد (جلیل^۱ و همکاران، ۲۰۰۸).

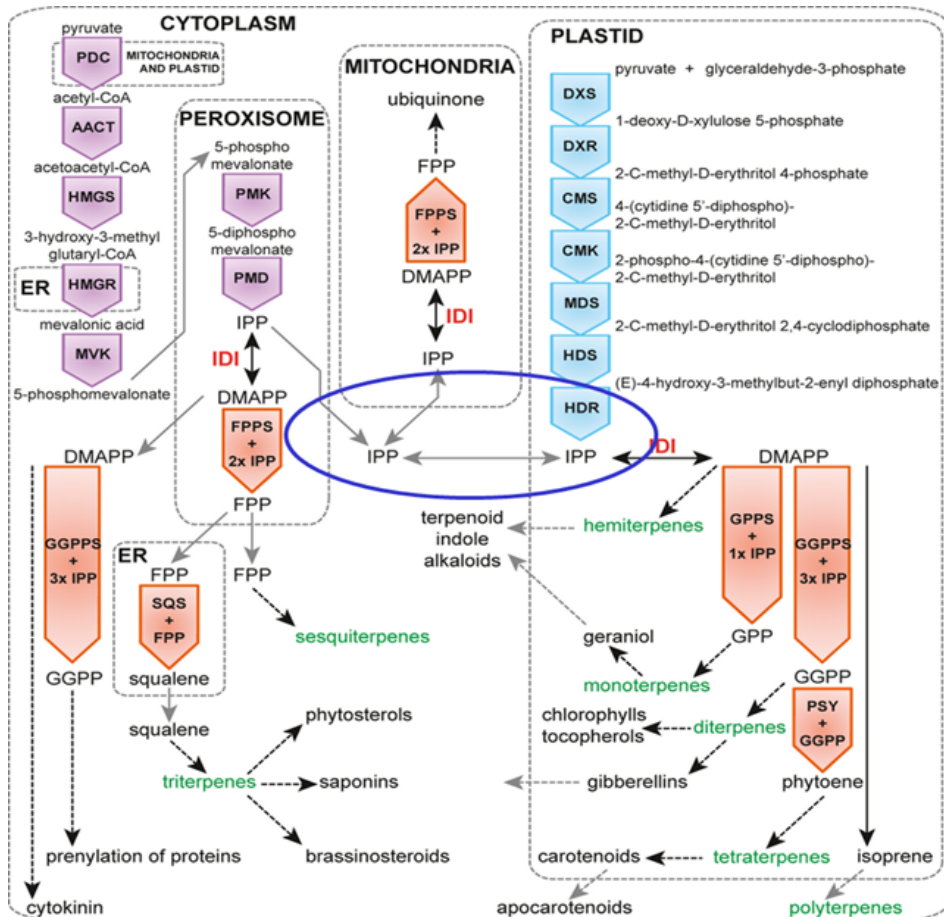
۱-۱۴ ژن‌های دخیل در بیوسنتز مواد مؤثره و تأثیر تنش کم آبی بر آن‌ها

تنش خشکی به عنوان یکی از تنش‌های محیطی است که بر متابولیسم و ویژگی‌های رشدی گیاهان تأثیر بسزایی دارد. گیاهان از مکانیسم‌های متعدد فیزیولوژیکی و مرفولوژیکی جهت پاسخ و سازگاری به تنش خشکی استفاده می‌کنند (مرشدلو و همکاران، ۲۰۱۷a و لوکاس و همکاران، ۲۰۱۵). برای تولید ترپن‌ها در گیاهان دو مسیر مختلف شامل ۱- مسیر سیتوزولی (مسیر موالونات^۲) و ۲- مسیر پلاستیدی^۳ (مسیر ۲-سی-متیل-اریتریتول-۴-فسفات^۴) وجود دارد. در مسیر بیوشیمیایی موالونات، سزکوئی ترپن‌ها^۵، تری ترپن‌ها^۶ و پلی ترپن‌ها^۷ و در مسیر بیوسنتزی پلاستیدی مونوترپن‌ها، دی ترپن‌ها^۸ و تتراترپن‌ها^۹ تولید می‌شوند (رودیچ^{۱۰} و همکاران، ۲۰۰۵، روهمر^{۱۱}، ۲۰۰۳). در مسیر (MEP) ابتدا پیرووات^{۱۲} و دی گلیسرآلدئید^{۱۳} با یکدیگر ترکیب شده و دی اکسی زایللو ۵ فسفات^{۱۴} را تولید می‌کنند که این ماده توسط آنزیم ۱ فسفات^{۱۵} به دیاکسی دی زایلوز ۵- فسفات ردوکتوایزومراز^{۱۶} به (MEP) تبدیل می‌شود. (شکل ۱-۴).

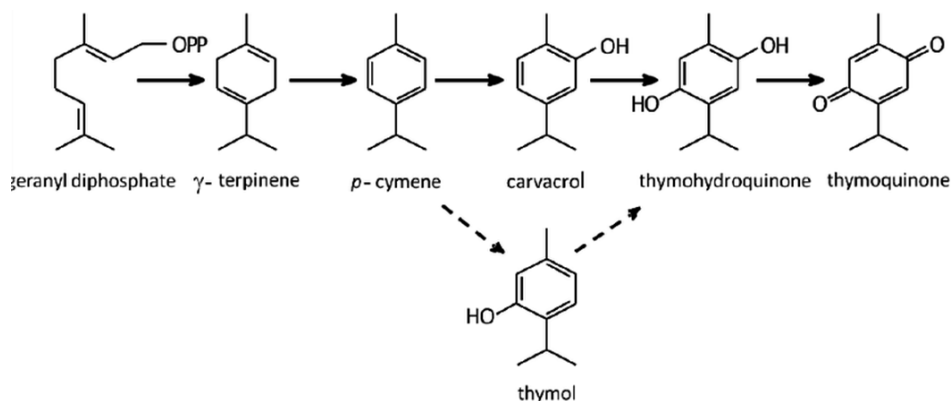
1. Jaleel
2. Mevalonate pathway
3. Plastid pathway
4. 2-C-Methyl-D-erythritol-4-phosphate (MEP)
5. Sesquiterpene
6. Triterpene
7. Polyterpenes
8. Diterpene
9. Tetraterpene
10. Rohdich
11. Rohmer
12. Pyruvate
13. D-glyceraldehyde (G3P)
14. Deoxyxylulose-5-phosphate (DXP)
15. 1-phosphate enzyme
16. Deoxy-D-xylulose-5-phosphate reductoisomerase (DXR)

DXR به عنوان يك نقطه كنترلی مهم در این مسیر ژن عمل می‌کند، زیرا فعالیت این آنزیم اولین مرحله اصلی و متمایزکننده MEP از مسیر موالونات می‌باشد. در پایان این مسیر بیوسنتزی، مسیر دی متیل آلیل دی فسفات^۱ و مسیر ایزوپنتیل دی فسفات^۲ به وجود می‌آیند، این دو ماده قابلیت فسفات تبدیل به یکدیگر را دارند. در ادامه با ترکیب شدن این دو ماده تحت تأثیر ژرانیل دی فسفات سنتاز^۳، ژرانیل دی فسفات^۴ پیش ماده ساخت مونوترپن‌ها تولید می‌شود. این ماده تحت تأثیر آنزیم‌های مونوترپن سنتازها^۵ به مونوترپن‌های مختلف تبدیل می‌شود. سه هیدروکسی-سه متیل کوآنزیم A-ردوکتاز^۶ که آنزیمی به شدت حفاظت شده در یوکاریوت‌ها است، در سنتز حد واسط‌های ترپنوئیدی دارای اهمیت است. در مسیر موالونات سه واحد استیل کوآنزیم A^۷ به منظور تشکیل با-۳-هیدروکسی-۳-متیل-گلوئاریل کوآنزیم A^۸ با هم ترکیب می‌شوند که در نهایت به موالونات تبدیل می‌شود. احیای HMG-CoA به موالونات به وسیله آنزیم هیدروکسی متیل گلوئاریل کوآنزیم A ردوکتاز^۹ انجام می‌شود (چاپل^{۱۰}، ۱۹۹۵).

-
1. Dimethylallyl pyrophosphate (DMAPP)
 2. Isopentenyl pyrophosphate (IPP)
 3. Geranyl diphosphate synthase (GPPS)
 4. Geranyl pyrophosphate
 5. Monoterpene synthases
 6. 3-hydroxy-3-methylglutaryl-CoA reductase (HMGR)
 7. Acetyl coenzyme A
 8. 3-hydroxy-3-methylglutaryl CoA (HMG-CoA)
 9. TvHMGR
 10. Chappell



شکل ۴-۱ بیوسنتز ترپنوئیدها در دو مسیر پلاستییدی و سیتوزولی اقتباس از موسس^۱ و همکاران (۲۰۱۳)



شکل ۱-۵ مسیر بیوسنتزی تیمول اقتباس از کروکول (۲۰۱۲)

در مطالعه‌ای که کروکول^۱ (۲۰۱۱) روی ژن‌های دخیل در تنظیم مسیر ترپن سینتاز^۲ در گیاه مرزنجوش انجام دادند مشخص شد که با توجه به همبستگی ترکیبات اسانس با غلظت رونوشت نسبی^۳ و مطلق^۴ ترپن سینتاز در لاین‌های مختلف گیاه مرزنجوش، فعالیت مونوترپن سینتاز عمده‌تاً در سطح رونویسی تنظیم می‌شود و همچنین مونوترپن فنلی الکل تیمول از گاما ترپین مشتق شده که یک محصول از یک مونوترپن سینتاز تکی می‌باشد. در این مطالعه مشخص گردید که سطح بیان ترپن سینتازها مستقیماً ترکیبات اسانس را کنترل می‌کند (شکل ۱-۵).

شناسایی و بررسی یک ترپن سینتاز در مگنولیا^۵ به نام آلفا ترپینئول سینتاز^۶ (Mg17) نشان داد که این ترپن سینتاز از نظر منشأ با TPS-b در یک گروه قرار می‌گیرد و در واقع یک مونوترپن سینتاز می‌باشد. با این وجود این ژن توانست از هر دو پیش ماده ژرانیال پیروفسفات^۷

1. Crocoll
2. Terpene synthetase
3. Relative transcription
4. Comprehensive transcription
5. Magnolia
6. α - terpineol synthase
7. Geranyl pyrophosphate (GPP)

و فarnesyl پیروفسفات^۱ جهت تولید ترکیبات مونوترپنی و سزکوئی ترپنی استفاده نماید. استفاده از ترکیب FPP به عنوان سوسترمانجر به تولید سزکوئی ترپن‌های بیسابولنئید^۲ توسط آنزیم Mg17گردید. این ترکیبات عبارت است از: ای-آلفا بیسابولن^۳ (به عنوان ترکیب اصلی)، آلفا بیسابولن، بتا سزکوئی فیلاندرن^۴ و زد-آلفا بیسابولن^۵ زد آلفا بیسابولن ترکیب غالب اسانس در یکی از جمعیت‌های مورد بررسی در این مطالعه بود (لی^۶ و همکاران، ۲۰۰۸).

در مطالعه‌ای که رامک و همکاران (۲۰۱۳)، به منظور بررسی مسیرهای بیوسنتزی اسانس در گیاه مرزه خوزستانی انجام دادند، بیان کردند که مسیر متیل اریتریتول فسفات یا MEP مسیر اصلی بیوسنتز ترکیبات اسانس در کشت شاخساره مرزه خوزستانی می‌باشد که IPP مورد نیاز جهت سنتز کارواکرول را فراهم می‌نماید. در این مطالعه همچنین مشخص شد که میزان بیان و فعالیت آنزیم DXR تأثیر کلیدی را در بیوسنتز کارواکرول دارد، به طوری که استفاده از موانولین (بازدارنده مسیر موالونات) منجر به افزایش میزان کارواکرول و همچنین افزایش فعالیت DXR و بیان ژن مربوط به آن گردید.

در مطالعه‌ای که به منظور بررسی تغییر میزان آرتمیزین و ترکیبات اسانس در گیاهان درمنه خزری (تحت شرایط طولانی تنش خشکی (تنش متوسط (۶۰٪) و شدید (۴۰٪) صورت گرفت مشخص شد که آرتمیزینین، آرتمیزینیک اسید^۷، دی هیدرو آرتمیزینیک اسید^۸ و محتوای اسانس به طور مثبتی با رشد و توسعه گیاه در ارتباط بودند ولی به هر حال به طور منفی به همراه تنش آبی مدوله شد. در این مطالعه به طور جالبی برخی از مونوترپن‌ها، تمامی سزکوئی ترپن‌ها و دیگر ترکیبات فرار با وزن ملکولی پایین در ترکیبات اسانس در تیمار تنش کم آبی القا شدند. همچنین تنش کم آبی منجر به کاهش تراکم و اندازه کرک‌های غده‌ای در این گیاه گردید. در این مطالعه اکثر ژن‌های مورد بررسی در مسیر بیوسنتزی متابولیت‌ها تنظیم

1. Farnesyl pyrophosphate (FPP)

2. Bisabolonoid

3. (E)- α - bisabolene

4. B- sesquiphellandrene

5. (Z)- α -Bisabolene

6. Lee

7. Artemisinic acid

8. Dihydroartemisinic acid

رو به پایین^۱ داشتند، از جمله میزان رونویسی در دو ژن مرتبط با مسیر بیوسنتزی آرتمیزینین^۲ (CYP71AV1) دارای تنظیم رو به پایین بودند. همچنین میزان رونویسی فاکتور رونویسی AaWRKY به طور قابل ملاحظه‌ای تحت شرایط تنش کم آبی کاهش پیدا کرد. تغییر در الگوی بیان ژن‌ها در دو مسیر بیوسنتز اسانس بیانگر تغییر جریان متابولیکی در این مسیرها به نفع ترکیبات خاص می‌باشد که تحت تنش خشکی نیز این جریان‌های متابولیکی دچار تغییراتی می‌شوند (مرشدلو و همکاران، ۱۳۹۵؛ به نقل از یاداو^۳ و همکاران، ۲۰۱۴).

در تحقیقی که به منظور بررسی تأثیر تنش کم آبی بر بیان ژن‌های دخیل در بیوسنتز رزمارینیک اسید^۴ روی گیاه بادر شبویه صورت گرفت، بیشترین بیان ژن‌های مورد مطالعه (RAS، PAL و TAT) تحت شرایط تیمار ۷۵ درصد ظرفیت زراعی به همراه تیمار ۳۰ پی پی ام نانوذره تیتانیوم مشاهده گردید. به طوری که بیان نسبی ژن RAS تحت تأثیر این تیمار حدود ۲۰ برابر افزایش نشان داد (کمالی‌زاده و همکاران، ۱۳۹۲).

تغییر در محتوی و ترکیبات و همچنین الگوی بیان ژن‌های دخیل در بیوسنتز اسانس در گیاهان ناشی از کارایی یا فعالیت مسیرهای متیل اریتریتول و موالونات می‌باشد (لوکاس و همکاران، ۲۰۱۵). اثر تنش خشکی روی گیاهان از جمله ریحان نشان داد که خشکی باعث افزایش بیان ژن‌های مربوط به تولید آنزیم‌های تولیدکننده مونوترپن‌ها مثل آنزیم چاویکول-O-متیل ترانسفراز^۵ که عمل متیلاسیون چاویکول را در گیاه ریحان بر عهده دارد می‌گردد، (شکل ۱-۶) ژن آن در کرک‌های غده‌ای سپر مانند سطح برگ از بیان بالایی برخوردار است. در پژوهش ملک‌پور و همکاران (۱۳۹۴) آنالیزهای نیمه کمی با نرم افزار Photo capMw و همچنین نتایج حاصل از اندازه‌گیری بیان ژن CVOMT نشان داد که میزان نسبی بیان ژن مذکور در تیمارهای تنش خشکی به طور معنی‌داری تغییر نموده است. کمبود آبیاری باعث افزایش معنی‌دار میزان بیان ژن CVOMT می‌شود و بیان نیمه کمی ژن CVOMT در گیاه ریحان تحت تنش خشکی افزایش یافت.

1. Backwards regulation

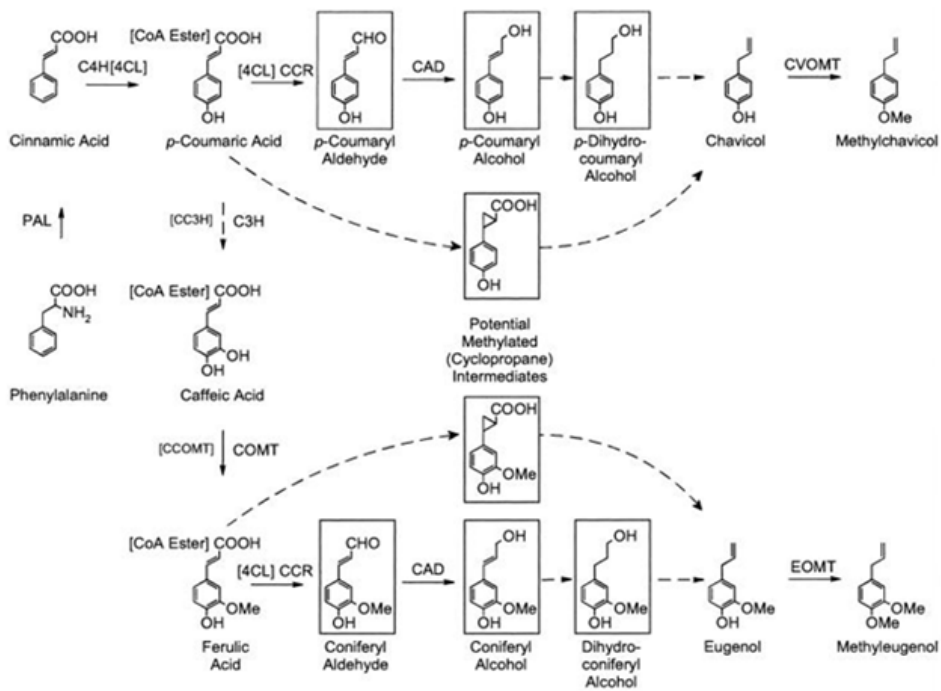
2. Artemisinin

3. Yadav

4. Rosmarinic acid

5. Chavicol O-methyltransferase (CVOMT)

به طور کلی به نظر می‌رسد تغییر در الگوی بیان ژن‌ها در دو مسیر بیوسنتز اسانس بیانگر تغییر جریان متابولیکی در این مسیرها می‌باشد و در واقع به نفع ترکیبات خاص می‌باشد، که تحت تنش خشکی نیز این جریان‌های متابولیکی دچار تغییراتی می‌شوند و همچنین تنش خشکی باعث افزایش بیان ژن‌های مربوط به تولید آنزیم‌های تولیدکننده مونوترپن‌ها می‌گردد. همچنین نشان داده شد تغییر در محتوی و ترکیبات و همچنین الگوی بیان ژن‌های دخیل در بیوسنتز اسانس در گیاهان ناشی از کارایی یا فعالیت مسیرهای متیل اریتریول و موالونات می‌باشد (یاداو و همکاران، ۲۰۱۴).



شکل ۱-۶ مسیر بیوسنتز متیل چاویکول (جانگ^۱ و همکاران، ۲۰۰۱)

فهرست منابع

- اسکندری، م. ۱۳۹۲. بررسی پارامترهای رشد و تغییرات درصد اسانس گیاه دارویی مرزه بختیاری (*Satureja bachtiarica* Bunge) تحت تأثیر ۲۸-هموبراسینولید و تنش خشکی. فصلنامه علمی- پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۲۹ (۱): ۱۸۶-۱۷۶.
- افشار محمدیان، م.، قناتی، ف.، احمدیانی، س و صدرزمانی، ک. ۱۳۹۵. اثر تنش خشکی بر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و میزان قندهای محلول پونه معطر (*Menta pulegium* L.). یافته‌های نوین در علوم زیستی. ۳: ۲۲۸-۲۳۷.
- اکبری‌نیا، ا.، خسروی‌فرد، م.، شریفی عاشورآبادی، ا و باباخانلو، پ. ۱۳۸۴. تأثیر دور آبیاری بر عملکرد و خصوصیات زراعی گیاه دارویی سیاه‌دانه (*Nigella sativa*). فصلنامه پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۲۱ (۱): ۷۳-۶۵.
- امامی بیستگانی، ز.، سیادت، س. ع.، بخشنده، ع. م.، قاسمی پیربلوطی، ع و هاشمی، م. ۱۳۹۵. اثر تنش خشکی، الیسیتور کیتوزان و کودهای مختلف (آلی و شیمیایی) بر خصوصیات فیزیولوژیک و فیتوشیمی آویشن دناپی (*Thymus daenensis* Celak.) در شرایط آب و هوایی شهرکرد. پایان‌نامه دکتری تخصصی زراعت. دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان. ۲۵۰ صفحه.
- امیدبیگی، ر. ۱۳۷۴. رهیافت‌های تولید و فرآوری گیاهان دارویی. جلد اول. انتشارات فکر روز. تهران. ۱۸۳ ص.
- امیدبیگی، ر. ۱۳۸۸. رهیافت‌های تولید و فرآوری گیاهان دارویی. جلد اول. انتشارات فکر روز. تهران. ۲۸۳ ص.
- آذر شریف، ز.، قنبری، ا.، خواجه، م.، قاسمی، س ۱۳۹۴. بررسی برخی صفات زراعی و کیفی زیره سبز تحت تأثیر برهم‌کنش رژیم کودی و کیفیت آب طی سال‌های آزمایش. نهمین کنگره علوم باغبانی. ۵ تا ۸ بهمن ماه اهواز.

باهر نیک، ز.، میرزا، م.، عباس زاده، ب و نادری حاجی باقر کندی، م. ۱۳۸۶. تأثیر تنش خشکی بر برخی فرایندهای متابولیسمی گیاه *Parthenium argentatum* Gray. فصلنامه علمی- پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۲۳ (۳): ۳۱۵-۳۲۲.

بحرینی نژاد، ب و رزمجو، خ. ۱۳۹۳. اثرات تنش خشکی بر شاخص‌های فیزیولوژیک رشد و خصوصیات فنولوژیک گیاه آویشن کوهی (*Thymus kotschyanus* Boiss.) فرآیند و کارکرد فیهی. ۷: ۶۷-۷۹.

بخشنده، ع. م. ۱۳۹۱. جزوه درسی فیزیولوژی تنش‌های محیطی. دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان.

بیدشکی، ا.، آروین، م. ج و مقصودی، ک. ۱۳۹۱. تأثیر ایندول بوتیریک اسید (IBA) بر رشد، عملکرد و میزان ماده مؤثره آلیسین در پیاز گیاه سیر (*Allium sativum* L.) در شرایط تنش کم آبی در مزرعه. فصلنامه علمی- پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۲۸ (۳): ۵۶۷-۵۷۷.

حسنی، ع. ۱۳۸۵. بررسی تأثیر تنش کم آبی بر رشد، عملکرد و میزان اسانس گیاه دارویی بادرشبو (*Dracocephalum moldavica*). فصلنامه تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۲۲ (۳): ۲۵۶-۲۶۱.

حسنی، ع و امیدبیگی، ر. ۱۳۸۱. اثر تنش آبی بر برخی خصوصیات مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی و متابولیکی گیاه ریحان. مجله دانش کشاورزی تبریز. ۱۲ (۳): ۴۷-۵۹.

حسنی، ع. ۱۳۸۴. اثر تنش آبی ناشی از پلی اتیلن گلایکول بر خصوصیات جوانه‌زنی گیاه ریحان (*Ocimum basilicum* L.) تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۲۱ (۴): ۵۳۵-۵۴۳.

داودنیا، ب.، احمدی، ج و فابریکی اورنگ، ص. ۱۳۹۶. ارزیابی اثر تنش‌های خشکی و شوری بر خصوصیات مورفولوژیکی و بیوشیمیایی چهار گونه از جنس *Papaver*. فصلنامه اکوفیتوشیمی گیاهان دارویی. ۵ (۲): ۲۴-۳۶.

رامک، پ.، خاوری‌نژاد، ر.، حیدری شریف‌آباد، ح.، رفیعی، م و خادمی، ک. ۱۳۸۶. تأثیر تنش آب بر میزان ماده خشک و رنگیزه‌های فتوسنتزی در دو گونه اسپرس. فصلنامه پژوهشی تحقیقات ژنتیک و اصلاح گیاهان مرتعی و جنگلی ایران. ۱۴ : ۸۰-۹۱.

زهداب سلمانسی، س. ۱۳۸۰. بررسی اثرات اکوفیزیولوژیک آبیاری و تاریخ کاشت بر روی رشد، عملکرد، اسانس و آنتول در گیاه دارویی انیسون. پایان نامه دکتری زراعت و اصلاح نباتات. دانشگاه تبریز.

صالحی‌ارجمند، ح. ۱۳۸۴. تأثیر تنش‌های محیطی در افزایش متابولیت‌های ثانویه در گیاهان. مجموعه مقالات همایش ملی توسعه پایدار گیاهان دارویی. انتشارات مؤسسه تحقیقات جنگل‌ها و مراتع. صص: ۳۰۷-۳۰۵.

عباس‌زاده، ب.، شریفی عاشورآبادی، ا.، لباسچی، م. ح.، نادری حاجی‌باقر کندی، م و مقدمی، ف. ۱۳۸۶. اثر تنش خشکی بر میزان پرولین، قندهای محلول، کلروفیل و آب نسبی (RWC) بادرنجبویه (*Melissa officinalis* L.). فصلنامه علمی-پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۲۳ (۴) : ۵۱۳-۵۰۴.

عسگری، ص.، نادری، غ و عسگری، ن. ۱۳۸۴. اثرات حفاظتی فلاونوئیدها در مقابل همولیز گلبولی ناشی از رادیکال‌های آزاد. تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۲۱ (۴) : ۵۱۵-۵۰۵.

علی‌آبادی فراهانی، ح.، لباسچی، م. ح.، شیرانی‌راد، ا و ولدآبادی، س. ع. ۱۳۸۶. تأثیر قارچ *Glomus hoi*، سطوح مختلف فسفر و تنش خشکی بر تعدادی از صفات فیزیولوژیکی گشنیز (*Coriandrum sativum* L.). فصلنامه علمی-پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۲۳ (۳) : ۴۱۵-۴۰۵.

عیسوند، ح. ر.، شرفی، ا و اسماعیلی، ا. ۱۳۹۲. بررسی اثرهای هیدرو و اسموپرایمینگ در دماهای مختلف بر جوانه‌زنی و رشد گیاهچه مرزه خوزستانی (*Satureja khuzistanica* Jamzad.) تحت تنش رطوبتی. فصلنامه علمی-پژوهشی

تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۲۹ (۲): ۳۴۳-۳۵۷.

فاکر باهر، ز.، رضایی، م. ب.، میرزا، م. و عباسزاده، ب. ۱۳۸۰. بررسی تغییرات کمی و کیفی اسانس مرزه (*Satureja hortensis* L.) در طی تنش خشکی در مزرعه. تحقیقات گیاهان دارویی و معطر. ۱۱: ۳۷-۵۱.

فؤادالدینی، م.، ثقه‌الاسلامی، م. ج. و موسوی، س. غ. ۱۳۹۴. تأثیر تنش کم آبی بر ویژگی‌های گیاهی کاسنی در تاریخ‌های کاشت متفاوت (*Cichorium intybus* L.). دوماهنامه علمی- پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۳۱ (۳): ۳۸۳-۳۹۵.

قاسمی پیربلوطی، ع. ۱۳۸۸. گیاهان دارویی و معطر (شناخت و بررسی اثرات آن‌ها)، انتشارات دانشگاه آزاد اسلامی، ۵۰۰ ص.

قربانلی، م.، بخشی خانیکی، غ. ر.، سلیمی الیزئی، ص. و هدایتی، م. ۱۳۸۹. اثر کمبود آب و برهم کنش آن با اسید اسکوربیک بر مقدار پرولین قندهای محلول و فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و گلوکاتیون پراکسیداز در سیاهدانه (*Nigella sativa* L.). فصلنامه علمی پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۲۶ (۴): ۴۶۶-۴۷۶.

کاظمی سعید، ف.، فرهی آشتیانی، ص. و شریفی عاشورآبادی، ا. ۱۳۸۱. اثر تنش کم آبی بر مؤلفه‌های عملکرد بذر در گیاه دارویی زیره سبز. پژوهش و سازندگی. ۱۵ (۱): ۴۲-۴۵.

کبیری، ر.، نصیبی، ف. و فرح‌بخش، ح. ۱۳۹۲. مطالعه برخی پارامترهای اکسیداتیو ناشی از تنش خشکی در گیاه سیاهدانه در شرایط کشت هیدروپونیک. فرآیند و کارکرد گیاهی. ۲ (۱): ۲.

کمالی زاده، م.، بی‌همتا، م. و پیغمبری، س. ع. ۱۳۹۲. اثر تنش کم آبی و نانوذره دی اکسید تیتانیوم (TiO_2) بر میزان تولید اسانس و بیان ژن‌های دخیل در مسیر بیوسنتز رزمارینیک اسید در گیاه بادرشبو (*Dracocephalum moldavica*). رساله دکتری. گروه زراعت و اصلاح نباتات. دانشکده علوم و مهندسی کشاورزی. دانشگاه تهران.

لباسچی، م. ح.، شریفی عاشورآبادی، ا. و مظاهری، د. ۱۳۸۲. اثر تنش خشکی بر تغییرات هیپریسین گل راعی. پژوهش و سازندگی، ۱۶ (۱): ۴۴-۵۱.

لباسچی، م. ح. و شریفی عاشورآبادی، ا. ۱۳۸۳. شاخص‌های رشد برخی گونه‌های گیاهان دارویی در شرایط مختلف تنش خشکی. فصلنامه پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۲۰ (۳): ۲۴۹-۲۶۱.

مرشدلو، م. ر.، سلامی، ع.، ناظری، و وکریکر، ل. ۱۳۹۴. ارزیابی فیتوشیمیایی، فیزیولوژیکی و بیان برخی ژن‌های دخیل در مسیر بیوستنز متابولیت‌های ثانویه در مرزنجوش (*Origanum vulgare* L.) تحت شرایط تنش کم آبی. پایان‌نامه دکتری دانشگاه تهران. ۳۰۰ صفحه.

ملک‌پور، ف.، سلیمی، ا. و قاسمی پیربلوطی، ع. ۱۳۹۴. اثر الیسیتورهای کیتوزان و جاسمونات بر خصوصیات فیزیولوژیکی، فیتوشیمیایی و بیان ژن چاویکول-0-متیل ترانسفراز در ریحان ایرانی تحت تنش خشکی. پایان‌نامه دکتری فیزیولوژی گیاهی. دانشگاه خوارزمی تهران. ۲۷۲ ص.

موسوی، غ.، ثقه‌الاسلامی، م. ج.، انصاری‌نیا، ا. و جوادی، ح. ۱۳۹۱. تأثیر تنش کم آبی و کود نیتروژن بر عملکرد و بازده مصرف آب در گیاه همیشه بهار (*Calendula officinalis* L.). فصلنامه علمی-پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۲۸ (۳): ۴۹۳-۵۰۸.

نعیمی، م.، علی‌اکبری، غ.، شیرانی‌راد، ا. ح.، حسنلو، ط. و عباس‌اکبری، غ. ۱۳۹۱. اثر کاربرد زئولیت و محلول پاشی سلنیم در شرایط تنش کم آبی بر روابط آبی و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در گیاه دارویی کدو پوست کاغذی. مجله به‌زراعی کشاورزی. ۱۴ (۱): ۶۷-۸۱.

on secondary metabolites in plants. *Plant signaling & behavior*. 6: 1720-1731.

Alavi-Samani, S. M., Ghasemi Pirbalouti, A., Ataei Kachouei, M and Hamedi, B. 2013. The influence of reduced irrigation on herbage, essential oil yield and quality of (*Thymus vulgaris*) and (*Thymus daenensis*). *Journal of Herbal Drugs*. 4: 109-113.

Alkire, B. H and Simon, J. E. 1993. Water management for midwestern peppermint (*Mentha x piperita* L.) growing in highly organic soils, Indiana, USA. *Acta horticulturae*. 344: 544-556.

Amic, D., Davidovic-Amic, D., Beslo, D. and Trinajstic, N. 2003. Structure radical scavenging activity relationships of flavonoids. *Croatica Chemica Acta*. 76(1): 55-61.

Amini, S., Ghobadi, C. and Yamchi, A. 2015. Proline accumulation and osmotic stress: an overview of P5CS gene in plants. *Journal of plant molecular breeding*. 2:44-55.

Andre, C. M., Schafleitner, R., Legay, S., Lefevre, I., Aliaga, C. A. A., Nomberto, G., Hoffmann, L., Hausman, J. F., Larondelle, Y and Evers, D. 2009. Gene expression changes related to the production of phenolic compounds in potato tubers grown under drought stress. *Phytochemistry*. 70: 1107-1116.

Apel, K and Hirt, H. 2004. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology*. 55: 373-399.

Awasthi, R., Bhandari, K and Nayyar, H. 2015. Temperature stress and redox homeostasis in agricultural crops. *Frontiers of Environmental Science & Engineering*. 1-51.

Awika, J. M., Rooney, L. W., Wu, X., Prior, R. L and Cisneroszevallos, L. 2003. Screening methods to measure antioxidant activity of sorghum (*Sorghum bicolor*) and sorghum products. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 51: 6657-6662.

Azizi, A., Yan, F and Honermeier, B. 2009. Herbage yield, essential oil content and composition of three oregano (*Origanum vulgare* L.) populations as affected by soil moisture regimes and nitrogen supply. *Industrial Crops and Products*. 29: 554-561.

Babbar, N.; Oberoi, H.S.; Sandhu, S.K.; Bhargav, V.K. 2014. Influence of different solvents in extraction of phenolic compounds from vegetable residues and their evaluation as natural sources of antioxidants. *Journal of Food science and Technology*. 51: 2568-2575.

Baghalian, K., Abdoshah, S., Khalighi-Sigaroodi, F and Paknejad, F. 2011. Physiological and phytochemical response to drought stress of German chamomile (*Matricaria recutita* L.). *Plant Physiology and Biochemistry*. 49: 201-207.

Baher, Z. F., Mirza, M., Ghorbanli, M and Rezaei, M. 2002. The influence of water stress on plant height, herbal and essential oil yield and composition in (*Satureja hortensis* L.). *Flavour and Fragrance Journal*. 17 (4): 275-277.

Bahernik, Z., Mirza, M., Abbaszadeh, B and Naderi Hajy Bagher Candy, M. 2007. The effect of metabolism in response to water stress in *Parthenium argentatum* Gray. *Iranian Journal of Medicinal and Aromatic Plants*. 23: 315-322.

Bahreyninejad, B., Razmjoo, J and Mirza, M. 2013. Influence of water stress on morpho physiological and phytochemical traits in (*Thymus daenensis*). *International Journal of Plant Production*. 7: 152-166.

Bayer, C. 2007. Proper proline management needed for effective results. *Journal of Medicinal Chemistry*. 18 (3): 10-25.

Ben Ahmed, C., Ben Rouina, B., Sensoy, S., Boukhris, M and Ben Abdallah, F. 2009. Changes in gas exchange, proline accumulation and antioxidative enzyme activities in three olive cultivars under contrasting water availability regimes. *Environmental and Experimental Botany*. 67(2): 345-352.

Bettaieb, I., Zakhama, N., Aidi Wannes, W., Kchouk, M. E and Marzouk, B. 2009. Water deficit effects on *Salvia officinalis* fatty acids and essential oils composition. *Scientia Horticulturae*. 120: 271-275.

Beveridge, C. B., Mathesius, U., Rose, R. J and Gresshoff, P. M. 2007. Common regulatory themes in meristem development and whole-plant homeostasis, *Current Opinion in Plant Biology*. 10: 44-51.

Bieza, K and Lois, R. 2001. An Arabidopsis mutant tolerant to lethal ultraviolet-B levels shows constitutively elevated accumulation of flavonoids and other phenolics. *Plant Physiology*. 126: 1105-1115.

Blokhina, O., Virolainen, E and Fagerstedt, K. V. 2003. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Annals of Botany*. 91(2): 179-194.

Bourgaud, F., Gravot, A and Miles, S. 2001. Production of plant secondary metabolites: a historical perspective. *Plant Science*. 161(5): 839–851.

Bruni, R and Sacchetti, B. 2009. Factors affecting polyphenol biosynthesis in wild and field grown St. john's Wort (*Hypericum perforatum* L. Hypericaceae/Guttiferae). *Molecules Journal*. 14: 682-725.

Caldwell, M. M., Bornman, J. F., Ballare, C. L., Flint, S. D and Kulandaivelu, G. 2007. Terrestrial ecosystems, increased solar ultraviolet radiation, and interactions with other climate change factors. *Photochemical and Photobiological Sciences*. 6: 252-266.

Caverzan, A., Passaia, G., Rosa, S. B., Ribeiro, C. W., Lazzarotto, F., Pinheiro, M. M. 2012. Plant responses to stresses: Role of ascorbate peroxidase in the antioxidant protection. 34: 1011-1019.

Chappell, J. 1995. Biochemistry and molecular biology of the isoprenoid biosynthesis pathway in plants. *Annual Review in Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 46: 521-47.

Charles, D. J., Simon, J. E., Shock, C. C., Feibei, E. B. G and Smith, R. M. 1991. Effect of water stress and post-harvest handling on artemisinin content in the leaves of *Artemisia annua* L. Proceedings of the second national symposium: New crops, exploration, research and commercialization, Indianapolis, Indiana. 6-9 October. 640-643.

Chen, J. W., Zhy, Z. Q., Hu, T. X and Zhu, D. Y. 2002. Structure-activity relationship of natural flavonoids in hydroxyl radical-scavenging effects. *Acta Pharmacologica Sinica*. 23 (7): 667-672.

Chung, I. M., Kim, J. J., Lim, J. D., Yu, C. Y., Kim, S. H and Hahn, S. J. 2006. Comparison of resveratrol, SOD activity, phenolic compounds and free amino acid in *Rehmannia glutinose* under temperature and water stress. *Environmental and Experimental Botany*. 56: 44-53.

Crocoll, C. 2011. Biosynthesis of the Phenolic Monoterpenes, Thymol and Carvacrol, by Terpene Synthases and Cytochrome P450s in Oregano and Thyme. Academic Dissertation. der Biologisch-Pharmazeutischen Fakultät der Friedrich-Schiller- Universität Jena.

Delfine, S., Loreto, F., Pinelli, P., Tognetti, R and Alvino, A. 2005. Isoprenoids content and photosynthetic limitations in rosemary and spearmint plants under water stress. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 106: 243-252.

Dinakar, C., Djilianov, D and Bartels, D. 2012. Photosynthesis in desiccation tolerant plants: energy metabolism and antioxidative stress defense. *Plant Science*. 182: 29-41.

Dunford, N. T and Vazquez, R. S. 2005. Effect of water stress on plant growth and thymol and carvacol concentrations in Mexican oregano grown under controlled conditions. *Journal of Applied Horticulture*. 7 (1): 20-22.

Emami Bistgani, Z., Siadat, A., Bakhshandeh, M., Ghasemi Pirbalouti, A and Hashemi, M. 2017a. Interactive effects of drought stress and chitosan application on physiological characteristics and essential oil yield of (*Thymus daenensis* Celak.). *Crop Journal*. 407-415.

Emami Bistgani, Z., Siadat, A., Bakhshandeh, M., Ghasemi Pirbalouti, A and Hashemi, M. 2017b. Morpho-physiological and phytochemical traits of (*Thymus daenensis* Celak.) in response to deficit irrigation and chitosan application. *Acta Physiologiae Plantarum*. 39: 231.

Emami Bistgani, Z., Siadat, S.A., Bakhshandeh, A., Ghasemi Pirbalouti, A., Hashemi, M., Maggi, Filippo, Morshedloo, M.R. 2018. Application of combined fertilizers improves biomass, essential oil yield, aroma profile, and antioxidant properties of *Thymus daenensis* Celak. *Industriell Crops and Products*. 121: 434-440

Eman, E. A., Hendawi, S., El Din, E., Azza, E and Omer, A. 2008. Effect of Soil Type and Irrigation Intervals on Plant Growth, Essential Oil Yield and Constituents of *Thymus vulgaris* Plant American-Eurasian Journal of Agricultural & Environmental Sciences 4: 443-450.

Estrada, B., Aroca, R., Barea, J. M and Ruiz-Lozano, J. M. 2013. Native arbuscular mycorrhizal fungi isolated from a saline habitat improved maize antioxidant systems and plant tolerance to salinity. *Plant Science*. 201: 42-51.

Facchini, P. J and St-Pierre, B. 2005. Synthesis and trafficking of alkaloid biosynthetic enzymes. *Current Opinion in Plant Biology*. 8: 657-666.

FAO. 2018. Global agro-ecological assessment for agriculture in 21st

century. Land water digital media series 21.

Farahani, H. A., Valadabadi, A and Rahmani, N. 2008. Effects of nitrogen on oil yield and its component of *Calendula* (*Calendula officinalis* L.) in drought stress conditions. African Journal of Traditional, Complementary and Alternative medicines, Abstracts of the World Congress on Medicinal and Aromatic Plants, Cape Town November. 364p.

Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D and Basra, S. 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management, Sustainable Agriculture. Springer. 153-188 pp.

Foyer, C. H and Noctor, G. 2005. Oxidant and antioxidant signaling in plants are-evaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context, Plant, Cell & Environment. 28: 1056– 1071.

Gao, Q., Sun, J., Tong, H., Wag, W., Zhang, Y., Zhang, G., Ma, D and Chen, W. 2018. Evaluation of rice drought stress response using carbon isotope discrimination. Plant Physiology and Biochemistry. 132: 80-88.

Gang, D.R., Wang, J., Dudareva, N., Hee Nam, K., Simon, J.E., Lewinsohn, E and Pichersky, E. 2001. An Investigation of the Storage and Biosynthesis of Phenylpropanes in Sweet Basil. Plant physiology. 125: 539-555.

George, S., Manoharan, D., Li, J., Britton, M and Parida, A. 2017. Drought and salt stress in *chrysopogon zizanioides* leads to common and specific transcriptomic responses and may affect essential oil composition and benzyloquinoline alkaloids metabolism. Current plant biology. 11: 12-22.

Ghasemi Pirbalouti, A., Samani, M., Hashemi, M and Zeinali, H. 2014. Salicylic acid affects growth, essential oil and chemical compositions of thyme (*Thymus daenensis* Celak.) under reduced irrigation. Plant Growth Regulation journal. 72: 289-301.

Guo, Z., Tan, H., Zhu, Z., Lu, S and Zhou, B. 2005. Resistance. Plant Physiology and Biochemistry. 43 (10-11) : 955-962.

Habibi, D. and Davoodifard, M. 2012. Oxidative stress in crops (*Drought Researches*). LAP LAMBERT Academic publishing.

Hasan, S.A., Hayat, S and Ahmad, A. 2011. Brassinosteroids protect photosynthetic machinery against the cadmium induced oxidative stress in two tomato cultivars. Chemosphere. 84: 1446-1451.

Hlavacova, M., Klem, K., Rapantova, B., Novotna, K., Urban, O., Hlavinka, P., Smutna, P., Horakova, V., Skarpa, P., Wimmerova, M., Orsag, M., Jurecka, F. and Trnka, M. 2018. Interactive effects of high temperature and drought stress during stem elongation, anthesis and early grain filling on the yield formation and photosynthesis of winter wheat. *Field Crops Research*. 221:182-195.

Horie, T and Schroder, J. 2004. Sodium transporters in plants. Diverse gene and physiological functions. *Plant physiology*. 136: 2457-2462.

Huang, L., Li, M., Zhou, K., Sun, T., Hu, L., Li, C and Ma, F. 2018. Uptake and metabolism of ammonium and nitrate in response to drought stress in *Malus prunifolia* Author links open overlay panel. *Plant Physiology and Biochemistry*. 127:185-193.

Jaleel, C. A., Manivannan, P., Lakshmanan, G., Gomathinayagam, M and Panneerselvam, R. 2008. Alterations in morphological parameters and photosynthetic pigment responses of *Catharanthus roseus* under soil water deficits. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*. 61: 298-303.

Jiang, Y and Huang, N. 2001. Drought and heat stress injury to two cool-season turfgrasses in relation to antioxidant metabolism and lipid peroxidation. *Crop Science*. 41: 436-442.

Jianguo, Q.L., Simin, S., Lin, Y., Mingjun, LI, Fengwang, M.A and Yangjun, ZOU. 2018. Potassium uptake and transport in apple roots under drought stress. *Horticultural plants journal*.

Jithesh, M., Prashanth, S., Sivaprakash, K and Parida, A. K. 2006. Antioxidative response mechanisms in halophytes : their role in stress defence. *Journal of genetics*. 85: 237-254.

Karimi, S., Abbaspour, H., Sinaki, J. M and Makarian, H. 2012. Effects of Water Deficit and Chitosan Spraying on Osmotic Adjustment and Soluble Protein of Cultivars Castor Bean (*Ricinus communis* L.). *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*. 8 : 160-169.

Kaur, P., Ghai, N and Sangha, M. K. 2009. Induction of thermotolerance through heat acclimation and salicylic acid in Brassica species. *African Journal of Biotechnology*. 8(4): 619-625.

Kavi Kishor, P. B., Sangam, S., Amruthha, R. N., Laxmi, P. S., Naidu, K. R., Rao, K. R. S. S., Reddy, K. J., Theriappan, P and Sreenivasulu, N.

2005. Regulation of proline biosynthesis degradation, uptake and transport in higher plant Its implication in plant growth and abiotic stress tolerance journal. 88: 424-438.

Khalil, N., Fekry, M., Bishr, M., El-Zalabani, S., Salama, O. 2018. Foliar spraying of salicylic acid induced accumulation of phenolics, increased radical scavenging activity and modified the composition of the essential oil of water stressed *Thymus vulgaris* L. Plant physiology and Biochemistry. 123: 65-74.

Koc, E., Islek, C and Ustun, A. S. 2010. Effect of cold on protein, proline, phenolic compounds and chlorophyll content of two pepper (*Capsicum annuum* L.) varieties. Gazi University Journal of Science. 23: 1-6.

Koocheki, A., Nassiri-Mahallati, M and Azizi, G. 2008. Effect of drought, salinity, and defoliation on growth characteristics of some medicinal plants of Iran. Journal of Herbs and Spices Medicinal Plants. 14: 37-53.

Krol, A., Amarowicz, R and Weidner, S. 2014. Changes in the composition of phenolic compounds and antioxidant properties of grapevine roots and leaves (*Vitis vinifera* L.) under continuous of long-term drought stress. Acta Physiologiae Plantarum. 36: 1491-1499.

Kumar, S and Trivedi, P. K. 2018. Glutathione S-Transferases: Role in Combating Abiotic Stresses Including Arsenic Detoxification in Plants. Frontiers in plant science. 9: 751.

La, V. H., Lee, B. R., Tabibul Islam, M. D., Park, S. H., Jung, H., Bae, D.W and Kim, T. H. 2019. Characterization of salicylic acid mediated modulation of the drought stress responses: Reactive oxygen species, proline, and redox state in *Brassica napus*. Environmental and Experimental Botany. 157: 1-10.

Laribi, B., Bettaieb, I., Kouki, K., Sahli, A., Mougou, A and Marzouk, B. 2009. Water deficit effects on caraway (*Carum carvi* L.) growth, essential oil and fatty acid composition. Industrial Crops and Products. 30: 372-379.

Lebaschy, M. H and Sharifi Ashoorabadi, E. 2004. Growth indices of some medicinal plants under different water stresses. Iranian Journal of Medicinal and Aromatic Plants. 20(3): 249-261.

Lee, B. R., Jin, Y. L., Jung, W. J., Avice, J. C., Morvan-Bertrand, A., Ourry, A., Park, C. W and Kim. T. H. 2008. Water-deficit accumulates

sugars by starch degradation—not by de novo synthesis—in white clover leaves (*Trifolium repens*). *Physiologia Plantarum*. 134: 403-411.

Letchamo, W and Gosselin, A. 1996. Transpiration, essential oil glands, epicuticular wax and morphology of *Thymus vulgaris* are influenced by light intensity and water supply. *Journal of Horticultural Science*. 71(1): 123-134.

Letchamo, W., Marquard, R., Holzl, J and Gosselin, A. 1994. Effects of water supply and light intensity on growth and essential oil of two *Thymus vulgaris* selections. *Angewandte Botanik*. 68: 83-88.

Li, M, Li, Y., Zhang, W., Li, S., Gao, Y., Ai, X., Zhang, D., Liu, B and Li, Q. 2018. Metabolomics analysis reveals that elevated atmospheric CO₂ alleviates drought stress in cucumber seedling leaves. *Analytical Biochemistry*. 559: 71-85.

Li, C., Sun, F., Cho, H., Yelavarthi, V., Sohn, C and He, C. 2010. CcpA Mediates Proline Auxotrophy and Is Required for *Staphylococcus aureus* Pathogenesis. *Journal of bacteriology*. 15: 3883–3892.

Liang, X., Zhang, L., Natarajan, S. K and Becker, D. F. 2013. Proline Mechanisms of Stress Survival. *Antioxidants & Redox Signaling*. 19 (9): 998-1011.

Lin, D., Xiao, M., Zhao, J., Li, Z., Xing, B., Li, X., Kong, M., Li, L., Zhang, Q., Liu, Y., Chen, H., Qin, W., Wu, H and Chen, S. 2016. An Overview of Plant Phenolic Compounds and Their Importance in Human Nutrition and Management of Type 2 Diabetes Moleculs. 21: 1374.

Liu, C., Liu, Y., Guo, K., Fan, D., Li, G., Zheng, Y., Yu, L and Yang, R. 2011a. Effect of drought on pigments, osmotic adjustment and antioxidant enzymes in six woody plant species in karst habitats of southwestern China. *Environmental and Experimental Botany*. 71: 174-183.

Lukas, B., Schmiderer, C and Novak, J. 2015. Essential oil diversity of European *Origanum vulgare* L.(Lamiaceae). *Phytochemistry*. 119: 32-40.

Mahajan, S and Tuteja, N. 2005. Cold, salinity and drought stresses. An Overview. *Archives of Biochemistry and Biophysics*. 444: 139-158.

Manukyan, A. 2011. Effect of Growing factors on productivity and Quality of Lemon Catmint, Lemon Balm and Sage under soilless

greenhouse production: I. drought stress. *Medicinal and Aromatic Plant Science and Biotechnology*. 5(2): 119-125.

Mayak, S., Meir, S., Ben Sade, H., Nell, T. A and Clark, D. G. 2001. The effect of transient water stress on sugar metabolism and development of cut flowers. *Acta Horticulturae*. 543: 191-194.

Mazid, M., Khan, T and Mohammad, F. 2011. Role of secondary metabolites in defense mechanisms of plants. *Biology & Medicine*. 3 (2): 232-249.

Misra, A and Srivastava, N. K. 2000. Influence of water stress on Japanese mint. *Journal of Herbs, Spices and Medicinal Plants*. 7: 51-58.

Mittler, R. 2002. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in plant science*. 7: 405-410.

Moradi, M., 2016. Key plant products and common mechanisms utilized by plants in water deficit stress response. 94 (4): 1-15

Morshedloo, M. R., Salami, A., Nazeri, V and Craker, L. E. 2017a. Prolonged Water Stress on Growth and Constituency of Iranian of Oregano (*Origanum vulgare* L.). *Journal of Medicinally Active Plants*. 5: 1-4.

Morshedloo, M. R., Craker, L. E., Salami, A., Nazeri, V., Sang, H and Magg, F. 2017b. Effect of prolonged water stress on essential oil content, compositions and gene expression patterns of mono- and sesquiterpene synthesis in two oregano (*Origanum vulgare* L.) subspecies. *Plant Physiology and Biochemistry*. 111: 119–128.

Moses, T., Pollier, J., Thevelein, J.M and Goossens, A. 2013. Bioengineering of plant (tri) terpenoids: from metabolic engineering of plants to synthetic biology in vivo and in vitro. *New Phytol*. 1: 27-43.

Nahar, s., Vemireddy, L. R., Sahoo, L and Tanti, B., 2018. Antioxidant Protection Mechanisms Reveal Significant Response in Drought-Induced Oxidative Stress in Some Traditional Rice of Assam, India. *Rice Science*. 25: 185-196.

Ougham, H. J., Morris, P and Thomas, H., 2005. The Colors of Autumn Leaves as Symptoms of Cellular Recycling and Defenses Against Environmental Stresses. *Current Topics in Developmental Biology*. 66: 135-160.

Ozkur, O., Ozdemir, F., Bor, M and Turkan, I. 2009. Physiochemical and

antioxidant responses of the perennial xerophyte *Capparis ovata* Desf. to drought. *Environmental and Experimental Botany*. 66: 487-492.

Pandey, V and Patra, D. 2015. Crop productivity, aroma profile and antioxidant activity in *Pelargonium graveolens* L. under integrated supply of various organic and chemical fertilizers. *Industrial Crop and Products*. 67: 257-263

Pannala, A. S., Chan, T. S., Obrien, P. J and Rice-Evans, C. A. 2001. Flavonoid b-ring chemistry and antioxidant activity: fast reaction kinetics. *Biochemical and Biophysical Research Communications*. 282(5): 1161-1168.

Petropoulos, S. A., Dimitra, D., Polissiou, M. A and Passam, H. C. 2008. The effect of water deficit stress on the growth, Yield and composition oils of parsley. *Scientia Horticulturae*. 115: 393-397.

Phang, J. M., Liu, W., Hancock, C. N and Fischer, J. W. 2015. Proline metabolism and cancer: emerging links to glutamine and collagen. *current Opinion in Clinical Nutrition and Metabolic Care*. 18: 71-77.

Pirigharnaei, M., Zare, S., Heidari, R., Khara, J., Sabzi, R. E and Kheiry, F. 2011. The Iran. *J. Food, Agric. Environ.* 9, 89-93 essential oil composition of Iranian oregano (*Origanum vulgare* L.) populations in field and provenance from Piranshahr district, West Azarbaijan province.

Puente-Garza, C. A., Meza-Miranda, C., Ochoa-Martínez, D and Garcia-Lara, S., 2017. Effect of in vitro drought stress on phenolic acids, flavonols, saponins, and antioxidant activity in *Agave salmiana*. *Plant Physiology and Biochemistry*. 115: 400-407.

Raffa, D., Maggio, B., Raimondi, V., Plescia, F and Daidone, G. 2017. Recent discoveries of anticancer flavonoids. *European Journal of Medicinal Chemistry*. 142: 213-228.

Ramak, P., Osaloo, S. K., Ebrahimzadeh, H., Sharifi, M and Behmanesh, M. 2013. Inhibition of the mevalonate pathway enhances carvacrol biosynthesis and DXR gene expression in shoot cultures of *Satureja khuzistanica* Jamzad. *Journal of plant physiology*. 170: 1187-1193.

Rizopoulous, S and Diamantoglou, S. 1991. Water stress, induced diurnal variation in leaf water relation stomatal conductance, soluble sugar, lipids and essential oil content of *Origanum majorana* L. *Journal of Horticultural*

Science. 66: 119-250.

Rohdich, F., Bacher, A and Eisenreich, W. 2005. Isoprenoid biosynthetic pathways as anti-infective drug targets. Biochemical Society Transactions. 33 (4): 785-91.

Rohmer, M. 2003. Mevalonate-independent methylerythritol phosphate pathway for isoprenoid biosynthesis. Elucidation and distribution. Pure and Applied Chemistry. 75 (2-3): 375-88.

Sadeghi-shoae, M and Habibi, D. 2016. Drought stress in crops. LAP LAMBERT Academic publishing.

Saeidnejad, A. H., Kafi, M., Khazaei, H. R and Pessarakli, M. 2013. Effects of drought stress on quantitative and qualitative yield and antioxidative activity of *Bunium persicum*. Turkish journal of Botany. 37: 930-939.

Said-Al Ahl, H and Hussein, M. 2010. Effect of water stress and potassium humate on the productivity of oregano plant using saline and fresh water irrigation. Ozean Journal of Applied Science. 3(1): 125-141.

Said-Al Ahl, H. A. H., Omer, E. A and Naguib, N. Y. 2009. Effect of water stress and nitrogen fertilizer on herb and essential oil of oregano. International Agrophysics journal. 23: 269-275.

Sangtarash, M. H., Qaderi, M. M., Chinnappa, C. C and Reid, D. M. 2009. Carotenoid differential sensitivity of canola (*Brassica napus*) seedlings to ultraviolet-B radiation, water stress and abscisic acid. Environmental and Experimental Botany. 66(2): 212-219.

Sangwan, N. S., Farooqi, A. H. A., Shabih, F and Sangwan, R. S. 2001. Regulation of essential oil production in plants. Plant Growth Regulation. 34: 3-21.

Saufi, A. 2007. Lignans in *Phaleria macrocarpa* and in *Linum flavum* var. *compactum* L. Doctoral Thesis. Heinrich-Heine Dusseldorf University. Germany. 300-316.

Sayed, H. 1992. Proline metabolism during water stress in sweet pepper (*Capsicum annum* L.) Plant Physiology. 32: 255-261.

Schutz, M and Fangmeir, E. 2001. Growth and yield responses of spring wheat (*Triticum aestivum* L. cv.Minaret) to elevated CO₂ and water

limitation. *Environmental Pollution*. 114: 187-194.

Seyoum, A., Asres, K and El-Fiky, F. K. 2006. Structure radical scavenging activity relationships of flavonoid. *Phytochemistry*. 67(18): 2058-2070.

Simon-Sarkadi, L., Kocsy, G., Varhegyi, A., Galiba, G and Deronde, J. A. 2006. Effect of drought stress at supraoptimal temperature on polyamine concentrations in transgenic coriander with increased proline levels. *Indian Journal of Medical Research*. 61(11): 833-839.

Sofo, A., Scopa, A., Nuzzaci, M and Vitt, A. 2015. Ascorbate Peroxidase and Catalase Activities and Their Genetic Regulation in Plants Subjected to Drought and Salinity Stresses. *International Journal of Molecular Sciences*. 16: 13561-13578.

Solinas, V and Deiana, S. 1996. Effect of water and nutritional conditions on the *Rosmarinus officinalis* L. phenolic fraction and essential oil yields. *Italian Eppos*. 19: 189-198.

Sreevalli, Y., Baskaran, K., Chandrashekara, R. S and Kuikkarni, R. N. 2000. Preliminary observations on the effect of irrigation frequency and genotype on yield and alkaloid concentration in periwinkle. *Medicinal and Aromatic Plant Scievces*. 22(4): 356-358.

Sreenivasulu, N., Harshavardhan, V. T., Govind, G., Seiler, C and Kohli, A. 2012. Contrapuntal role of ABA: Does it mediate stress tolerance or plant growth retardation under long-term drought stress? *Gene*. 506: 265-27.

Suriyan, Ch and Chalernpol, K. 2009. Proline accumulation, photosynthetic abilities and growth characters of sugarcane (*Saccharum officinarum* L.) plantlets in response to iso-osmotic salt and waterdeficit stress. *Agricultural Sciences in China*. 8: 51-58.

Szabo, B., Tyihak, E., Szaba, G and Botz, L. 2003. Mycotoxin and drought stress induced change of alkaloid content of *Papaver somniferum* plantlets. *Acta Botanica Hungarica*. 45(3-4): 409-417.

Taiz, L and Zeiger, E. 2006. *Plant Physiology*. Sunderland, MA: Sinauer Associates. Inc., Publishers.

Turkan, I., Bor, M., Ozdemir, F and Koca, H. 2005. Differential responses of lipid peroxidation and antioxidants in the leaves of drought tolerant *Pacutifolius* Gray and drought sensitive *P. vulgaris*

L. subjected to polyethylene glycol mediated waterstress. Plant Science. 168: 223-231.

Verma, R. S., Padalia, R. C., Chauhan, A., Verma, R. K., Yadav, A. K and Singh, H. P. 2010. Chemical diversity in Indian oregano (*Origanum vulgare* L.). Chemistry & biodiversity. 7: 2054-2064.

Wang, L., Dong, S., Liu, L., Ma, Y., Li, S and Wei, L. 2018. Transcriptome profiling reveals PEG-simulated drought, heat and combined stress response mechanisms in soybean. Computational Biology and Chemistry. Accepted manuscript.

Weidner, S., Karolak, M., Karamac, M., Kosinska, A and Amarowicz, R. 2009. Phenolic compounds and properties of antioxidants in grapevine roots (*Vitis vinifera*) under drought stress followed by regeneration. Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 78: 97-103.

Wink, M. 2010. Functions and Biotechnology of Plant Secondary Metabolites. second edition. Inc. New Delhi. India. 20-30.

Winkel-Shirley, B. 2002. Biosynthesis of flavonoids and effects of stress, Current Opinion in Plant Biology. 5: 218–223.

Wu, R and Gang, A. 2003. Engineering rice plants with trehalose producing genes improves tolerance to drought, salt and low temperature. ISB News Reports, <http://www.isb.vt.edu/news/2003/news03.mar.html>.

Xu, Y. C., Zhang, J. B., Jiang, Q. A., Zhou, L. Y and Miao, H. B. 2006. Effects of water stress on the growth of *Lonicera japonica* and quality of honeysuckle. Zhong Yao Cai. 29(5): 420-423.

Yadav, R. K., Sangwan, R. S., Sabir, F., Srivastava, A. K and Sangwan, N. S. 2014. Effect of prolonged water stress on specialized secondary metabolites, peltate glandular trichomes, and pathway gene expression in *Artemisia annua* L. Plant Physiology Biochem. 74: 70e83.

Yahyazadeh, M., Meinen, R., Hansch, R., Abouzeid, S., Selmar, D. 2018. Impact of drought and salt stress on the biosynthesis of alkaloids in *Chelidonium majus* L. Phytochemistry. 152:204-212.

Yamada, K., Osakabe, Y. 2018. Sugar compartmentation as an environmental stress adaptation strategy in plants. Seminars in Cell & Developmental Biology. 83:106-114.

Yang, B., Kotani, A., Aria, K and Kusu, F. 2001. Estimation of the antioxidant activities of flavonoids from their oxidation potentials. *Analytical Sciences*. 17(5): 599-604.

Yang, F., Jingjiang, H. u., Jianlong, Li., Xiaoling, Wu and Yurong, Q. 2009. Chitosan enhances leaf membrane stability and antioxidant enzyme activities in apple seedlings under drought stress. *Plant Growth Regulation journal*. 58: 131-136.

Zegaoui, Z., Planchais, S., Cabassa, C., Djebba, R., Belbachir, O. A and Carol, P. 2017. Variation in relative water content, proline accumulation and stress gene expression in two cowpea landraces under drought *Journal of Plant Physiology*. 218: 26-34.

Zhang, S., XU, X. F., Sun, Y. M., Zhang., L and Zhou, C. 2018. Influence of drought haedening on the resistance physiology of potato seedling under drought stress. *Journal of Integrative Agriculture*. 17: 336-347.

Zhang, T., Hu, Y., Zhang, K., Tianc, C and Guo, j. 2018. Arbuscular mycorrhizal fungi improve plant growth of *Ricinus communis* by altering photosynthetic properties and increasing pigments under drought and salt stress. *Industrial Crops and Products*. 117:13-19.

Zhua, Z., Lianga, Z., Hana, R and Wang, X. 2009. Impact of fertilization on drought response in the medicinal herb (*Bupleurum chinense*) DC. Growth and saikosaponin production. *Industrial Crops and Products*. 29 (2-3): 629-633.

Zhu, L., Song, L., Gao, Y., Qian, Junqing, Zhang, X and Li, S. 2018. Effects of Lanthum on growth and essential oil components of lavender under osmotic stress. *Journal of Rare Earths*. 36: 891-897.

Zobayed, S. M. A., Afreen, F and Kozai, T. 2007. Phytochemical and physiological changes in the leaves of St. John's wort plants under a water stress condition. *Environmental and Experimental Botany*. 59(2): 109-116.

فصل دوم :

تنش شوری

شوری عبارت است از حضور بیش از حد نمک‌های غیرقابل حل و عناصر معدنی در محلول آب و خاک، که منجر به تجمع نمک در ناحیه ریشه شده و گیاه را در جذب آب کافی از محلول خاک، با اشکال روبرو می‌کند. خاک شور به خاک‌هایی اطلاق می‌شود که بیش از ۰/۱ درصد نمک داشته باشند. حد بحرانی نمک برای گیاهان ۰/۵ درصد وزن خاک خشک می‌باشد (کافی، ۱۳۸۷ به نقل از لویت^۱، ۱۹۹۰).

در مناطق خشک و نیمه خشک به علت کافی نبودن بارندگی سالانه جهت آبشویی، نمک‌های جمع شده در منطقه ریشه گیاهان زراعی باعث بروز شوری می‌شود. در مناطقی که عمق سطح ایستابی آب کم است و توأم با آن تبخیر زیاد صورت می‌گیرد، حرکت نمک به سطح خاک باعث تجمع نمک در سطح زمین‌های آبیاری نشده می‌گردد (مجللی، ۱۳۷۳ و ووس^۲ و همکاران، ۲۰۱۶).

منابع اصلی نمک، در مناطق خشک و نیمه خشک شامل بارندگی، هوازدگی کانی‌ها، نمک‌های فسیلی و آب‌های سطحی و زیرزمینی است که بر اثر عوامل طبیعی ایجاد می‌شود. غلظت‌های بسیار زیاد نیتروژن و گوگرد اتمسفری که غالباً در نزدیکی نواحی صنعتی بر اثر فعالیت‌های بشر یافت می‌شود، نیز به مرور رسوب نموده و باعث افزایش میزان نمک‌های موجود در خاک می‌شود. به هنگام حفاری نفتی و فرایندهای انتقال آب، نظیر آبیاری، انسان می‌تواند نمک را از اعماق زمین به سطح خاک بیاورد یا آب را روی طبقات شور زمین جمع کند. به همین دلیل است که در مناطق صنعتی و در اراضی فاریاب خطر شور شدن منابع آب و خاک بسیار بیشتر است (مجللی، ۱۳۷۳ و ووس و همکاران، ۲۰۱۶).

بر پایه نتایج ارائه شده توسط بویر^۳ (۱۹۸۷) میانگین کاهش عملکرد در نتیجه فعالیت تخریبی آفات و بیماری‌ها کمتر از ۱۰ درصد است در حالی که مقدار کاهش در نتیجه شرایط فیزیکی و شیمیایی محیط رشد به بیش از ۶۵ درصد عملکرد حاصل از شرایط مطلوب

1. Levit
2. Vos
3. Boyer

می‌رسد. از آنجایی که تحمل به شوری در گیاهان یک فرایند پیچیده است که در آن تغییرات مورفولوژیکی، فرایندهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی درگیر هستند، رشد در محیط‌های شور نیز نتیجه فرایندهای سازگاری مانند انتقال یون و جایگزینی آن‌ها، سنتز محلول‌های اسمزی و تجمع آن‌ها در جهت تنظیم اسمزی و تغییر و تبدیل پروتئین‌ها برای حفظ و بازسازی سلول‌هاست (مانس و تستر^۱، ۲۰۰۸).

۲-۲ اثرات شوری بر رشد گیاهان

عمده مشکل شوری برای گیاهان عالی به دلیل مقادیر بیش از حد کلرید سدیم^۲ می‌باشد که به‌طور گسترده در مناطق ساحلی، خاک‌های مناطق خشک و زمین‌های فاریاب پخش شده است. جدا کردن نقش‌های سدیم و کلر در تنش شوری در گیاهان کمتر مورد بررسی قرار گرفته و بیشتر تحقیقات روی تأثیرات سدیم می‌باشد. شوری در اثر NaCl سه مشکل عمده برای گیاهان عالی ایجاد می‌کند:

۱- فشار اسمزی محلول خارجی می‌تواند از فشار اسمزی گیاه منفی‌تر شود و نیاز به تنظیم اسمزی توسط سلول‌ها جهت جلوگیری از آب کشیدگی می‌باشد.

۲- جذب و انتقال یون‌های غذایی مانند پتاس و کلسیم در شرایط سدیم زیاد مختل می‌شود.

۳- سدیم و کلر در سطوح بالا می‌توانند اثرات سمیت مستقیم روی غشاهای و سیستم آنزیمی بگذارند (کافی، ۱۳۸۷ به نقل از مانس، ۲۰۰۲).

گونه‌هایی که نمی‌توانند ۹۸٪ از نمک را بیرون از جریان تعرق نگه دارند، باید راه‌های دیگری جهت مدیریت نمک رسیده به برگ‌ها توسط جریان تعرق و نمک تجمع یافته در طول زمان داشته باشند. در برگ‌های موردنظر تجمع نمک خیلی زود به حد غلظت مرگ سلول‌ها می‌رسد، مگر اینکه آن‌ها بتوانند نمک را در واکوئل‌ها جایگذاری کنند، بدین طریق

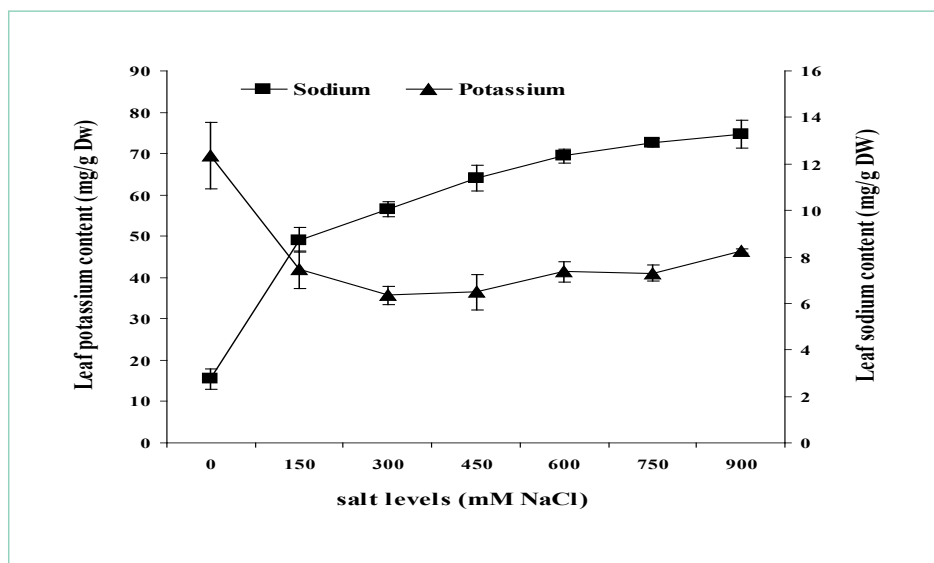
1. Munns & Tester

2. NaCl

سیتوپلاسم از سمیت یون حفظ می‌شود. هالوفیت‌ها^۱ که به این جایگذاری دست یافته‌اند، می‌توانند در بافت‌های برگ‌های خود غلظت‌های بالاتر از ۵۰۰ mM را نگه دارند. برگ‌های جو^۲ نیز می‌توانند مانند بعضی از این گونه‌ها غلظت‌های نزدیک به ۵۰۰ mM را بدون صدمه دیدن تحمل کنند. این گونه‌ها باید نمک را در واکوئل‌ها رسوب دهند (کافی، ۱۳۸۷، به نقل از مانس و همکاران، ۲۰۰۶).

در تنش شوری حفظ تعادل K^+ و Na^+ یک پدیده بسیار حیاتی است. بنابراین توسط پیام‌های تنش شوری مدلی برای درک تنظیم کلی هموستازی یونی^۳ در سلول‌های گیاهی برای تنظیم انتقال یون تهیه شده است. علاوه بر این، درک اینکه گیاهان چگونه از عهده تحمل مقادیر زیاد Na^+ در محیط‌های کشاورزی که شوری خاک موجب افت زیاد عملکرد گیاهان زراعی می‌شود برمی‌آیند اهمیت زیادی دارد. تنش ناشی از جذب بیشتر Na^+ ، جذب k^+ توسط سلول‌های ریشه را مختل می‌کند. هنگامی که Na^+ وارد سلول‌ها شده و در سطوح بالایی تجمع یافت، برای آنزیم‌ها سمی می‌شود. جهت جلوگیری از توقف رشد یا مرگ سلول، Na^+ اضافی به بیرون رانده یا در واکوئل‌ها جایگذاری می‌شود. برخلاف سلول‌های جانوری، سلول‌های گیاهی فاقد Na^+ -ATPase یا Na^+ -ATPase هستند و آن‌ها متکی به H^+ -ATPase یا H^+ پیروفسفاتاز^۴ برای ایجاد نیروی محرکه پروتون که انتقال دیگر یون‌ها و متابولیت‌ها را هدایت می‌کنند، هستند. بسیاری از انتقال‌دهنده‌های H^+ ، k^+ ، Na^+ شناسایی شده‌اند (کافی، ۱۳۸۷، به نقل از کانگ‌ژو^۵، ۲۰۰۳). در شکل ۱-۲، روند تغییرات سدیم و پتاسیم در گیاه سوئدا^۶ در سطوح مختلف شوری نشان داده شده است (کافی، ۱۳۸۷، به نقل از عسکری، ۱۳۸۶).

1. Halophytes
2. *Hordeum vulgare*
3. Ion Homeostasis
4. H^+ -pyrophosphatase
5. Kang Zhu
6. *Suaeda aegyptiaca*



شکل ۲-۱ تغییرات محتوای برگ‌های سدیم و پتاسیم در ۷ سطح شوری با حد فاصل ۱۵۰ میلی مولار سدیم کلراید در گیاه‌هالوفیت (*Suaeda aegyptiaca*)، اقتباس از کافی (۱۳۸۷) به نقل از عسکری (۱۳۸۶)

هالوفیت‌ها بایستی بین نیاز برای دریافت یون‌های قابل استفاده در تنظیم اسمزی و آهنگ رشد خود تعادل برقرار کنند (کافی، ۱۳۸۷ به نقل از فلاورس^۱ و همکاران، ۱۹۸۶، بائوشان^۲ و همکاران، ۲۰۰۸ و جیا^۳ و همکاران، ۲۰۱۷). در این میان تنظیم تعرق نقش مهمی را ایفا می‌کند، چراکه این جریان تعرقی است که منجر به انتقال یون‌ها بین ریشه و شاخساره می‌شود. در نتیجه، عوامل فعال در تنظیم جریان آب در گیاه برای ایجاد تحمل به شوری حائز اهمیت هستند (فلاورس و فلاورس، ۲۰۰۵ و جیا و همکاران، ۲۰۱۷).

بسیاری از گیاهان هالوفیت واجد برخی سازگاری‌های مورفولوژیک هستند که منجر به محدود شدن تعرق می‌شود. از جمله این خصوصیات می‌توان به کاهش سطح برگ اشاره کرد. کاهش محتوای آب نسبی بافت‌ها از دیگر رهیافت‌های هالوفیت‌ها در ریشه‌ها و اندام‌های هوایی است.

1. Flowers
2. Baoshan
3. Jia

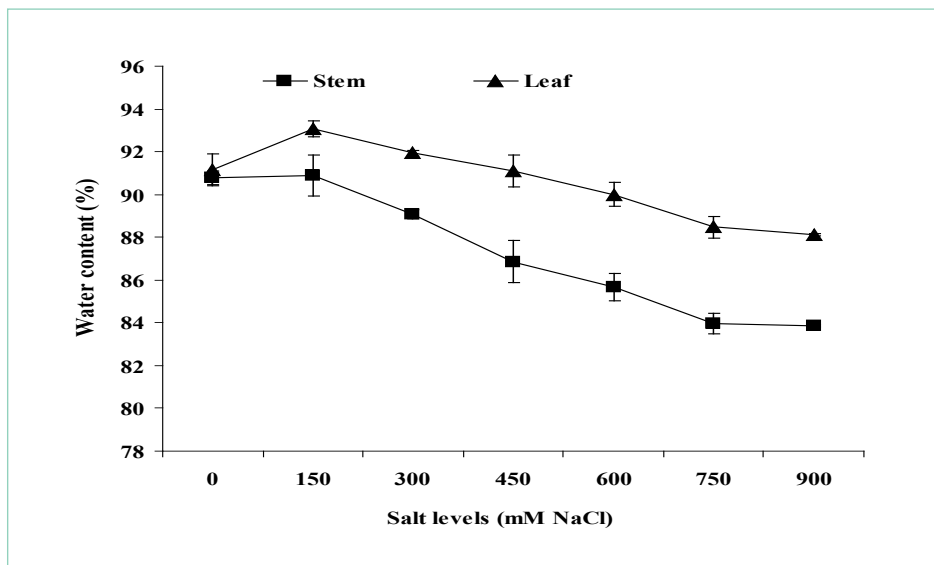
در شکل ۲-۲، این روند در گیاه سوئدا در تیمارهای مختلف نشان داده شده است (کافی، ۱۳۸۷ به نقل از عسکری، ۱۳۸۶). در برخی گونه‌ها رهیافت‌های دیگری برای مهار کردن غلظت یون‌ها در برگ ایجاد شده است. اپیدرم برگ این گیاهان قدرت تولید غدد نمکی را دارد که نمک اضافی را از برگ دفع می‌کند (کافی، ۱۳۸۷ به نقل از تامسون^۱ و همکاران، ۱۹۸۸).

یکی از جنبه‌های جالب توجه هالوفیت‌ها رابطه بین جذب یون‌های قلیایی و گوشتی گیاه است. این پدیده به منظور ایجاد تعادل بین سمیت ناشی از جذب نمک‌ها و محتوای آب بافت صورت می‌گیرد. گوشتی شدن گیاهان اساساً به دلیل افزایش اندازه و حجم سلول‌های مزوفیلی ایجاد می‌شود. به نظر می‌رسد برگ‌های گوشتی دارای تعداد بیشتری میتوکندری هستند. برای مثال برگ‌های لوبیا تیمار شده با ۲۰۰ میلی مولار سدیم کلراید ۶ برابر بیشتر از گیاهان شاهد میتوکندری داشتند. از طرف دیگر اندازه میتوکندری در گیاهان نیز بزرگ‌تر است (کافی، ۱۳۸۷ به نقل از ویسل^۲، ۱۹۷۲). اساساً هالوفیت‌ها مقادیر مناسبی از یون‌ها را برای تنظیم اسمزی در سلول‌های خود تجمع می‌دهند (گرینوی^۳ و مانس، ۱۹۸۰). در برخی گونه‌ها رشد گیاه و تجمع مواد معدنی در بافت‌های گیاه با یکدیگر در موازنه قرار دارند (فلاورس و همکاران، ۱۹۸۶ و جیا و همکاران، ۲۰۱۷).

1. Thomson

2. Waisel

3. Greenway



شکل ۲-۲ تغییرات محتوای رطوبتی بافت‌های برگ و ساقه در سطوح مختلف شوری در گیاه‌هالوفیت (*Suaeda aegyptiaca*)، اقتباس از کافی، (۱۳۸۷) به نقل از عسکری (۱۳۸۶).

بیرون ریختن نمک یا خروج نمک از سلول‌ها یا بافت‌ها یکی از الگوهای رفتاری تکامل یافته در هالوفیت‌ها است. در حالی‌که در دیگر گیاهان هالوفیت یون‌های اضافی از طریق غدد نمکی باید دور ریخته شوند. از طرف دیگر نمک‌ها می‌توانند از طریق آوند آبکشی به ریشه‌ها و سپس از ریشه به خاک و یا در تارهای ریشه‌ها انباشته شوند (کافی، ۱۳۸۷ به نقل از استن‌لید^۱، ۱۹۵۶ و فان^۲ و همکاران، ۲۰۱۵). غدد نمکی فاقد یک واکوئل مرکزی هستند، ولی واجد ارگان‌های دیگر سلولی و تعداد فراوانی میتوکندری هستند. این وضعیت غدد نمکی بیانگر این است که این سلول‌ها ابتدا به عنوان غده نمکی عمل نمی‌کنند و بعد تبدیل به آن می‌شوند (ویسل، ۱۹۷۲ و وو^۳، ۲۰۱۸).

حذف اندام‌هایی از گیاه که اشباع از نمک شده‌اند نیز یکی دیگر از جنبه‌های توسعه یافته

1. Stenlid
 2. Fan
 3. Wu

در گروه گیاهان هالوفیت است (چاپمن^۱، ۱۹۶۸ و جیا و همکاران، ۲۰۱۷). رفتار سلول‌های روزنه‌ای یکی از جنبه‌های مورد توجه در تکامل هالوفیت‌ها به شمار آمده است. با وجود اطلاعات اندک در این خصوص شاید بتوان دو نوع سازگاری با تنش شوری را در سلول‌های روزنه‌ای مشخص نمود. سلول‌های محافظ روزنه قادر به بهره‌برداری از سدیم به جای پتاسیم هستند و در نتیجه آن تنظیم معمول: ۱- تورژسانس خود را در شرایط حضور شوری انجام می‌دهند ۲- این سلول‌ها می‌توانند جذب پتاسیم را ادامه دهند و از ورود سدیم جلوگیری کنند و از این طریق فعالیت خود را تنظیم نمایند. این مکانیسم در هالوفیت‌های فاقد غده نمکی و ناتوان در ترشح نمک بسیار حائز اهمیت خواهد بود (رایبسون^۲ و همکاران، ۱۹۹۷ و بائوشان و همکاران، ۲۰۰۸).

۳-۲ مکانیزم‌های تحمل به شوری در گیاهان شور زیست (هالوفیت)

هالوفیت‌ها در سه سطح سلولی، بافت و گیاه کامل به شوری پاسخ می‌دهند (کافی، ۱۳۸۷ به نقل از اپستین^۳ ۱۹۹۹). برای تحمل به شوری سه جنبه به هم پیوسته از فعالیت گیاه حائز اهمیت است: ۱) ممانعت از خسارت (سمیت‌زدایی)، ۲) استقرار مجدد شرایط هموستازی ۳) از سرگرفتن رشد (کنترل رشد)، (فالورس و همکاران، ۱۹۸۶). تاکنون هیچ گیاه هالوفیتی شناسایی نشده است که بتواند همچون گونه‌های پروکاریوت هالوفیل آنزیم و سیستم عمومی متابولیکی داشته باشد که در حضور غلظت‌های بالای نمک به فعالیت حیاتی خود ادامه دهد (کافی، ۱۳۸۷ به نقل از یئو^۴، ۱۹۹۸).

دانش موجود این فرض را ایجاد می‌نماید که پیش نیاز مکتب هالوفیت‌ها اجتناب از تماس ماشین متابولیکی گیاه با غلظت‌های بالای سدیم است (کافی، ۱۳۸۷ به نقل از اینان^۵ و همکاران، ۲۰۰۴). اگرچه هالوفیت‌ها به‌طور معمول به عنوان بیرون راننده و یا

1. Chapman
2. Robinson
3. Epstein
4. Yeo
5. Inan

تجمع‌دهنده یون طبقه‌بندی می‌شوند، در حال حاضر مشخص شده است که توانایی برای تنظیم دقیق نرخ خالص جذب یون‌های سدیم و کلر و توزیع آن‌ها در درون گیاه بیش از کنترل میزان کل تجمع به عنوان ویژگی اساسی هالوفیت‌ها در نظر گرفته می‌شود و این پدیده در گیاهان گلیکوفیت^۱ ناکافی بوده و یا وجود ندارد (کافی، ۱۳۸۷ به نقل از هاسگاوا^۲ و همکاران، ۲۰۰۰ و زوهایر^۳ و همکاران، ۲۰۱۵).

برخلاف اینکه گیاهان هالوفیت با قرار دادن سدیم در فضای واکوئلی مانع از ایجاد اثر سمی یون در محیط سیتوپلاسم می‌شوند، این تجمع به خودی خود می‌تواند منجر به ایجاد یک عدم تعادل اسمزی بین واکوئل و سیتوپلاسم شود. یک بعد از تنظیم اسمزی سلول ناشی از تغییر حجم نسبی اشغال شده در فضای سلولی توسط واکوئل و سیتوپلاسم باشد (کافی، ۱۳۸۷ به نقل از بینزل^۴ و همکاران، ۱۹۸۸ و جیا و همکاران، ۲۰۱۷). عموماً مشاهده شده است همزمان با جذب کنترل شده یون و تجمع آن در داخل واکوئل، هالوفیت‌ها اقدام به سنتز و تجمع مقادیر فراوانی از متابولیت‌های سازگار و در عین حال مفید، برای پایداری اجزای سیتوپلاسمی می‌نمایند (کافی، ۱۳۸۷ به نقل از فلاورس و همکاران، ۱۹۸۶ و جیا و همکاران، ۲۰۱۷).

تنظیم جریان آب در درون گیاه به عنوان یک جزء مهم در فرایند تحمل به شوری در هالوفیت‌ها مطرح شده است (کافی، ۱۳۸۷ به نقل از اینان و همکاران، ۲۰۰۴). هالوفیت‌ها عمدتاً هدایت روزنه‌ای کمتری را در مقایسه با گلیکوفیت‌ها از خود نشان می‌دهند. به‌طوری‌که با افزایش شدت شوری میزان کاهش هدایت روزنه‌ای در هالوفیت‌ها بیشتر از گلیکوفیت‌ها است (کافی، ۱۳۸۷ به نقل از سرانو^۵ و همکاران، ۱۹۹۹). شدت تعرق بر دو مرحله ورود یون‌ها به داخل آوند چوبی از طریق سلول‌های کورتکس ریشه و متعاقباً خروج آن‌ها از آوند چوبی به طرف سلول‌های شاخساره تأثیر بزرگی دارد (اینان و همکاران، ۲۰۰۴). بنابراین میزان نمک بارگذاری شده در سلول‌های برگ‌ی به مقدار زیادی تابع عملکرد روزنه‌ها خواهد

1. Glycophyte
2. Hasegawa
3. Zouhaier
4. Zouhaier
5. Serrano

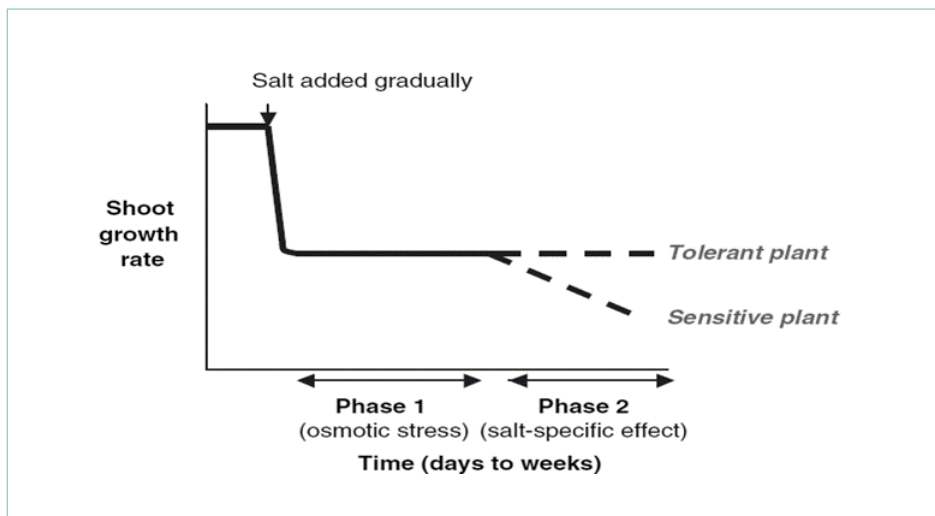
بود (کافی، ۱۳۸۷، به نقل از مانس و کرامر^۱، ۱۹۹۶ و چنگ^۲ و همکاران، ۲۰۱۸).

نمک در محیط خاک به دو دلیل عمده مانع رشد گیاه می‌شود. ابتدا توانایی گیاه برای جذب آب را کاهش می‌دهد و از این طریق منجر به کاهش رشد می‌شود. این اثر اسمزی یا خشکی فیزیولوژیکی شوری نامیده می‌شود. همچنین شاید وارد جریان تعرقی گیاه شده و از این طریق به سلول‌های برگ‌های در حال تعرق خسارت وارد نماید و در نتیجه رشد، بیشتر کاهش پیدا می‌کند. این قسمت از کاهش رشد در نتیجه اثر ویژه نمک و یا اثر (یون زیاد) خواهد بود (کافی، ۱۳۸۷، به نقل از مانس، ۲۰۰۵). این دو نوع اثر منجر به یک پاسخ دو فاز می‌شود که در شکل ۲-۳، آورده شده است. در طی فاز ۱، رشد هر دو ژنوتیپ حساس و متحمل به دلیل اثرات اسمزی محلول نمکی خارج از ریشه کاهش می‌یابد. در طی فاز ۲، برگ‌ها در ژنوتیپ حساس‌تر می‌میرند و ظرفیت فتوسنتزی گیاه کاهش می‌یابد. این پدیده اثر مضاعفی را بر روی رشد خواهد داشت (کافی، ۱۳۸۷، به نقل از مانس، ۱۹۹۳).

اگر شوری در یک مرحله افزوده شود آهنگ رشد به صفر یا زیر صفر افت می‌کند و ۲۴-۱ ساعت طول می‌کشد تا به یک آهنگ رشد پدیدار جدید باز یافت شود و این وابسته به شدت تنش اعمال شده است. مکانیسم‌هایی که پاسخ گیاه در فاز ۱، رشد را سبب می‌شوند، اختصاصاً ارتباطی با تحمل به شوری نداشته بلکه وابسته به مکانیسم‌های دفاع بر علیه تنش خشکی هستند. در این مرحله غلظت یون سدیم و کلر زیر غلظت سمی خواهد بود. اما به نظر می‌رسد که در مقیاس زمانی در حد روز، پیام‌های هورمونی است که این کنترل را در اختیار می‌گیرد (کافی، ۱۳۸۷، به نقل از مانس، ۲۰۰۲).

1. Munns & Cramer

2. Cheng



شکل ۲-۳ پاسخ دو مرحله‌ای گیاهان که در رسیدن غلظت نمک به سطح سمی در برگ‌ها تفاوت دارند.

برای گونه‌های یک ساله، مقیاس زمانی روز (d) یا هفته (wk) و وابسته به نوع گونه و سطح شوری است اما برای گونه‌های چند ساله، مقیاس زمانی ماه یا سال است. اقتباس از کافی (۱۳۸۷) به نقل از مانس (۲۰۰۲)

برگ‌های گیاهانی که تحت تأثیر شوری قرار گرفته‌اند دارای نسبت وزن به سطح بیشتری هستند و این به معنی بالاتر بودن راندمان تعرق است (مانس، ۲۰۰۵). غلظت‌های سیتوزولی یون سدیم در سلول‌های ریشه‌ای احتمالاً حدود ۳۰-۱۰ میلی‌مولار است (کافی، ۱۳۸۷ به نقل از تستر و داوون‌پورت^۱، ۲۰۰۳). غلظت‌های سیتوزولی یون سدیم سلول‌های برگ‌ی نامشخص است اما به نظر می‌رسد خیلی کمتر از ۱۰۰ میلی‌مولار باشد. ریشه‌ها باید بیشتر سدیم و کلر محلول در عصاره خاک را دفع نمایند، در غیر این صورت این عناصر به تدریج تا مرز سمیت در بافت‌های برگ‌ی تجمع می‌یابند. اگر یک گیاه یک قسمت از ۵۰ قسمت یا به عبارت دیگر ۹۸٪ نمک موجود در محلول خاک را که وارد آن می‌شود به خاک بازگرداند، غلظت نمک شاخساره هرگز بیشتر از آن چیزی که در محلول خاک است نخواهد شد و در چنین شرایطی گیاه می‌تواند در شرایط شور بقا یابد (کافی به نقل از مانس، ۲۰۰۵). این پدیده در بسیاری از گیاهان به وقوع می‌پیوندد. گندم نان بیش از ۹۸٪ سدیم موجود در خاک را به آن باز می‌گرداند و غلظت

سدیم برگ به بالای ۵۰ میلی مولار نمی‌رسد (هوسین^۱ و همکاران، ۲۰۰۴). از طرف دیگر گیاه جو این مقدار را به خاک باز می‌گرداند و در نتیجه غلظت سدیم برگی آن می‌تواند به حدود ۵۰۰ میلی مولار برسد (کافی، ۱۳۸۷، به نقل از راوسون^۲ و همکاران، ۱۹۸۸).

بارگیری یون سدیم به بافت آوند آبکش می‌تواند به حفظ غلظت پایین نمک در بافت‌های برگ کمک کند. اما به نظر می‌رسد انتقال مجدد نمک از بافت‌های برگ به نسبت به ورود این عناصر از طریق جریان تعرقی نسبتاً اندک باشد (کافی، ۱۳۸۷، به نقل از مانس، ۲۰۰۵). اندازه‌گیری غلظت یون‌ها در جریان شیره آوند آبکش نشان داده است که گیاهان بسیار متحمل به شوری یون‌های سدیم و کلر را از طریق جریان فلوئمی به مقدار زیادی دفع می‌نمایند در حالی که گیاهان با سطح پایین‌تر تحمل این توانایی را ندارند (کافی، ۱۳۸۷، به نقل از مانس و همکاران، ۱۹۸۸).

اطلاعات به دست آمده توسط خان^۳ و همکاران (۲۰۰۰) نشان داد، گیاه سیاه شور^۴ در نتیجه افزایش شوری تا ۱۰۰۰ میلی مولار سدیم کلراید بیش از ۵۵ درصد وزن خشک خود را به خاکستر اختصاص داده است. بر پایه همین گزارش در شرایط بدون شوری مقدار خاکستر حدود ۲۵٪ وزن خشک گیاه است. کافی (۱۳۸۷)، به نقل از عسکری (۱۳۸۶) نیز نتایج مشابهی برای گیاه‌هالوفیت سوئدا گزارش نمود که روند این تجمع در شکل ۴-۲، نشان داده است. به نظر می‌رسد تجمع چنین مقداری از مواد معدنی در بافت‌های گیاهی در شرایط بدون نمک نوعی سازگاری به مقادیر بالای یون باشد که در شرایط بدون شوری نیز توسط دیگر عناصر معدنی جایگزین می‌شود.

انتظار می‌رود در گیاهان زراعی مقدار کل خاکستر به حدود ۷ درصد وزن خشک گیاه برسد و این تفاوت قابل ملاحظه‌ای را بین هالوفیت و گلیکوفیت نشان خواهد داد (رضوی زاده و محققیان، ۱۳۹۴). کافی (۱۳۸۷)، به نقل از عسکری (۱۳۸۶) گزارش کرد شوری تا سطح ۳۰۰ میلی مولار سدیم کلراید منجر به افزایش نرخ رشد گیاه سوئدا شد. بر این اساس سطح شوری بهینه برای

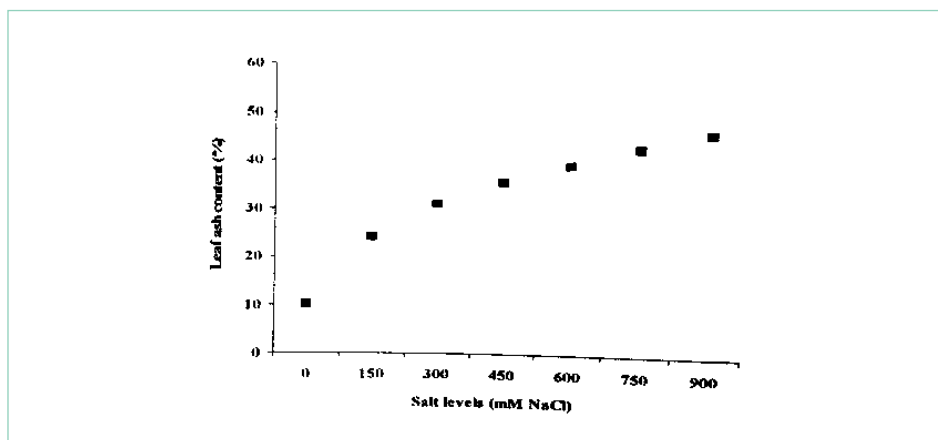
1. Husain

2. Rawson

3. Khan

4. Suaeda fruticosa

رشد طبیعی گیاه به نظر می‌رسد بین ۱۵۰ و ۳۰۰ میلی‌مولار سدیم کلراید باشد (شکل ۲-۴). گزارشات متعددی بر افزایش آهنگ تجمع ماده خشک هالوفیت‌ها در پاسخ به شوری تأکید کرده‌اند. به نظر می‌رسد گیاهان هالوفیت راه طولانی را برای محافظت از دستگاه فتوسنتزی خود در برابر شوری طی کرده‌اند (خان و همکاران، ۲۰۰۰ و اینان و همکاران، ۲۰۰۴).



شکل ۲-۴ تغییرات محتوای خاکستر تجمع یافته در بافت‌های برگ‌ی در سطوح مختلف شوری در گیاه هالوفیت *Suaeda aegyptiaca* (اقتباس از کافی (۱۳۸۷) به نقل از عسکری (۱۳۸۶))

۲-۴ استراتژی‌های متفاوت گیاهان برای اجتناب از خسارت نمک

گیاهان به وسیله خروج یون‌ها از برگ یا به وسیله جایگزینی یون‌ها در واکنش از خسارت شوری اجتناب می‌کنند. در میان گیاهانی که به شوری حساس هستند، مقاومت به سطح متوسط شوری خاک بستگی به توانایی ریشه‌ها برای جلوگیری از رسیدن یون‌های خسارت‌زا به برگ‌ها دارد. یون‌های سدیم می‌توانند به طور غیرفعال با حرکت در جهت شیب پتانسیل الکتروشیمیایی منفی وارد ریشه‌ها شوند، لذا سلول‌های ریشه باید برای انتقال فعال Na^+ به خارج از محیط ریشه یعنی محلول خاک از انرژی استفاده کنند. بر عکس، Cl^- به علت نفوذپذیری کم غشاهای پلاسمایی ریشه نسبت به این یون، داخل نمی‌شود. حرکت Na^+ به داخل برگ‌ها با جذب Na^+ از جریان تعرق (شیره آوند چوبی) در طول حرکت آن از ریشه‌ها

به اندام هوایی به حداقل می‌رسد (بخشنده، ۱۳۸۷ و لائوچیلی و گراتان^۱، ۲۰۱۴).

برخی از گیاهان مقاوم به شوری، مانند درخت سدر-نمک (گونه‌های گز^۲) و بوته‌های شورزی (گونه‌های آتریپیکس^۳)، مانع نفوذ یون‌ها به ریشه نمی‌شوند، ولی در عوض، در سطح برگ‌های آن‌ها غده‌های نمک وجود دارد و نمک پس از انتقال به این غده‌ها متبلور می‌شود و دیگر خسارت‌زا نیستند. وقتی نمک‌ها از برگ‌ها خارج می‌شوند گیاهان از مواد آلی برای کاهش پتانسیل محلول سیتوپلاسم و واکوئل استفاده می‌کنند و پتانسیل آب برگ نیز کاهش می‌یابد. این ترکیبات آلی که در غلظت‌های زیاد در متابولیسم سلولی دخالت نمی‌کنند، شامل گلیسین^۴، بتائین^۵، پرولین، سوربیتول^۶ و ساکارز^۷ می‌باشند. هر یک از خانواده‌های گیاهی یک یا دو تا از این ترکیبات را نسبت به دیگر مواد ترجیح می‌دهند. مقدار کربن استفاده شده برای ساخت این محلول‌های آلی می‌تواند زیاد باشد (حدود ۱۰ درصد وزن گیاه). در پوشش‌های طبیعی این تغییر کاربری کربن تأثیری بر بقا گیاهان ندارد، ولی در محصولات زراعی، عملکرد را کاهش می‌دهد (کافی و همکاران، ۱۳۹۳ و تکدال و سینیتیر^۸، ۲۰۱۸).

بسیاری از هالوفیت‌ها، بیشتر از آنکه یون‌ها را خارج کنند، آن‌ها را جذب می‌کنند و در برگ‌ها تجمع می‌دهند اما این یون‌ها در واکوئل سلول‌های برگ جایگزین شده و در آنجا می‌توانند بدون آنکه به کلروپلاست حساس به شوری و آنزیم‌های سیتوزولی آسیب برسانند، در ایجاد پتانسیل اسمزی سلول شرکت کنند. در این برگ‌ها، تعادل آب بین سیتوپلاسم در واکوئل‌ها به وسیله تجمع مواد آلی مانند پرولین یا ساکارز، در سیتوپلاسم حفظ می‌شود. به علت اینکه حجم سیتوپلاسم یک سلول بالغ در مقایسه با حجم واکوئل کوچک است، مقدار کربن مورد نیاز برای ساخت مواد آلی کمتر از کربن مصرفی گیاهان است که نمک را از سلول

1. Lauchli & Grattan

2. Tamarisk

3. Atriplex

4. Glycine

5. Betaine

6. Sorbitol

7. Sucrose

8. Tekdal & Cetiner

خود خارج می‌کنند (بسرا و بسرا^۱، ۱۹۹۷ و نیکالجه^۲ و همکاران، ۲۰۱۸).

برگ‌ها نسبت به ریشه‌ها به تجمع Na^+ حساسیت بیشتری از خود نشان می‌دهند. (تستر و داوون‌پورت، ۲۰۰۳). Na^+ از طریق جریان تعرق آوند چوبی به ساقه‌ها انتقال داده شد که می‌تواند به ریشه از طریق آوند آبکش برگردد. رشد سلول به وسیله فرایند مرتبط با جذب آب سلول و گسترده‌گی دیواره سلول کنترل شده است (کرامر و باومن^۳، ۱۹۹۱). بررسی در یک فضای چند بعدی از رشد سلول، به عنوان مثال تغییر در ارتفاع می‌تواند روی آن تأثیرگذار باشد (نونامی و بویر^۴، ۱۹۹۰). به طور کمی، رشد سلول می‌تواند به وسیله معادله زیر توضیح داده شود:

رابطه ۱-۲

$$\frac{1}{v} \frac{\delta v}{\delta t} = E \Psi_p$$

v = حجم سلولی^۵

t = زمان

E = خاصیت الاستیسیته دیواره سلولی^۶

Ψ = فشار تورگر^۷

بررسی کامل و جامع رشد سلول، باید شامل اجزای مکانیکی و هیدرولیکی باشد (بویر، ۱۹۸۷).

-
1. Basra & Basra
 2. Nikalje
 3. Cramer & Bowman
 4. Nonami & Boyer
 5. Cell volume
 6. Cell wall elasticity
 7. Turgor pressure

رابطه ۲-۲

$$\frac{1}{v} \frac{\partial v}{\partial t} = \frac{mL}{M + L} (\varphi_0 - \varphi_s - Y)$$

$(\psi_0 - \psi_s - Y)$ به نیروهای محرک برای رشد سلول اختصاص داده شد (کرامر و باومن، ۱۹۹۱). آستانه عملکرد کمترین فشار تورگر (آستانه تورگر) که سلول‌ها گسترده می‌شوند، می‌باشد. بنابراین گستردگی دیواره سلول، هدایت هیدرولیتیکی، آستانه عملکرد و تورگر از اجزای مهم این فرایند پیچیده می‌باشند (رشد سلولی و کنترل سرعت طویل شدن برگ)، این پارامترهای رشد می‌تواند به آسانی به وسیله تنش شوری مؤثر واقع شده باشد.

هو و اسچمیدهالتر^۱ (۲۰۰۴) از بررسی‌های خود نتیجه گرفتند، که کاهش طویل شدن برگ به وسیله تنش شوری ممکن است به کاهش در گستردگی دیواره سلول یا با افزایش در آستانه عملکرد ارتباط داشته باشد. تیل^۲ و همکاران (۱۹۸۸) دریافتند که φ_p به وسیله تنش شوری در سلول‌های اپیدرم برگ کاهش یافته بود.

نقش تورگر در پاسخ طویل شدن برگ به اثرات تنش شوری واضح نیست. احمد انصاری و احمد (۲۰۱۸) در نظر گرفتند که سرعت طویل شدن برگ به دلیل تنش شوری کاهش پیدا کرده و پیشنهاد شده است که یک سیگنال^۳ هیدرولیتیکی ممکن است اتفاق افتاده باشد. کرامر و همکاران (۲۰۰۱) با تمرکز بیشتر به خصوص بر روی خصوصیات دیواره سلول، به این نتیجه رسیدند که افزایش در آستانه عملکرد باعث شد تا شوری بتواند اثراتی را روی خاصیت فیزیکی دیواره سلولی برگ داشته باشد. با این وجود در شرایط این ویترو^۴ هیچ تغییری در خصوصیات فیزیکی دیواره سلول شناخته نشد. بنابراین بازداري از طویل شدن سلول به وسیله شوری ممکن نیست به مقاومت سازی ساختار فیزیکی دیواره‌های سلولی مرتبط شده باشد.

از طرف دیگر طویل شدن سلول، به وسیله افزایش اسیدی شدن دیواره سلولی و تحریک

1. Hu & Schmidhalter

2. Thiel

3. Signal

4. Invitro

شدن فضای (آپوپلاست) در نظر گرفته شد (هو و اسچ میدهالتر، ۲۰۰۴)، از این رو تنش شوری باعث بازداری از طویل شدن رشد و با کاهش در سرعت اسیدی شدن آپوپلاست ارتباط داشته و اثبات شده است که برای تنش آبی نیز اتفاق افتاده است (وان والکن برگو و بویر^۱، ۱۹۸۵ و غدیر^۲ و همکاران، ۲۰۱۷).

۵-۲ تغییرات اندازه سلولی

تنش شوری باعث پاسخ‌های متعدد و متفاوتی در تمام سطوح ساختاری گیاه می‌شود. این پاسخ‌های متنوع در سطح اندامک‌های درون سلولی و روابط متقابل اندامک‌ها و همچنین در مسیرهای متابولیکی در میزان فعالیت پروتئین‌ها و آنزیم‌ها و در نهایت در کل گیاه ظاهر می‌گردد. بنابراین پاسخ گیاه نسبت به تنش‌های شوری و خشکی از سطح سلولی-مولکولی تا سطح ماکروسکوپی قابل تصور است. البته باید در نظر داشت که گاهی اثر تنش در یک سطح موجب تلاقی و تداخل با سایر سطوح فیزیولوژیکی و یا رفتاری گیاه شده و در بخش‌های دیگری اثر آن ظاهر می‌گردد. به عنوان مثال در برگ‌های در حال رشد، تمایز سیتولوژیکی^۳ و فیزیولوژیکی به طور موازی صورت گیرد (کافی و همکاران، ۱۳۹۳).

در مطالعاتی بر روی گیاه کرچک^۴ در شرایط گلخانه‌ای، مشخص گردید که تقسیم و طویل شدن سلول‌های برگ در اثر تنش خشکی کاهش یافته و با افزایش تنش متوقف می‌شود. از طرف دیگر یک سیگنال مشترک از جمله هورمون‌ها روی تقسیم و طویل شدن سلولی مؤثر است (مانس و کرامر، ۱۹۹۶). نکته‌ای که در مطالعات باید مورد توجه قرار گیرد این است که سلول‌های کالوس سلول‌های کمتر تمایز یافته‌ای هستند و وضعیت آن‌ها با سلول‌های کاملاً تمایز یافته مثل سلول‌های برگ و ساقه ممکن است متفاوت باشد. در هر حال واکنش‌های سلولی در برابر تنش شوری وابسته به ژنوتیپ است. اولین پاسخ گیاه نسبت به تنش شوری کاهش رشد است. این کاهش رشد همراه با کاهش گسترش سلولی و کاهش گسترش واکوئلی

1. Vanvolkenburgh & Boyer

2. Qadir

3. Cytologic

4. *Ricinus communis*

صورت می‌گیرد و ثانیاً به عنوان یک عملکرد دفاعی پس از تقسیم سلول‌ها فعالیت خود را بسته به غلظت نمک کاهش می‌دهند که خود موجب کاهش اندازه سلول می‌گردد. علاوه بر این احتمال دارد که نمک موجب راه‌اندازی سیگنال‌های خاص غشایی جهت حفظ موازنه یون سدیم، پتاسیم و کلر در داخل و خارج شود. که در نهایت ابعاد دیواره سلول کاهش می‌یابد (امامی بیستگانی و همکاران، ۲۰۱۹).

۶-۲ تأثیر تنش شوری بر صفات رشدی

تنش شوری موجب تغییراتی در رشد، مورفولوژی و فیزیولوژی ریشه‌ها می‌شود که این تغییرات باعث تغییر در جذب یون و تولید سیگنال‌هایی می‌شوند که به اندام‌های هوایی منتقل می‌شوند. تنش شوری بیوماس ریشه گیاهان را کاهش می‌دهد. کاهش رشد می‌تواند ناشی از محدودیت رشد سلول، کاهش پتانسیل آب محیط ریشه، مداخله یون‌های حاصل از شوری در تغذیه گیاه و یا سمیت حاصل از تجمع یون‌ها که منجر به مرگ سلول می‌شود باشد (پریدا و داس^۱، ۲۰۰۵).

در پژوهشی که توسط کرامتی و همکاران (۱۳۹۶) روی ریحان انجام شد، مشخص گردید که تنش شوری باعث کاهش وزن خشک ریشه گردید. همچنین اظهار نمودند که شوری موجب کاهش طول ریشه ریحان شد و این کاهش با افزایش سطح شوری تا ۹ دسی‌زیمنس به بیشترین حد خود (۳۱/۸۴ درصد کاهش نسبت به شاهد) رسید.

با افزایش تنش شوری، وزن تر ساقه و ریشه کاهش یافت. همان‌طور که سلامی و همکاران (۱۳۸۵) گزارش کردند که در گیاهان زیره سبز و سنبل‌الطیب^۲، درصد جوانه‌زنی^۳، طول ریشه^۴، طول ساقه^۵، وزن تر و خشک ریشه، وزن تر و خشک ساقه، بیوماس و نسبت اندام هوایی به ریشه در اثر تنش شوری کاهش یافت. از جمله دلایلی که می‌توان برای این

1. Parida & Das

2. *Valeriana officinalis*

3. Germination percentage

4. Root length

5. Stem length

کاهش وزنی در گیاهان مورد مطالعه بیان نمود، از بین رفتن تعادل یونی و تعادل اسمزی تحت تاثیر تنش شوری می‌باشد و این نتایج مطابق با پژوهش اُترک^۱ و همکاران (۲۰۰۴) است که اثر شوری را بر روی بادرنجبویه بررسی نموده و دریافتند که شوری سبب کاهش طول ریشه، وزن تر و خشک ریشه و ساقه و درصد اسانس در این گیاه می‌شود. کاهش وزن تر اندام هوایی تحت تنش شوری می‌تواند به دلیل تجمع یون‌های مضر مانند سولفات^۲، سدیم^۳، منیزیم^۴ و کلر^۵ می‌باشد که یا خود آن‌ها مضرند و یا باعث اختلال در متابولیسم مواد غذایی یکدیگر می‌شوند. مثلاً رقابت آن‌ها با عناصر غذایی مهم سبب اختلال در جذب مواد غذایی می‌شوند. به علاوه با افزایش سطح شوری تعداد برگ کاهش می‌یابد که این به دلیل کاهش تقسیم سلولی و تمایز و در نتیجه کاهش تعداد برگ می‌باشد (امامی بیستگانی و همکاران، ۲۰۱۹). این نتایج هماهنگ با نتایج خراسانی‌نژاد و همکاران (۱۳۹۵) در گیاه اسطوخودوس^۶ می‌باشد، ایشان همچنین بیان نمودند سمیت یونی حاصل از تجمع عناصر مضر سبب اختلال در کلیه فعالیت‌های زیستی گیاه و در نهایت سبب از بین رفتن گیاه یا کاهش شدید در اندام هوایی می‌شود. همچنین تنش شوری به خصوص در غلظت‌های بالای NaCl موجب از بین رفتن تعادل اسمزی و در نتیجه آب‌کشیدگی از بافت‌ها و از بین رفتن آماس سلولی گردیده و در نهایت منجر به پژمردگی می‌شود. مصرف بیش از حد انرژی جهت تولید برخی از مواد آلی که نقش پایدارسازی تعادل اسمزی را با جذب یون‌ها انجام می‌دهند از دیگر عوامل کاهش وزن تر اندام هوایی به شمار می‌آید. همچنین مشخص شد که با افزایش سطح شوری، طول ساقه در گیاه اسطوخودوس کاهش چشمگیری داشت.

۲-۷ تاثیر تنش شوری بر اسیدهای نوکلئیک

شوری در برگ گیاهان دارویی، متابولیسم اسیدهای نوکلئیک را تحت تأثیر قرار می‌دهد و

1. Ozturk

2. SO_4^{2-}

3. Na^+

4. Mg^{+2}

5. Cl^-

6. *Lavandula angustifolia* Miller

سبب کاهش رشد گیاه می‌شود. در گیاهان دارویی میزان DNA و RNA در غلظت زیاد نمک کاهش یافت (آقای و کوماتسو^۱، ۲۰۱۳).

علت این کاهش جلوگیری از سنتز اسیدهای نوکلئیک و افزایش تجزیه آن‌ها دگر گردید. شوری فرایند همانندسازی^۲ و رونویسی را تحت تأثیر قرار می‌دهد. تنش شوری ناشی از NaCl سنتز خالص DNA را ۶۰ درصد و RNA را ۹۰ درصد کاهش می‌دهد. با افزایش شوری، سرعت تقسیم سلولی و طویل شدن سلول و سنتز RNA و پروتئین کاهش می‌یابد. علت کاهش در اسیدهای نوکلئیک احتمالاً فعالیت هیدرولیزی، کاهش سنتز یا افزایش تجزیه بود. همچنین افزایش فعالیت آنزیم‌های RNAase و DNAase بر اثر شوری نشان داده است (واگنر^۳ و همکاران، ۲۰۰۴).

رادیکال هیدروکسیل تشکیل شده ناشی از تنش شوری، به هنگام واکنش با همه اجزای مولکول DNA، آسیب به پورین^۴، پیریمیدین^۵ و همچنین دی‌اکسی‌ریبوزها^۶ می‌رساند (هالی ول و گاتریدج^۷، ۱۹۸۶). همچنین غلظت زیاد Na^+ قادر است، ۵۰ آنزیم را غیرفعال کند و همچنین در ایجاد باندهای اتصال tRNA به ریبوزوم که در سنتز پروتئین دخالت دارند ایجاد اختلال نماید (بلاموالد^۸ و همکاران، ۲۰۰۰، ووس و همکاران، ۲۰۱۶). به نظر می‌رسد اختلال در سنتز پروتئین یک علت مهم از آسیب به وسیله Na^+ باشد (تستر و داونپورت، ۲۰۰۳). تنش شوری نه تنها رونویسی RNA از روی DNA را کاهش داده، بلکه باعث کاهش تجمع mRNA از H^+ -ATPase غشای پلاسمایی شده است (نیو^۹ و همکاران، ۱۹۹۳؛ پیریز-پرات^{۱۰} و همکاران، ۱۹۹۸؛ جانیکا-راساک و کلابوس^{۱۱}، ۲۰۰۷، وانگ و همکاران، ۲۰۱۶).

1. Komatsu
2. DNA replication
3. Wagner
4. Purine
5. Pyrimidine
6. Deoxyribose
7. Hali Well & Gutteridge
8. Blumwald
9. Niu
10. Perez- prat
11. Janicka- Russak & Klobus

۸-۲ تأثیر تنش شوری بر غشای پلاسمایی

شوری از طریق ایجاد تغییر در ساختار و ترکیب لیپیدها و پروتئین‌ها، یکپارچگی غشای سلول را تحت تأثیر قرار می‌دهد. به عنوان مثال در گلیکوفیت، نفوذپذیری یون تغییر می‌یابد و سدیم جانشین کلسیم غشای پلاسمایی می‌شود که شاید پاسخ اولیه به تنش شوری محسوب شود. یون‌ها با گروه‌های قطبی از قسمت سر اسیدهای چرب غشا برهم‌کنش دارند و سدیم جانشین کلسیم می‌شود. در تنش شوری ترکیب لیپیدی غشا تغییر می‌کند. مقدار کل لیپید در گیاهان تیمار شده با نمک کاهش می‌یابد و این کاهش به طور عمده به علت کاهش منوگالاکتوزیل^۱ دی‌گلیسریدها^۲ مربوط می‌شود. مقدار استرول‌ها^۳ و استرهای استرول^۴ در غشای سلول‌های ریشه برخی از گیاهان، با افزایش مقاومت آن‌ها به شوری افزایش می‌یابد. تفاوت‌های چشمگیر بین نسبت اسیدلینولئیک^۵ به اسیدلینولئیک^۶ عامل دیگری است که به تفاوت نفوذپذیری غشا نسبت به سدیم و مقاومت به شوری نسبت داده می‌شود (نوت^۷ و همکاران، ۲۰۰۶).

بررسی انجام شده نشان داده شده است که غشای پلاسمایی ممکن است اولین مکان از آسیب شوری باشد. آسیب‌های اسموتیک (به عنوان مثال اسموتیک‌های مشتق شده حذف آب از سلول‌ها) می‌تواند باعث ساخت غلظت‌های بالای Na^+ در آپوپلاست برگ‌ها شود و Na^+ موجود در آوند چوبی به طرف برگ جریان پیدا می‌کند (فلاورس و همکاران، ۱۹۹۱، لائوچیلی و گراتان، ۲۰۱۴). سید علیخانی (۱۳۹۵) در بررسی تنش شوری روی گیاه آرتیشو یا کنگر فرنگی^۸ گزارش نمود که بالاترین میزان مالون دی‌آلدهید از تیمار تنش شوری ایجاد شده با کلرید سدیم ۹۵ میلی‌مولار بود. شواهد نشان می‌دهد که مالون دی‌آلدهید محصول تجزیه اسیدهای چرب غیر اشباع^۹ است که به عنوان نشانگر زیستی برای اندازه‌گیری پراکسیداسیون

1. Monogalactosyl

2. Diglycerides (DAGs)

3. Sterol

4. Sterol esters

5. Linoleic acid

6. Linolenic acid

7. Nott

8. *Cynara scolymus*

9. Unsaturated fatty acids

لیبیدها استفاده می‌شود (میتلر^۱، ۲۰۰۲).

در پژوهش انجام شده توسط رضایتمند و همکاران (۱۳۹۲) گزارش نمودند که میزان مالون دی‌آلدهید در گیاه درمنه^۲ افزایش معنی‌داری در گیاهانی که با کلرید سدیم تیمار شده بودند داشته که این امر نشان‌دهنده اثر تنش شوری بر تخریب غشا است. امامی بیستگانی و همکاران (۲۰۱۹) در بررسی اثر تنش شوری بر روی نشت الکترولیت^۳ بر روی آویشن دناهی و باغی در شرایط گلخانه گزارش نمودند، آویشن دناهی دارای نشت الکترولیتی بیشتری نسبت به آویشن باغی در شرایط تنش شوری شدید بود.

با توجه به اینکه پیری برگ ناشی از تنش شوری، سبب تغییر نفوذپذیری غشای بابونه آلمانی گردید، نشت یونی غشا به عنوان عامل پیش‌بینی‌کننده صدمه وارده بر غشا مورد مطالعه قرار گرفت (سلیمی و همکاران، ۱۳۹۰). قربانلی و همکاران (۱۳۹۱) نیز افزودند که با افزایش غلظت کلرید سدیم، میزان مالون دی‌آلدهید در تمام تیمارها نسبت به شاهد در زیره سبز افزایش یافت. افزایش نمک باعث ایجاد تنش اکسیداتیو و پدید آمدن اختلال در اعمال فیزیولوژیکی سلول می‌شود. این تنش ثانویه به علت ایجاد رادیکال‌های آزاد اکسیژن است که در درون سلول تولید می‌شود. رادیکال‌های آزاد موجود در سلول باعث صدمه به لیبیدها و اسیدهای چرب غشا شده و رادیکال‌ها لیپید و پراکسیو هیدروپراکسی تولید می‌کنند، رادیکال‌های جدید تولید شده می‌توانند به واکنش‌های اکسیداسیون لیبیدها سرعت بخشند.

این نوع اکسیژن سمی بسیار فعال بوده، در غیاب هر مکانیسم محافظتی، متابولیسم معمولی سلول را از طریق آسیب اکسیداتیو تخریب می‌کند. یکی از موارد آسیب آن پراکسیداسیون لیبیدهای غشا است که نتیجه آن، تخریب پروتئین‌ها، غیرفعال شدن آنزیم‌ها، از بین رفتن رنگدانه‌ها و تخریب رشته DNA است. رادیکال‌های سوپراکسید تولید شده در تنش خشکی و شوری موجب پراکسیداسیون لیبیدهای غشا می‌شوند. گزارش شده است که پراکسیداسیون لیبیدها در برگ گوجه‌فرنگی^۴ و افزایش مقدار مالون دی‌آلدهید و سایر آلدییدها بستگی

1. Mittler

2. *Artemisia sieberi*

3. Electro leakage

4. *Solanum lycopersicum*

به سن گیاه دارد. افزایش مالون دی آلدئید، هیدروژن پراکسید در تنش شوری در گیاهان مختلفی گزارش شده است (دیونیوسو-سس و توبیتا^۱، ۱۹۹۸ و سائرآم^۲ و همکاران، ۲۰۰۲).

در پژوهش دلاوری پاریزی (۱۳۹۱) که روی ریحان انجام شد، شوری عامل ایجادکننده تنش اکسیداتیو بوده، احتمالاً به تشکیل رادیکال‌های آزاد مانند هیدروکسیل در سلول منجر شده، به دنبال آن غشای سلولی آسیب دیده است. شاخص آسیب‌پذیری که مقدار مالون دی آلدئید است تحت تنش شوری افزایش یافت. احتمالاً همانند مطالعات یاد شده در بالا، افزایش کمتر مالون دی آلدئید ریشه در این پژوهش، آسیب‌پذیری کمتر در ریشه را ثابت می‌کند. تیمار شوری به تنهایی مقدار پراکسیداسیون لیپیدهای غشا را افزایش داد و در شوری بالاتر مقدار مالون دی آلدئید تولید شده بیشتر بود.

۹-۲ تأثیر تنش شوری بر میزان فتوسنتز و کلروفیل

یکی از اثرهای مستقیم تنش‌های محیطی اعم از خشکی و شوری بر میزان فتوسنتز و تنفس گیاهان است که موجب کاهش رشد و عملکرد گیاه می‌شود. در تنش‌های محیطی، توانایی فتوسنتز گیاه می‌تواند معیار مناسبی برای انتخاب ژنوتیپ‌های متحمل باشد (اشرف^۳ و همکاران، ۲۰۰۷ و مرشدلو و همکاران، ۲۰۱۷). کاهش میزان فتوسنتز به غلظت و نوع شوری، نحوه اعمال تنش و حساسیت گونه‌های مورد مطالعه بستگی دارد (راینسون و همکاران، ۱۹۹۷ و یاپس^۴ و همکاران، ۲۰۱۸). به نظر می‌رسد در گیاهان متحمل که رشد و عملکرد آنها کمتر تحت تأثیر شوری قرار می‌گیرد، اصولاً فتوسنتز به تنش حساس‌تر بوده و می‌تواند در گیاهان متحمل به عنوان یک صفت مناسب به کار رود (اشرف و همکاران، ۲۰۰۷). اثر بازدارنده شوری بر فتوسنتز نیز می‌تواند به علت عوامل روزنه‌ای و غیر روزنه‌ای است (امامی بیستگانی و همکاران، ۲۰۱۹ و یو و عثمان^۵، ۲۰۱۶).

1. Dionisio-Sese and Tobita
2. Sairam
3. Ashraf
4. Yapes
5. Yu & Assmann

تحقیقات مختلف حاکی از آن است که به طور عمومی با افزایش غلظت نمک، در محیط کشت میزان کلروفیل کاهش می‌یابد. به عنوان مثال مانس (۲۰۰۵) و مانس (۲۰۰۲) دریافتند که گونه‌های گیاهی در پاسخ به تنش شوری مقدار کلروفیل خود را کاهش دادند. به نظر می‌رسد این کاهش به علت کاهش در میزان منیزیم برگ می‌باشد، که تحت تنش شوری ایجاد شده است. گزارشات دیگر حاکی از این است که تیمار گیاه آویشن دناپی در مقایسه با آویشن باغی با نمک NaCl مقادیر کلروفیل a و b را نسبت به گیاهان کنترل شده به میزان ۱۷ درصد کاهش داد. در بررسی اثر شوری بر میزان کلروفیل ریحان نشان داده شد که با افزایش غلظت نمک، میزان کلروفیل کل برگ کاهش یافت. این موضوع سبب کاهش کارایی برگ‌ها در انجام فتوسنتز می‌شود و کاهش ماده خشک و رشد را به دنبال دارد. برخی از محققین عقیده دارند که کاهش غلظت کلروفیل در اثر افزایش شوری می‌تواند در اثر افزایش فعالیت آنزیم کلروفیل‌لاز باشد (ابدل- ماولی^۱ و همکاران، ۲۰۰۴). دلیل دیگر کاهش کلروفیل کل برگ‌ها، تغییر متابولیسم نیتروژن و استفاده بیش‌تر از گلوتامات (ماده اولیه سنتز پرولین و کلروفیل) در مسیر تولید پرولین است (کرامتی و همکاران، ۱۳۹۶).

در تحقیق مانس (۲۰۰۲) با افزایش غلظت نمک، میزان کلروفیل کاهش یافت. کاهش سنتز کلروفیل می‌تواند به علت کاهش تجمع ۵-آمینولولویئیک اسید باشد. این اسید پیش‌ساز همه تتراپیرول‌ها و پیش‌ساز پروتوکلروفیلید است که در معرض نور به کلروفیل تبدیل می‌شود. از طرف دیگر ALA از گلوتامات ساخته شده که گزارش شده است که گلوتامات در تنش شوری در برگ‌های گیاه همیشه بهار کاهش می‌یابد (خالید^۲ و همکاران، ۲۰۱۰).

کاهش مقدار کلروفیل می‌تواند به علت افزایش تجزیه کلروفیل با کاهش سنتز کلروفیل باشد. در تجزیه کلروفیل، اولین مرحله، جداسازی فیتول به وسیله کلروفیناز است. حدس زده می‌شود که کلروفیل‌لاز اولین آنزیمی است که در مسیر تجزیه کلروفیل عمل می‌نماید. داده‌ها در مورد این آنزیم نشان می‌دهد که فعالیت کلروفیل‌لاز با پیری یا در اثر کاهش اکسیژن، کاهش می‌یابد (پینهرو^۳ و همکاران، ۲۰۰۸).

1. Abdel- Mawly

2. Khalid

3. Pinheiro

همچنین گزارش شد که تنش شوری موجب کاهش در تعداد کلروپلاست‌ها می‌شود و بررسی ساختار سلول‌های تحت تنش شوری نشان داده است که تنش روی تیلاکوئیدها و غشای پلاستیدها اثر می‌گذارد و موجب تجزیه آن‌ها می‌گردد. همچنین ممکن است تجزیه کلروپلاست‌ها موجب افزایش فعالیت آنزیم کلروفیل‌از و در نتیجه کاهش میزان کلروفیل گردد. همچنین NaCl بر ALA دهیدروژناز اثر گذاشته و موجب می‌شود تا سنتز کلروفیل به وسیله تنش شدید NaCl کاهش یابد (سناتوس^۱، ۲۰۰۴).

از آنجا که اعتقاد بر این است که فتوسیستم II نقش کلیدی را در پاسخ فتوسنتز نسبت به تنش‌های محیطی دارا است، آثار تنش شوری بر فتوسیستم II نیز بررسی گردیده است (بیکر^۲، ۱۹۹۱). برخی از گزارشات حاکی از این است که فعالیت فتوسیستم II به وسیله تنش شوری باز داشته می‌شود. در حالی که سایر مطالعات نشان داده که تنش نمک بر فتوسیستم II اثر ندارد (بلام‌والد و همکاران، ۲۰۰۰).

مطالعات نشان داده است که تنش شوری به تنهایی اثر کمی بر فیتوشیمی فتوسیستم II در ارتباط با نور کم دارد، ولی آسیب نوری به فتوسیستم II در برگ‌های تحت تنش شوری که در معرض نور زیاد قرار دارند القا می‌شود. به نظر می‌رسد که آثار تنش شوری روی ساختار پیگمان‌های فتوسنتزی در گیاهان وابسته به شدت نور است. نشان داده شده است که ساختار پیگمان‌های فتوسنتزی در گیاه نعنای فلفلی در پاسخ به تنش شوری، وقتی گیاهان در نور کم رشد می‌کنند، تغییر معنی‌داری پیدا نمی‌کنند (دینا و کریکر^۳، ۲۰۱۷). همچنین تنش شوری در نور زیاد موجب افزایش معنی‌داری در زاگزانتین^۴ می‌شود. احتمالاً افزایش در این دو ترکیب یک مکانسیم اتلاف انرژی است که می‌تواند دستگاه فتوسنتزی را بر علیه نور زیاد حفظ نماید (هورتون^۵ و همکاران، ۱۹۹۱).

افزایش غلظت نمک در محیط کشت، باعث کاهش معنی‌دار کلروفیل‌های a، b در گیاهچه‌های

1. Senatos
2. Baker
3. Morales
4. Zegantin
5. Horton

آویشن باغی در مقایس با شاهد شد. در تیمار ۱۵۰ میلی مولار نمک طی ۲۵ روز سطح کلروفیل در گیاهچه‌های آویشن به کمترین میزان رسید. میزان کلروفیل کل در گیاهچه‌های آویشن کشت شده در محیط کشت موراشیگ و اسکوگ^۱ حاوی غلظت‌های مختلف نمک نسبت به گیاهچه‌های شاهد کاهش معنی‌دار نشان داد و در تیمار ۱۵۰ میلی مولار نمک به کمترین مقدار رسید. همچنین، افزایش غلظت نمک در محیط کشت باعث کاهش میزان کارتنوئید در مقایسه با شاهد و نیز در مقایسه با سایر غلظت‌های نمک گردید (رضوی زاده و محققیان، ۱۳۹۴).

۱۰-۲ اثر تنش شوری بر سنتز پرولین، قندهای محلول و پروتئین

افزایش غلظت نمک تا سطح ۱۵۰ میلی مولار در محیط کشت MS، میزان پرولین را در گیاهچه‌های آویشن به طور معنی‌داری افزایش داد. به طوری که بیشترین میزان تولید و تجمع این اسمولیت، ۲۵ روز پس از کشت در غلظت‌های ۱۲ و ۱۵۰ میلی مولار نمک و کمترین مقدار در گیاهان شاهد مشاهده گردید. این افزایش ممکن است در اثر افزایش بیان ژن P_5C_5 در پاسخ به تنش شوری باشد. نتایج اندازه‌گیری قندهای محلول نشان داد که طی ۲۵ روز پس از کشت، افزایش غلظت نمک تا سطح ۱۵۰ میلی مولار در محیط کشت MS، باعث افزایش معنی‌دار میزان قندهای محلول در گیاهچه‌های آویشن نسبت به گیاهان شاهد و نیز در مقایسه سطوح مختلف تیمار با یکدیگر گردید و به طور کلی، با تشدید تنش شوری، سنتز قندهای محلول افزایش معنی‌داری نشان داد (رضوی زاده و محققیان، ۱۳۹۴).

کربوهیدرات‌هایی مانند قندها (گلوکز^۲، فروکتوز^۳، سوکروز^۴ و فروکتان^۵) و نشاسته در تنش شوری تجمع می‌یابند. عمل مهم آن‌ها محافظت اسمزی، فشار اسمزی، ذخیره کربن و جaro کردن رادیکال‌ها است. تنش شوری باعث تغییر ساختار قندهایی مانند گلوکز، فروکتوز سوکروز

1. Murashige & Skooge (MS)

2. Glucose

3. Fructose

4. Sucrose

5. Fructan

و فروکتان‌ها در تعدادی از گیاهان می‌شود (سینگ^۱ و همکاران، ۲۰۰۰). مقدار قند در بعضی از گیاهان مانند بادرنجبویه در تنش شوری افزایش و در برخی دیگر کاهش پیدا کرده است (خالید و کای^۲، ۲۰۱۱).

در گزارش تاری^۳ و همکاران (۲۰۰۲) روی گوجه‌فرنگی مشخص شده است که مقدار قند کل در برگ و ریشه این گیاه و در تنش شوری کاهش یافته است. در برخی گزارش‌ها نیز آمده است که مقدار قند ترهالوز^۴ موجب افزایش مقاومت گیاه در برابر تنش‌های غیر زیستی می‌شود. در پژوهشی تحت تنش شوری مقدار قند در ریشه کاهش و در برگ افزایش یافت که احتمالاً به علت کاهش فروکتوز است، زیرا قندهای محلول و هیدرولیز آن‌ها افزایش یافته، در نتیجه فعالیت نشاسته فسفریلاز و فعالیت اسید اینورتاز^۵ نیز در برگ کاهش یافته و به دنبال آن فعالیت سوکروز فسفات سنتاز افزایش یافته کرده است (پریدا و داس، ۲۰۰۵). در آزمایش دیگری مشخص شده است که شوری، محتوای کل قند و قندهای احیاکننده را در ریشه کاهش می‌دهد (تاری و همکاران، ۲۰۰۲).

۱۱-۲ اثر تنش شوری بر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی

تنش شوری عاملی است که به‌طور جدی تولید محصولات دارویی و زراعی را در مناطق خشک و نیمه‌خشک محدود می‌کند. پاسخ گیاهان به تنش شوری متفاوت است و به میزان سمیت یونی، تغییرات پتانسیل اسمزی، مدت زمان تنش و نوع گونه گیاهی بستگی دارد (مرآتی و همکاران، ۱۳۹۴ به نقل از کومبا^۶ و همکاران، ۱۹۹۸). خسارت ناشی از تنش شوری در گیاهان از طریق ایجاد تنش اسمزی بوده و منجر به کاهش میزان آب سلول، سمیت یونی و اختلال در جذب عناصر غذایی می‌شود (شابلای^۷، ۲۰۰۰). تنش شوری مانند دیگر تنش‌های

1. Singh

2. Khalid & Cai

3. Tari

4. Trehalose

5. Acid invertase

6. Comba

7. Shabala

محیطی باعث تجمع (ROS) مانند سوپراکسید، پراکسید هیدروژن و رادیکال‌های هیدروکسیل در سلول و آسیب رساندن به لیپیدهای غشا، پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک می‌شود (نتوندو^۱ و همکاران، ۲۰۰۴).

آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان مهم‌ترین ترکیبات در سیستم‌های گونه‌های اکسیژن واکنش‌گر هستند و نخستین راه مقابله با تنش‌های اکسیداتیو می‌باشند (مرآتی و همکاران، ۱۳۹۴ به نقل از پان^۲ و همکاران، ۲۰۰۶). در گیاهان عالی سیستم جاروبگر از آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان نظیر کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز، پلی‌فنول اکسیداز و آسکوربات پراکسیداز تشکیل شده‌اند، که می‌توانند گونه‌های فعال اکسیژن تولید شده در شرایط تنش را از بین ببرند. آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان از غشاهای مقابل اثرات مخرب ROS که در برابر تنش‌های غیرزنده تولید می‌شوند، محافظت نموده و موجب مقاومت و پایداری گیاهان در برابر تنش‌هایی همانند شوری می‌شوند (مرآتی و همکاران، ۱۳۹۴ به نقل از شابالا، ۲۰۰۰).

مرآتی و همکاران (۱۳۹۴) بیان نمودند که تیمار NaCl منجر به افزایش فعالیت سوپراکسید دیسموتاز در ریشه، ساقه و برگ گیاه پونه معطر^۳ گردید. فعالیت سوپراکسید دیسموتاز در ریشه بیشتر از ساقه و برگ بود و در همه اندام‌ها فعالیت این آنزیم در غلظت ۷۵ میلی‌مولار نمک بیشترین مقدار را نشان داد. این روند در چهار زمان برداشت (۱۰، ۲۰، ۳۰ و ۴۰ روز) مشاهده شد، ولی نکته قابل توجه این بود که با افزایش زمان برداشت فعالیت سوپراکسید دیسموتاز در گیاهان تحت تیمارهای ۲۵ و ۵۰ میلی‌مولار NaCl سیر صعودی را نشان داد، اما در تیمار ۷۵ میلی‌مولار نمک تا برداشت چهارم (۳۰ روز پس از تیمار) افزایش و سپس کاهش یافت. همچنین فعالیت سوپراکسید دیسموتاز در گیاهان کنترل طی برداشت‌های مختلف تغییر معنی‌داری نشان نداد. تحت تنش شوری، فعالیت پراکسیداز در ریشه، ساقه و برگ گیاه پونه معطر افزایش یافت و فعالیت این آنزیم در ریشه و ساقه بیشتر از برگ بود. طی چهار زمان برداشت (۱۰، ۲۰، ۳۰ و ۴۰ روز) و در همه اندام‌ها فعالیت این آنزیم در غلظت ۷۵ میلی‌مولار نمک بیشترین مقدار را نشان داد. فعالیت پراکسیداز در گیاهان تحت تیمارهای ۵۰ و ۷۵ میلی‌

1. Netondo

2. Pan

3. *Mentha pulegium* L.

مولار NaCl تا برداشت چهارم (۳۰ روز پس از تیمار) افزایش و بعد کاهش یافت، در حالی که در ۲۵ میلی مولار تا برداشت آخر روندی صعودی را نشان داد. البته فعالیت پراکسیداز در گیاهان کنترل طی برداشت‌های مختلف تغییر معنی داری نداشت.

با افزایش میزان نمک، فعالیت پلی فنل اکسیداز در همه برداشت‌ها و در کلیه اندام‌های گیاه پونه معطر افزایش معنی داری را نشان داد. حداکثر فعالیت پلی فنول اکسیداز در تیمار ۷۵ میلی مولار NaCl بود. همچنین عملکرد این آنزیم در ریشه به مقدار قابل توجهی بیشتر از ساقه و برگ بود. طی برداشت‌های مختلف فعالیت پلی فنل اکسیداز در گیاهان کنترل تقریباً یکسان بود. فعالیت این آنزیم در غلظت‌های مختلف NaCl تا برداشت چهارم (۳۰ روز بعد از برداشت) سیر صعودی داشت ولی در برداشت آخر در برخی تیمارها ثابت شد و سایر تیمارهای دیگر حتی روندی نزولی را نشان داد. فعالیت کاتالاز در همه اندام‌های گیاه پونه معطر تحت تیمار نمک در مقایسه با گیاهان کنترل افزایش پیدا کرد. فعالیت این آنزیم در برگ گیاه پونه معطر بیشتر از ساقه و ریشه بود. با افزایش مدت زمان تنش فعالیت این آنزیم در کلیه اندام‌ها و در تیمارهای مختلف شوری افزایش پیدا کرد. البته فعالیت کاتالاز در گیاهان کنترل طی برداشت‌های مختلف تغییر معنی داری را نشان نداد. تیمار NaCl منجر به افزایش فعالیت آسکوربات پراکسیداز در ریشه، ساقه و برگ گیاه پونه معطر گردید. فعالیت آسکوربات پراکسیداز در ریشه بیشتر از ساقه و برگ بود و در برداشت‌های مختلف فعالیت این آنزیم در غلظت ۷۵ میلی مولار نمک بیشترین مقدار را نشان داد. با افزایش زمان برداشت، فعالیت آسکوربات پراکسیداز در ساقه و برگ گیاهان تحت تیمارهای ۲۵، ۵۰ میلی مولار NaCl سیر صعودی را نشان داد، اما در تیمار ۷۵ میلی مولار نمک تا برداشت چهارم (۳۰ روز پس از برداشت) افزایش و بعد کاهش یافت. البته فعالیت آسکوربات پراکسیداز در گیاهان کنترل طی برداشت‌های مختلف تغییر معنی داری نداشت (مرآتی و همکاران، ۱۳۹۴).

نتایج مشابهی توسط جلیل و همکاران (۲۰۰۸) و تحت تأثیر تنش شوری گزارش شده است. همچنین با افزایش طول مدت تنش فعالیت سوپراکسید دیسموتاز نیز افزایش پیدا کرده

است که با نتایج آزدو نتو^۱ و همکاران (۲۰۰۶) مطابقت دارد. آنیون‌های سوپراکسید به وسیله تنش شوری در سلول تولید می‌شود، زیرا مهم-ترین تأثیر تنش شوری بسته شدن روزنه‌ها و کاهش تثبیت دی‌اکسیدکربن است که در نتیجه آن رشد کاهش می‌یابد. همچنین افزایش تنفس در این شرایط سبب تولید این یون‌های مخرب در میتوکندری سلول می‌شود. در چنین شرایطی فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز به عنوان یک آنزیم از بین برنده یون سوپراکسید، مشابه نتایج به دست آمده افزایش می‌یابد.

با افزایش فعالیت این آنزیم سمیت‌زدایی یون سوپراکسید افزایش و آسیب‌های حاصل از آن در گیاه کاهش می‌یابد (سایرام و همکاران، ۱۹۹۸). به عبارت دیگر، در هنگام تنش سوپراکسید دیسموتاز با بازده بسیار بالا با رادیکال‌های آنیون سوپراکسید واکنش داده، آب و اکسیژن تولید می‌کند، بنابراین افزایش فعالیت سوپراکسید دیسموتاز تحت تیمار NaCl می‌تواند یک پاسخ رایج برای مقابله با اثرات مخرب تنش شوری باشد (مرآتی و همکاران، ۱۳۹۴ به نقل از کوکاه^۲ و همکاران، ۲۰۰۷).

با افزایش شوری فعالیت پراکسیداز در همه اندام‌های پونه معطر افزایش پیدا کرد و تأخیر در برداشت باعث افزایش فعالیت پراکسیداز بنابراین افزایش فعالیت پراکسیداز تحت تنش شوری در گیاه پونه معطر و گزارش‌های مذکور در تنش‌های دیگر می‌تواند نقش حفاظتی این آنزیم را در مقابل تنش‌های مختلف پیشنهاد کند. همچنین با توجه به نقش مهم پراکسیداز در حذف آنزیمی H_2O_2 ، کاهش مالون‌دی‌آلدهید و حفظ یکپارچگی غشای سلول، افزایش این آنزیم در گیاهان تحت تنش شوری کاملاً منطقی به نظر می‌رسد (جلیل و همکاران، ۲۰۰۸). آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی در جاروب کردن H_2O_2 از سلول‌های گیاهی نقش مهمی را ایفا می‌کند (دویر^۳ و همکاران، ۲۰۰۶). فعالیت کاتالاز در برگ، ساقه و ریشه گیاهان تحت تیمار تنش شوری در مقایسه با گیاهان کنترل افزایش یافت.

نتایج جوکار تنگ‌کرمی و همکاران (۱۳۹۵) نشان داد پرایمینگ^۴ در رقم مجارستان

1. Azevedo Neto

2. KocaH

3. Dewir

4. Priming

ماریتیغال^۱ باعث افزایش معنی‌دار میزان فعالیت آنزیم کاتالاز نسبت به تیمار بدون پرایم شده است، به‌طوری‌که پرایمینگ فعالیت این آنزیم را ۹۶/۴ درصد افزایش داده است. در حالی که در توده بومی آمل روی فعالیت کاتالاز تأثیر معنی‌داری نداشت. پرایمینگ باعث تغییرات متفاوت در فعالیت آنزیم کاتالاز در شرایط تنش و بدون تنش گردید. در شرایط تنش شوری میزان فعالیت این آنزیم در بذره‌های پرایم شده نزدیک به دو برابر بذره‌های شاهد افزایش یافت ولی در شرایط بدون تنش یا شاهد میزان فعالیت این آنزیم در بذره‌های پرایم شده به میزان ۲۶ درصد نسبت به بذره‌های پرایم نشده کاهش یافت. بررسی روند تغییر فعالیت آنزیم کاتالاز نشان داد، تا مرحله آبنوشی (۲۴ ساعت بعد از کاشت) تفاوت معنی‌داری بین بذره‌های پرایم شده و شاهد ایجاد نشده اما فعالیت این آنزیم از این مرحله تا جوانه‌زنی (۹۶ ساعت پس از کشت) در بذره‌های پرایم شده نسبت به شاهد به میزان ۱۰۳/۷ درصد افزایش یافت.

طی ۲۵ روز پس از کشت، فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در گیاهچه‌های آویشن با افزایش غلظت نمک تا ۱۲۰ میلی‌مولار در محیط کشت MS، افزایش معنی‌داری نسبت به گیاهان شاهد و سایر غلظت‌های نمک داشت، اما با افزایش غلظت تا ۱۵۰ میلی‌مولار، فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز نسبت به سطح ۱۲۰ میلی‌مولار کاهش نشان داد. همچنین فعالیت کاتالاز در گیاهچه‌های آویشن کشت شده در محیط کشت MS، افزایش معنی‌داری نسبت به گیاهان شاهد و سایر غلظت‌های نمک داشت، اما با افزایش غلظت نمک تا ۱۵۰ میلی‌مولار، فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز نسبت به سطح ۱۲۰ میلی‌مولار کاهش نشان داد (رضوی زاده و محققیان، ۱۳۹۴).

همچنین مشاهده شد که فعالیت کاتالاز در گیاهچه‌های آویشن کشت شده در محیط کشت MS حاوی سطوح مختلف نمک نسبت به گیاهان شاهد افزایش معنی‌دار داشته، در غلظت‌های ۱۰۰ و ۱۲۰ میلی‌مولار بیشترین فعالیت را نشان داده است، اما با افزایش میزان تنش در ۱۵۰ میلی‌مولار کاهش معنی‌داری در فعالیت آنزیم کاتالاز نسبت به ۱۲۰ میلی‌مولار مشاهده شد. همچنین مشخص شد که سطح فعالیت آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز نیز در

گیاهچه‌های آویشن، با افزایش غلظت نمک تا سطح ۱۲۰ میلی‌مولار در محیط کشت MS، طی ۲۵ روز پس از کشت، افزایش معنی‌داری نسبت به گیاهان شاهد و در مقایسه با سایر غلظت‌های نمک داشت، اما افزایش بیشتر غلظت نمک به کاهش فعالیت این آنزیم منجر شد. بیشترین سطح فعالیت سوپر اکسید دیسموتاز در ۱۰۰ و ۱۲۰ میلی‌مولار نمک مشاهده گردید.

۱۲-۲ اثر تنش شوری بر غلظت عناصر معدنی^۱

تنش شوری، جذب عناصر از ریشه و انتقال آن به گیاه را کاهش می‌دهد. در پژوهش وطن‌خواه و همکاران (۱۳۹۶) مقدار یون سدیم، پتاسیم، کلسیم و منیزیم در اندام هوایی نعنای فلفلی مورد بررسی قرار گرفت و مشاهده شد که تنش شوری سبب افزایش سدیم و کاهش پتاسیم گردید. نسبت پتاسیم به سدیم از عوامل تعیین‌کننده حساسیت به شوری و بیانگر میزان جذب پتاسیم در طی بالا رفتن غلظت سدیم در محیط ریشه است. از آنجایی که نسبت پتاسیم به سدیم یک شاخص مناسب برای تعیین درجه مقاومت گیاه به شوری می‌باشد (سایرام و همکاران، ۲۰۰۲، لی و همکاران، ۲۰۱۸). در نتایج پژوهش وطن‌خواه و همکاران (۱۳۹۶) نشان داده شد در یون‌ها تعادل تنظیم گیاه، برای مقاومت در برابر تنش شوری ضروری است و اولین اختلال ایجاد شده، رقابت در جذب یون‌های ضروری مانند پتاسیم می‌باشد. همچنین کمبود آب القاء شده با شوری، توسعه سلول برگی را کاهش داد که منجر به افزایش سریع سدیم در نتیجه کاهش حجم سلول گردید (هاسگوا، ۲۰۱۳).

مقدار سدیم ریشه در شوری ۱۰۰ و ۲۰۰ میلی‌مولار در مقایسه با گیاه نعنای فلفلی در تیمار شاهد، افزایش معنی‌داری داشت که این افزایش در شوری ۲۰۰ میلی‌مولار بارزتر شد. میزان سدیم ریشه در گیاهان تیمار شده با سالیسیلیک اسید نسبت به گیاه شاهد تغییر معنی‌داری نداشت. میزان سدیم ریشه در تیمار همزمان سالیسیلیک اسید و شوری، در شوری ۱۰۰ و ۲۰۰ میلی‌مولار در مقایسه با همین میزان شوری کاهش معنی‌داری داشت. میزان پتاسیم برگ در گیاهان تحت تنش شوری کاهش معنی‌داری یافت. تیمار سالیسیلیک اسید به تنهایی باعث

کاهش میزان پتاسیم برگ شد. میزان پتاسیم برگ در تیمار همزمان سالیسیلیک اسید و شوری ۲۰۰ میلی‌مولار کاهش معنی‌داری پیدا کرد، در حالی‌که در شوری ۱۰۰ میلی‌مولار افزایش معنی‌داری داشت. مقدار پتاسیم ریشه در مقایسه با گیاه شاهد در شوری ۲۰۰ میلی‌مولار کاهش و در شوری ۱۰۰ میلی‌مولار افزایش معنی‌داری داشت. در تیمار سالیسیلیک اسید در مقایسه با گیاه شاهد میزان پتاسیم کاهش معنی‌داری داشت. در تیمار همزمان سالیسیلیک اسید و شوری مقدار پتاسیم در همه موارد کاهش معنی‌داری داشت (وطن‌خواه و همکاران ۱۳۹۶).

لونگ ژیائو^۱ و همکاران (۲۰۰۹) گیاه کنگر فرنگی را تحت غلظت‌های متفاوت از آب دریا قرار دادند، نتایج آن‌ها نشان داد که غلظت سدیم، پتاسیم و کلر در قسمت‌های هوایی و ریشه گیاه تحت تنش شوری افزایش یافت. ملونی^۲ و همکاران (۲۰۰۱) نیز نشان دادند که افزایش شوری باعث کاهش میزان پتاسیم ریشه می‌گردد در حالی‌که پتاسیم ساقه تغییری نمی‌کند. نیوتن^۳ و همکاران (۱۹۹۱) با اعمال شوری روی کنگر فرنگی دریافتند که میزان یون کلر و سدیم بعد از ۷۷ روز با افزایش شوری افزایش یافت، که این میزان به‌طور معنی‌داری در برگ‌ها بیشتر از ساقه بود. همچنین سدیم در ساقه به‌طور محسوسی کمتر از برگ بود.

نتایج این محققان نشان داد شوری اثرات معنی‌داری در سطح یک درصد بر میزان پتاسیم در کلیه تیمارها در گیاه کنگر فرنگی داشت. همچنین میزان جذب سدیم اثر معنی‌داری را در گیاه کنگر فرنگی نشان نداد. نتایج نسبت پتاسیم به سدیم نشان داد که شوری اثر معنی‌داری را بر گیاه دارویی کنگر فرنگی داشته باشد. نتایج نشان می‌دهد که با افزایش سطح شوری، میزان جذب پتاسیم کاهش می‌یابد به طوری‌که در نمونه‌ی شاهد بیشترین مقدار پتاسیم (۱۲/۷۳ میلی‌گرم بر گرم) و در نمونه‌ی با سطح شوری ۶ دسی‌زیمنس بر متر کمترین میزان پتاسیم (۹/۱۳ میلی‌گرم بر گرم) مشاهده شد. در همه تیمارها، کمترین میزان جذب را از لحاظ عنصر پتاسیم در تیمار شوری ۶ دسی‌زیمنس بر متر بدون اثر مغناطیس می‌توان مشاهده کرد (باقری‌فرد و حمید اوغلی، ۱۳۹۴). همچنین نتایج این محققان نشان داد که میزان جذب

1. Long Xiao

2. Meloni

3. Newton

پتاسیم تحت تأثیر آب مغناطیسی^۱ و همچنین آب شور مغناطیس شده قرار گرفت به طوری که مشخص شد در تیمار شاهد بیشترین میزان پتاسیم جذب شده در نمونه‌های مورد آزمایش مشاهده شد. در تیمار ۶۰۰۰ گوس مغناطیس بدون اثر شوری جذب سدیم و پتاسیم متناسب مشاهده شد. گرچه میزان پتاسیم در شاهد بیشتر بود ولی از نظر جذب سدیم کمتر از نمونه ۶۰۰۰ گوس مغناطیس می‌باشد. نتایج مقایسه میانگین در شوری ۶ دسی‌زیمنس بیشترین میزان جذب پتاسیم مربوط به تیمار ۶۰۰۰ گوس می‌باشد. به نظر می‌رسد واکنش کنگر فرنگی به شوری بالاتر (کاهش تجمع سدیم) بیانگر نوعی ایجاد محدودیت ورود سدیم توسط ریشه است تا از این طریق مانع تجمع سدیم در اندام‌های هوایی به خصوص برگ‌ها شود. در تیمار آبیاری با آب دارای شوری ۶ دسی‌زیمنس بر متر مشاهده شد که با افزایش سطح میدان مغناطیسی، میزان پتاسیم جذب شده افزایش می‌یابد، گرچه میزان سدیم تغییر معنی‌داری را نسبت به دیگر سطوح نشان نداد.

از دلایل اثبات این مطلب این است که تحمل به نمک به طور مثبت با جذب انتخابی پتاسیم نسبت به سدیم و به ویژه انتقال از ریشه‌ها به شاخه‌ها و توزیع شوری در کل گیاه در ارتباط مستقیم است. گیاهان متحمل به شوری دارای نسبت سدیم به پتاسیم کمتری هستند و این گیاهان، سدیم را به صورت فعال دفع و پتاسیم را جذب می‌کنند. تبادل سدیم و پتاسیم توسط پمپ یونی مستقر در غشای سیتوپلاسمی صورت می‌گیرد، که به عنوان مکانیزم اساسی تحمل به نمک در گیاهان متحمل به شوری شناخته شده است (تایز و زایگر، ۲۰۰۶ و لی و همکاران، ۲۰۱۸).

در همین خصوص، امامی بیستگانی و همکاران (۲۰۱۹) و باربری^۲ و همکاران، (۲۰۱۲) نشان داد که با افزایش میزان شوری، مقدار پتاسیم در آویشن دناپی و باغی کاهش می‌یابد، لذا با کاهش جذب مقدار پتاسیم باز و بسته شدن روزنه‌ها مختل گشته و آنزیم‌های فعال شونده با پتاسیم از فعالیت بازمانده و نقل انتقال در آوندهای آبکشی مختل می‌گردد.

1. Magnetic

2. Barbieri

در پژوهش اکوئیل احمد^۱ و همکاران (۲۰۰۷) نشان داده شد که تنش شوری موجب کاهش مقدار پتاسیم و افزایش مقدار سدیم گردید. کاهش مقدار پتاسیم به این علت است که شباهت این دو یون در اندازه شعاع هیدراته^۲ و رقابت برای ورود به داخل سلول، پروتئین‌های انتقال‌دهنده آن‌ها را در تشخیص سدیم دچار اشتباه می‌کند، بنابراین به راحتی از طریق ناقل‌های^۳ با تمایل کم نسبت به پتاسیم وارد سلول شده، جذب پتاسیم کاهش می‌یابد. از طرف دیگر، سدیم با ورود به فضای آپوپلاستی و جایگزینی با کلسیم غشای سلول را دیپلاریزه کرده، به ایجاد اختلال در جذب انتخابی برخی یون‌ها منجر می‌شود (ملاسیوتیس^۴ و همکاران، ۲۰۰۶ و ساجکسوار ایبوسکا^۵ و همکاران، ۲۰۱۴). علت دیگر می‌تواند مسدود شدن کانال‌های واردکننده پتاسیم توسط سدیم باشد. همچنین، سدیم نشت پتاسیم را از طریق کانال‌های خارج‌کننده پتاسیم افزایش می‌دهد (شابالا، ۲۰۰۰ و سالم^۶ و همکاران، ۲۰۱۴) در پژوهش باقری‌فرد و حمید اوغلی (۱۳۹۴) نیز مقدار یون سدیم در برگ افزایش و در مقابل یون پتاسیم کاهش یافته است، با این حال مقدار افزایش یون‌ها در ریشه کمتر از مقدار آن در ساقه بوده است. از آنجایی که نسبت Na^+ / K^+ شاخصی مناسب برای تعیین در جهت مقاومت گیاه به شوری است و عموماً در گیاهان حساس به شوری Na^+ / K^+ ، مقدار آن افزایش یافته است (سایرام و سرواستاوا، ۲۰۰۲) شاید بتوان نتیجه گرفت که گیاه ریحان، گیاهی مقاوم به شوری نبوده، با شوری خسارت می‌بیند. غلظت بالای شوری هومئوستازی در پتانسیل آب را به هم می‌ریزد و باعث پراکنش یون‌ها در گیاهان می‌شود (داش و پاندا^۷، ۲۰۰۱). تغییرات حیاتی در یون و هومئوستازی آب به آسیب مولکولی، توقف رشد و حتی مرگ منجر می‌شود. اثرات ویژه تنش شوری بر متابولیسم گیاهان به ویژه بر برگ‌های حساس با تجمع یون‌های سمی Na^+ و یا با کاهش یون‌های Ca^{+} ارتباط دارد (تورکان و دمیرال^۸، ۲۰۰۵).

1. Aqueel Ahmad

2. Hydrated radius

3. Transporter

4. Molassiotis

5. Sujkowska-Rybkowska

6. Salem

7. Dash & Panda

8. Turkan & Demiral

۱۳-۲ اثر تنش شوری بر روی مراکز فتوسیستم II و I

بسیاری از تنش‌های غیرزنده می‌توانند به‌طور مستقیم و غیرمستقیم فعالیت فتوستنتزی گیاهان را تحت تأثیر قرار دهند. سیستم فتوستنتزی گیاهان عمده‌ای از متابولیسم داخل گیاه را تشکیل می‌دهد و به تنش‌ها به شکل چشم‌گیری حساس می‌باشد. تحقیقات نشان می‌دهند که کاهش کارایی سیستم فتوستنتزی در شرایط تنشی به‌خصوص شوری مرتبط با کمپلکس فتوسیستم II در دستگاه فتوستنتزی می‌باشد (مهتا^۱ و همکاران، ۲۰۱۰ و کالاجی^۲ و همکاران، ۲۰۱۰). گیاهان به شرایط استرس از طریق مکانیسم‌های سازش پاسخ می‌دهند که به سیستم‌های فتوشیمیایی و بیوشیمیایی اجازه تطابق به شرایط استرس را می‌دهند (امامی بیستگانی و همکاران، ۲۰۱۸).

جدایی بار (قطع جریان الکترون‌ها) در مراکز فتوسیستم II و I و عمدتاً تنش‌های یونی بیش از تنش‌های اسمزی صورت می‌گیرد. همچنین مشاهدات نشان می‌دهند که تنش اسمزی موجب افزایش نفوذپذیری تیلاکوئیدها به یون‌هایی نظیر Cl^- و Na^+ می‌شود که حضور این یون‌ها باعث توقف جدایی بار از طریق فتوسیستم II و I می‌شود (گیلمور^۳ و همکاران، ۱۹۸۴ و او تگان سورن^۴ و همکاران، ۲۰۱۶). در اکثر گیاهان دارویی نیز ثابت شده است که مکانیسم فتوستنتز در مرحله انتقال الکترون بین دو فتوسیستم تحت تأثیر قرار می‌گیرد. در گیاهان دارویی نیز محل حساس به شوری احتمالاً مابین پلاستوکوئینون^۵ فتوسیستم I^۶ می‌باشد (بهارى ساروی و همکاران، ۱۳۹۶). مطالعات دقیق‌تر در سایر گیاهان دارویی حداقل سه محل حساس را که در اثر شوری منجر به توقف فتوستنتز می‌شود نشان داده است: ۱- آسیب به بخش احیاگر آب در فتوسیستم I که از جریان الکترون‌ها جلوگیری می‌کند. ۲- آسیب به بخش احیاگر آب در فتوسیستم II. ۳- توقف انتقال الکترون ما بین کمپلکس‌های رنگدانه‌ای

1. Mehta

2. Kalaji

3. Gilmour

4. Otgonsuren

5. Plastoquinone (PQ)

6. Photosystem I (P₇₀₀)

(کیرست^۱، ۱۹۸۹ و نیو و ما^۲، ۲۰۱۸).

با مطالعه نحوه توزیع انرژی برانگیختگی ما بین دو فتوسیستم در پاسخ به تنش شوری در گیاه دارویی سوئدا پیشنهاد شده است. سوئدا برای اجتناب از تجمع Na^+ درون سلولی به هنگام مواجه با تنش از آنتی‌پورت^۳ $\frac{\text{Na}^+}{\text{H}^+}$ وابسته به ATP جهت خروج یون‌های سدیم اضافی کمک می‌گیرند. ATP اضافی مورد نیاز برای چنین پمپی در گیاهان تحت تنش ممکن است از جریان چرخه‌ای الکترون‌ها از خلال فتوسیستم I تأمین شود. بنابراین فرض، افزایش شوری محیط و فعالیت آنتی‌پورت $\frac{\text{Na}^+}{\text{H}^+}$ باعث افزایش گرادیان PH یا ΔP در عرض غشای تیلاکوئیدی می‌گردد که احتمالاً همین افزایش ΔPH ، به موازنه زنجیره انتقال در مسیر تنظیم جریان الکترون‌ها از خطر به چرخه‌ای می‌انجامد. بنابراین با ایجاد یک جریان الکترون چرخه‌ای در فتوسیستم I در شرایط تنش شوری از میزان فعالیت فتوسیستم II کاسته و در نتیجه راندمان فتوستنتز کاهش می‌یابد (لانکاو^۴ و همکاران، ۲۰۰۵ و آکبوداک و فیلیز^۵، ۲۰۱۸). از طرفی براون^۶ و همکاران (۱۹۸۶) پیشنهاد کرده‌اند که تنش زنجیره انتقال الکترون را در طول فتوسیستم II متوقف نکرده، بلکه باعث توقف چرخه تثبیت کربن می‌شوند.

۱۴-۲ سازگاری سیستم فتوستنتزی به شرایط تنش

رادیکال‌های آزاد و حدواسط‌های فعال تشکیل شده تحت شرایط تنش، سبب آسیب‌های جبران‌ناپذیری به دستگاه فتوستنتزی می‌شوند. تغییرات کوتاه‌مدت و یا بلند مدت در شدت نور و همچنین بروز تنش‌های محیطی مانند شوری و کمبود مواد غذایی می‌تواند باعث عدم تعادل بین انرژی فتوشیمیایی جذب شده و انرژی مصرف شده در فرایندهای متابولیسمی شود. به دلیل سرعت بیشتر واکنش‌های فتوشیمیایی اولیه در فتوسیستم I و II نسبت به انتقال الکترون و واکنش‌های بیوشیمیایی فتوستنتز، حضور موجودات فتوستنتز کننده در محدوده‌ای از

1. Kirst
2. Niu & Ma
3. Antiport
4. Lunkov
5. Akbudak & Filiz
6. Braun

انرژی نورانی که بیش از نیاز فرایند فتوسنتز می‌باشد، منجر به عدم تعادل انرژی و به‌طور کلی بازدارندگی نوری می‌شود (مهتا و همکاران، ۲۰۱۰).

یکی از ویژگی‌های منحصر به فرد سیستم فتوسنتزی و غشاهای تیلاکوئیدی، قابلیت سازگاری و انعطاف‌پذیری آن‌ها در برابر شرایط متغیر محیطی است. زمان مورد نیاز جهت این سازگاری می‌تواند از ثانیه یا دقیقه (کوتاه‌مدت) و روز و حتی مدت‌های طولانی مدت (بلند مدت) متفاوت باشد. سازگاری‌های بلند مدت به‌طور معدل شامل تقسیم بیان ژن‌های هسته و کلروپلاست از طریق تغییر در پتانسیل اکسید و احیای کینون‌ها^۱ می‌باشد. مطالعات نشان داده است یک پلاستوکینون‌ها، تیوریدوکسین‌ها^۲ و (ROS) می‌توانند به عنوان مولکول سیگنال عمل کرده در پاسخ‌های سازگار در شرایط متغیر محیطی نقش داشته باشند (مول بوی^۳، ۲۰۰۰). چندین محقق در حال متقاعد کردن و بحث اساسی بر سر این موضوع می‌باشند که متابولیسم کربن فتوسنتزی به وسیله کاهش پتانسیل آب تحت تأثیر قرار می‌گیرد. به‌طور مثال ظرفیت فتوسنتزی گیاه شنبلیله^۴ تحت تأثیر شرایط شوری کاهش یافته و البته این کاهش بستگی به نوع، شدت، مدت تنش شوری و اینکه گیاه در مرحله‌ی ای از سن خود قرار دارد (زاغ‌دودی و همکاران، ۲۰۱۱).

بررسی‌های زیادی در پاسخ فتوسنتز به تنش شوری صورت گرفته است، که این امر نتیجه‌ای از کاهش هدایت روزنه‌ای و متعاقباً کاهش دی‌اکسیدکربن قابل دسترس جهت عمل کربوکسیلاسیون^۵ می‌باشد (چارتزولاکیس^۶ و همکاران، ۱۹۹۵ و هی و همکاران، ۲۰۱۴). افزایش در سرعت تنفس تحت شرایط شوری یک پدیده دیگری از دخالت شوری در هدایت روزنه‌ای می‌باشد. اگرچه کاهش در فتوسنتز به وسیله تنش شوری تا حدی به علت کاهش در هدایت روزنه‌ای می‌باشد و نه بازداری روزنه‌ای، این امر باعث شده است که اثرات مثبتی نیز بر دستگاه فتوسنتزی بگذارد و در برخی از گونه‌های گیاهان دارویی از جمله شنبلیله، گزارش

1. Quinone

2. Thioredoxin

3. Mol boy

4. *Trigonella foenum-graecum*

5. Carboxylation

6. Chartzoulakis

شده است (زاغ‌دودی و همکاران، ۲۰۱۱). این فاکتورهای غیر روزنه‌ای از یک کاهش معنی‌دار در میزان بازدهی برخوردار است: مانند ریبولوز-۱و۵-فسفات (روبیسکو)^۱، کاهش تولید مجدد RuBP، کاهش حساسیت فتوسیستم II به شوری و کاهش در مقدار رنگیزه‌های فتوستنتزی به منظور جذب نور کافی می‌باشد (بال و فارکوهار^۲، ۱۹۸۴، بال و اندرسون^۳، ۱۹۸۶، سیمن و شارکی^۴، ۱۹۸۶ و هی^۵ و همکاران، ۲۰۱۴).

همچنین زاغ‌دودی و همکاران (۲۰۱۱) در بررسی اثر تنش شوری بر روی رشد و فتوستنتز برگ شنبلیله نشان دادند که ماده خشک ساقه و ریشه، تعداد برگ و سطح برگ بر اثر تنش شوری کاهش یافت. این کاهش سطح برگ تحت تأثیر شوری مؤید این مطلب است که غلظت بالای شوری سطح برگ را به علت کاهش در رنگیزه‌های فتوستنتزی کاهش داد (دی-هرالد^۶ و همکاران، ۱۹۹۸). زاغ‌دودی و همکاران (۲۰۱۱) همچنین اشاره کردند که با افزایش غلظت شوری کاهش بیشتری در بازدهی کربوکسیلاسیون مشاهده شد. در مطالعات قبلی تغییرات در عمل بازدهی کربوکسیلاسیون در ارتباط با تنش شوری گزارش شده است (پینه‌رو و همکاران، ۲۰۰۸) و ممکن است فعالیت کمتری از روبیسکو نیز به علت کمتر شدن فعالیت دی‌اکسیدکربن مشاهده شود (وان کاومرر^۷ و فارکوهار، ۱۹۸۶). از دیگر فاکتورهای محدودکننده تنش شوری برای تولید مجدد RuBP می‌توان به محدود شدن انتقال الکترون اشاره نمود که در نهایت می‌تواند منجر به اختلال در انتقال برای کوئینون احیا شده شود (لانگ و هالگرن^۸، ۱۹۹۳). در بررسی زاغ‌دودی و همکاران (۲۰۱۱) همچنین نشان داده شد که نسبت $C_4:C_3$ با افزایش تنش شوری تا ۱۵۰ میلی‌مولار NaCl کاهش یافت، که این امر احتمالاً به علت کاهش تثبیت دی‌اکسیدکربن از سلول‌های مزوفیل به علت کاهش ظرفیت جذب دی‌اکسیدکربن می‌باشد.

1. Ribulose 1,5-bisphosphate (RuBP)

2. Ball & Farquhar

3. Ball & Anderson

4. Seemann & Sharky

5. He

6. De Herralde

7. Von caemmerer

8. Long & Hallgern

۱۵-۲ تنفس کلروپلاستی^۱

در گیاهان عالی و جلبک‌های سبز، فتوسنتز و تنفس شامل فرایندهای بیوانرژی‌تیک اکسید و احیایی هستند که در غشاهای اندامک‌های تخصص یافته یعنی کلروپلاست و میتوکندری انجام می‌پذیرند. در گیاهان عالی، با مطالعه‌ی اثرات ممانعت کننده‌های تنفسی بر روی منحنی‌های القای فلورسانس کلروفیل، وجود یک زنجیره در غشای تیلاکوئیدها که با زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی در ارتباط می‌باشد، مشخص شده است. این فعالیت تنفسی در غشای تیلاکوئیدها تنفس کلروپلاستی نامیده می‌شود. در واقع این فرایند از یک زنجیره انتقال الکترون تنفسی در غشای تیلاکوئیدی کلروپلاست‌ها که هر دو فرایند احیای غیرفتوشیمیایی و اکسیداسیون پلاستوکینون‌ها را همراه با مصرف اکسیژن مولکولی در بر می‌گیرد، تشکیل شده است (دیجکمان و کرون^۲، ۲۰۰۲). دو آنزیم مهم دخیل در فرایند تنفس کلروپلاستی در سطح مولکولی مشخص شده‌اند، این آنزیم‌ها شامل کمپلکس NADPH دهیدروژناز (NAH) که توسط ژن‌های پلاست و هسته کد می‌شود (رومیو^۳ و همکاران، ۲۰۰۵ و کاسانو^۴ و همکاران، ۲۰۰۰).

کشف این اجزای مولکولی در غشای تیلاکوئیدها شواهد مولکولی لازم جهت اثبات وجود یک مسیر تنفسی در کلروپلاست‌ها را فراهم می‌آورند. براساس مدل تنفسی کلروپلاستی، مخزن پلاستوکینون توسط کمپلکس NDH که در سطح استرومایی غشای تیلاکوئیدها قرار دارد احیا شده و از طریق اکسیداز انتهایی تیلاکوئید^۵ اکسید می‌شود (لینون^۶ و همکاران، ۲۰۰۳)، در حقیقت کمپلکس NDH یک نقطه ورودی برای الکترون‌ها به زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی از پلاستوکینون به اکسیژن مولکولی است که در نهایت سبب تشکیل مولکول آب در استروما می‌گردد (پلتیر و کورناک^۷، ۲۰۰۲).

دو آنزیم مهم دخیل در فرایند تنفس کلروپلاستی در سطح مولکولی مشخص شده‌اند،

1. Chloroplast respiration

2. Dijkman & Kroon

3. Rumeau

4. Casano

5. Plastid terminal oxidase (PTOX)

6. Lennon

7. Peltier & Cournac

این آنزیم‌ها شامل کمپلکس NADPH دهیدروژناز (NAH) که توسط ژن‌های پلاست و هسته کد می‌شود (رومنیو و همکاران، ۲۰۰۵ و کاسانو و همکاران، ۲۰۰۰) و یک اکسیداز انتهایی واقع در پلاست (PTOX) که توسط ژنوم هسته کد می‌شود (کانتز، ۲۰۰۴) می‌باشند. کشف این اجزای مولکولی در غشای تیلاکوئیدها شواهد مولکولی لازم جهت اثبات وجود یک مسیر تنفسی در کلروپلاست‌ها را فراهم می‌آورند. بر اساس مدل تنفسی کلروپلاستی، مخزن پلاستوکینون توسط کمپلکس NDH که در سطح استرومایی غشای تیلاکوئیدها قرار دارد احیا شده و از طریق اکسیداز انتهایی تیلاکوئید (PTOX) اکسید می‌شود (لینون و همکاران، ۲۰۰۳)، در حقیقت کمپلکس NDH یک نقطه ورودی برای الکترون‌ها به زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی از پلاستوکینون به اکسیژن مولکولی است که در نهایت سبب تشکیل مولکول آب در استروما می‌گردد (پلتیر و کورناک، ۲۰۰۲).

۱۶-۲ عملکرد تنفسی کلروپلاستی در پاسخ به تنش

فعالیت کمپلکس NAD و تنفس کلروپلاستی در پاسخ به تنش‌های محیطی افزایش می‌یابد. افزایش میزان تنفس کلروپلاستی در پاسخ به تنش‌های محیطی افزایش می‌یابد. افزایش میزان تنفس کلروپلاستی در گیاهان عالی تحت تنش شوری گزارش شده است. در گیاهان عالی، تنش گرما همراه با نور شدید موجب افزایش احیای غیر فتوشیمیایی حامل‌های حد واسط الکترونی و همچنین افزایش انتقال الکترون از فتوسیستم II به اکسیژن می‌شود (لینون و همکاران، ۲۰۰۳).

۱۷-۲ فلورسانس کلروفیل^۱

فلورسانس یک نمای کلی از الگوی فرایندهای خاموشی نور جذب شده توسط برگ است یا عبارت دیگر کلروفیل یا رنگیزه انرژی تشعشعی را با طول موجی بیشتر از طول موجی که قبلاً جذب کرده ساطع می‌نماید که به این اتلاف انرژی از طریق انتشار نور با طول موجی بلندتر

فلورسانس می‌گویند (هرمان^۱ و همکاران، ۲۰۰۱). اندازه‌گیری کلروفیل فلورسانس و کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II (F_v/F_m) روشی مناسب برای تعیین اثر تنش‌های محیطی بر روی گیاهان است. اندازه‌گیری کلروفیل فلورسانس و کارایی فتوسیستم II بر روی شنبلیله تحت تیمار خشکی و شوری ۱۵ میلی‌مولار نشان داده شد، که این روش برای مطالعه تنش‌های محیطی در گیاه شنبلیله مناسب است (زاغ‌دودی و همکاران، ۲۰۱۱).

پارامترهای مربوط به فلورسانس در تشخیص سریع صدمات و خسارات به برگ‌ها حتی قبل از ظهور علائم قابل مشاهده به کار برده می‌شوند، که می‌توانند اطلاعاتی در مورد تغییرات ظرفیت فتوستنتزی ارائه دهند. استفاده از این روش پیشگویی تغییرات در محیط طبیعی نیز امکان‌پذیر می‌باشد. به‌طور کلی هر فرایند فیزیولوژیکی که بر روی عملکرد فتوسیستم II اثر بگذارد، بر روی فلورسانس کلروفیل نیز تأثیرگذار می‌باشد، زیرا سیگنال‌های فلورسانس از فتوسیستم II منشأ می‌گیرند. میزان کل فلورسانس بسیار اندک و حدود ۱-۲ درصد نور جذب شده است، طیف فلورسانس با نور جذب شده متفاوت است، به‌طوری که پیک فلورسانس ساطع شده در طول موجی بلندتر از نور جذب شده می‌باشد. بنابراین عملکرد فلورسانس را می‌توان با مواجه کردن یک برگ با نوری با طول موج مشخص و اندازه‌گیری نور ساطع شده در طول موج بلندتر محاسبه نمود. فلورسانس کلروفیل اطلاعاتی را از کارایی تبدیل انرژی در مراکز واکنش فتوسیستم II را نشان می‌دهد. این رابطه در شرایط ثابت فلورسانس و فرایند فتوشیمیایی و در نور کم قابل بررسی می‌باشد. با افزایش میزان تابش سهم انرژی مصرفی برای فلورسانس افزایش یافته و در مقابل سهم انرژی مصرفی برای فرایند فتوشیمیایی کاهش می‌یابد. پس در شرایط نور کم همبستگی منفی بین میزان فلورسانس و فرایند فتوشیمیایی وجود دارد (زاغ‌دودی و همکاران، ۲۰۱۱).

البته در تابش‌های شدید شرایط متفاوت است و به این مسأله بستگی دارد که آیا گیاه در شرایط تنش یا شرایط بدون تنش قرار دارد. با افزایش تابش و تنش، مقادیر فلورسانس و فرایند فتوشیمیایی به علت غیرفعال شدن آنتن برای جلوگیری از صدمه دیدن به وسیله رادیکال‌های

1. Herman

2. Photosynthetic efficiency of photosystem II

مضر تشکیل شده در آن شرایط کاهش می‌یابند. پس در شرایطی با شدت نور بالا و وجود تنش همبستگی مثبت بین فلورسانس و فرایند فتوشیمیایی وجود دارد (واندر تول^۱ و همکاران، ۲۰۰۸). در یک بررسی انجام شده بر روی بوته‌های شنبلیله مشخص شد که روابط بین فلورسانس کلروفیل برگ و انعکاس نور به‌طور معنی‌داری از وضعیت فیزیولوژیکی رشد رویشی بوته‌ها تأثیر گرفته بود. همچنین کیفیت نور تابشی عامل مهمی می‌باشد (زاغ‌دودی و همکاران، ۲۰۱۱).

پارامترهای فلورسانس و معادلات به کار گرفته شده برای تعیین متغیرهای فلورسانس (جدول ۲-۱):

(۱) حداکثر فلورسانس^۲

(۲) حداقل فلورسانس^۳

(۳) فلورسانس متغیر^۴ مقدار پارامتر فلورسانس متغیر برابر اختلاف بین مقادیر $F_0 - F_m = F_v$

(۴) حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم II^۵ F_v/F_m

جدول ۲-۱ (معادلات به کار برده شده در اندازه‌گیری متغیرهای فلورسانس اقتباس از ساروی و همکاران (۱۳۹۵)

معادله	مولفه
$F_v = F_m - F_0$	فلورسانس متغیر
$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$	حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم II
$Y(II) = (F_m' - F_t)/F_m'$	کارایی کوانتومی فتوشیمیایی موثر فتوسیستم II
$Y(NPQ) = (F_t/F_m') - (F_t/F_m)$	کارایی کوانتومی غیر فتوشیمیایی تنظیم شده فتوسیستم II
$Y(NO) = F_t/F_m$	کارایی کوانتومی غیر فتوشیمیایی تنظیم نشده فتوسیستم II
$NPQ = F_m - F_m' / F_m'$	خاموشی غیر فتوشیمیایی

1. Vander Tol

2. Maximum fluorescence (F_m)

3. Minimum fluorescence (F_0)

4. Variable fluorescence (F_v)

5. Maximum photochemical quantum yield of photosystem II (PSII) (F_v/F_m)

۱۷-۲-۱ بررسی تنش شوری با استفاده از فلورسانس کلروفیل

دستگاه فتوسنتزی گیاه به ویژه فتوسیستم II، ممکن است به صورت موقتی و قبل از ایجاد خسارت‌های مورفولوژیکی غیرقابل برگشت به وسیله تنش‌های محیطی تأثیرپذیرند (مکسول و جانسون^۱، ۲۰۰۰). اندازه‌گیری‌های کلاسیک فتوسنتز به وسیله فلورسانس کلروفیل در سطح وسیعی از مطالعات برای گیاهان در حال فتوسنتز و به ویژه مطالعه واکنش‌های گیاه به تنش‌های محیطی استفاده می‌شود که به کمک آن می‌توان قبل از کاهش یافتن میزان کلروفیل در اثر تنش، از وقوع تنش جلوگیری به عمل آورد (واندر تول و همکاران، ۲۰۰۸).

فلورسانس کلروفیل روش بسیار مفید برای مطالعه انواع تنش‌های محیطی روی گیاهان می‌باشد، چراکه در این شرایط نامساعد محیطی فتوسنتز در گیاهان نیز اغلب کاهش می‌یابد. این روش برای بررسی اثر استرس‌هایی نظیر کمبود آب، حرارت‌های بالا، کمبود مواد غذایی، آلاینده‌های محیطی و هجوم پاتوژن‌ها قابل اجرا می‌باشد (گودی^۲ و همکاران، ۲۰۰۷). در واقع فتوسنتز یک نشانه‌ی قابل اعتماد برای مشاهده‌ی میزان سازگاری گیاهان نسبت به محیط اطرافشان می‌باشد و از آنجا که اندازه‌گیری‌های سریع، قابل اعتماد و غیرتخریبی است این امکان فراهم شده است که این روش به عنوان ابزاری مناسب برای تحقیقات محیطی و اصلاحی مورد استفاده قرار گیرد (مکسول و جانسون، ۲۰۰۰). گیاهان تحت تنش برای انجام فتوسنتز از انرژی تابشی کمتر استفاده می‌کنند و از روش‌های مختلفی جهت دفع نور اضافی استفاده می‌کنند، تا از ایجاد فرایندهای بازدارندگی نوری و اکسیداسیون نوری اجتناب ورزند. همچنین با استفاده از روش بررسی فلورسانس کلروفیل می‌توان ترکیب گونه‌ای و وارپته‌ای با مقاومت مناسب به تنش‌ها را انتخاب کرد (زاغ‌دودی و همکاران، ۲۰۱۱).

۱۷-۲-۱-۱ بررسی اثر بلندمدت شوری بر پارامترهای اولیه فلورسانس کلروفیل a

بررسی اثر شوری کوتاه مدت بر گیاه شنبلیله از طریق فلورسانس کلروفیل a مشخص کرد که قسمت پذیرنده الکترون در فتوسیستم II مکانی است که شوری کوتاه مدت با تأثیرگذاری

1. Maxwell & Johnson

2. Gudi

بر آن قسمت سبب کاهش فعالیت فتوسنتزی می‌گردد. عدم انتقال مؤثر الکترون‌ها از اولین پذیرنده الکترون کوئینون (Q_A) به زنجیره انتقال الکترون پس از آن در تنش شوری کوتاه مدت، سبب کاهش بسیاری از فعالیت فتوسنتز می‌گردد. کاهش مقدار این ناقل با افزایش تنش شوری کاهش تعداد ترن‌آورهای^۱ این پذیرنده و اکسید شدن (Q_A) در یک مسیر برگشتی به قسمت دهنده الکترون و فرستادن الکترون‌ها به کلروفیل‌های آنتن^۲ از جمله دلایل کاهش انتقال الکترون پس از (Q_A) است. کاهش راندمان انتقال الکترون پس از (Q_A) و اختلال در زنجیره انتقال الکترون فتوسیستم II باعث می‌شود که میزان انرژی نورانی جذب شده پیش از نیاز دستگاه فتوسنتزی باشد و شرایط لازم برای اکسیداسیون نوری^۳ و تولید رادیکال‌های آزاد فراهم گردد. از طرف دیگر با افزایش مراکز واکنش خاموش بر اثر تنش شوری، قسمت عمده‌ای از انرژی به دام افتاده توسط کلروفیل‌های آنتن در یک مکانیسم حفاظتی توسط این مراکز خاموش به گرما تبدیل شده و از بین می‌رود و به نوبه خود سبب کاهش راندمان فتوسنتز می‌شود، (زاغ دودی و همکاران، ۲۰۱۱ و بهاری ساروی، ۱۳۹۶). از طرف دیگر همچنین شوری بر کارایی کوانتومی شیمیایی مؤثر فتوسیستم II^۴ و همچنین کارایی کوانتومی غیر فتوشیمیایی تنظیم نشده فتوسیستم^۵ تحت تأثیر شوری قرار گرفتند و میزان $Y(II)$ با افزایش شوری کاهش یافت (شکل A ۵-۲). به‌طوری که سطح شوری، ۴۰، ۸۰ و ۱۲۰ میلی مولار کلرید سدیم به ترتیب منجر به ۲، ۸ و ۱۱ درصدی آن نسبت به شاهد گردید. با افزایش سطوح شوری، میزان کارایی کوانتومی غیر فتوشیمیایی تنظیم نشده فتوسیستم II، افزایش یافت، به‌طوری که بیشترین میزان $Y(NO)$ در سطح شوری ۱۲۰ میلی مولار مشاهده شد، که حدود ۳۰ درصد نسبت به شاهد افزایش یافت. همچنین میزان کارایی کوانتومی غیر فتوشیمیایی تنظیم شده فتوسیستم II^۶ $Y(NPQ)$ در گیاهان تحت تنش شوری کاهش یافت، به‌طوری که در تنش شوری ۱۲۰ میلی مولار به کمترین مقدار خود رسید که این کاهش نسبت به شاهد ۱۲ درصد بود.

1. Turnover

2. Antenna chlorophyll

3. light oxidation

 4. Effective quantum efficiency of photosystem II (PSII) $Y(II)$

 5. Quantum yield of non-regulated non-photochemical energy loss in PS II, equivalent to $Y(NO)$

 6. Quantum yield of regulated non-photochemical $Y(NPQ)$

بررسی اثر شوری بلندمدت نیز بر گیاه شنبليله از طريق فلورسانس کلروفیل a نشان داد که با طولانی شدن مدت زمان تنش شوری قسمت دهنده الکترون در فتوسیستم II نیز درگیر اثرات شوری شده و کاهش معنی داری در عملکرد این قسمت از دستگاه فتوسنتزی مشاهده می شود. از شواهد این موضوع می توان به کاهش میزان پیوستگی و ارتباط کلروفیل های آنتن یا در معرض شوری قرار گرفتن به مدت طولانی، افزایش فلورسانس نیز در حدود ۲۰۰-۳۰۰ میکروثانیه پس از نوردهی که ناشی از ایجاد اشکال در کمپلکس تجزیه آب^۱ است. علاوه بر آن نتایج محققین مشخص کرد شوری بلندمدت همانند شوری کوتاه مدت قسمت های پذیرنده الکترون تحت تأثیر قرار گرفته و کاهش راندمان فتوسنتز در بخش های متفاوت این قسمت از دستگاه فتوسنتزی مشهود است. در شوری بلندمدت، علاوه بر کاهش تعداد ناقلین الکترون، کاهش راندمان انتقال الکترون در زنجیره فتوسنتز و همچنین کاهش رسیدن الکترون ها به فتوسیستم I، ارسال الکترون ها از قسمت دهنده الکترون به خصوص از طرف کمپلکس تجزیه آب دچار مشکل می شود. اثرات همزمان شوری بر هر دو قسمت دهنده و پذیرنده الکترون سبب وارد شدن آسیب بیشتر به دستگاه فتوسنتز در ریحان می شود. گیاه در یک راهکار محافظتی در جهت کاهش ممانعت نوری، با کاهش جذب انرژی به دام افتاده و افزایش اتلاف انرژی در کلروفیل های آنتن و همچنین اتلاف بیشتر انرژی در مراکز واکنش از طریق غیرفعال شدن تعدادی از این مراکز، جلوی وارد شدن آسیب بیشتری به دستگاه فتوسنتزی را می گیرد (استراسر^۲ و همکاران، ۲۰۰۴). نسبت فلورسانس متغییر به ماکسیمم به طور معنی داری با افزایش غلظت شوری کاهش یافت. فلورسانس ماکسیمم تحت تیمار شوری نسبت به شرایط کنترل کمتر بود، که احتمالاً ممکن است شوری آسیب هایی را به مراکز واکنشی فتوسیستم II زده باشد یا آسیب به انتقال انرژی برانگیخته از آنتن به مراکز واکنشی باشد (بهاری ساروی، ۱۳۹۶).

بهاری ساروی و همکاران (۱۳۹۶) در هنگام بررسی فلورسانس و تبادل گازی در گیاه ریحان تحت تنش گزارش کردند که برای توصیف اثر شوری بر پارامترهای F_0 ، F_m و F_v از معادله

1. Water-oxidizing complex (WOC)

2. Strasser

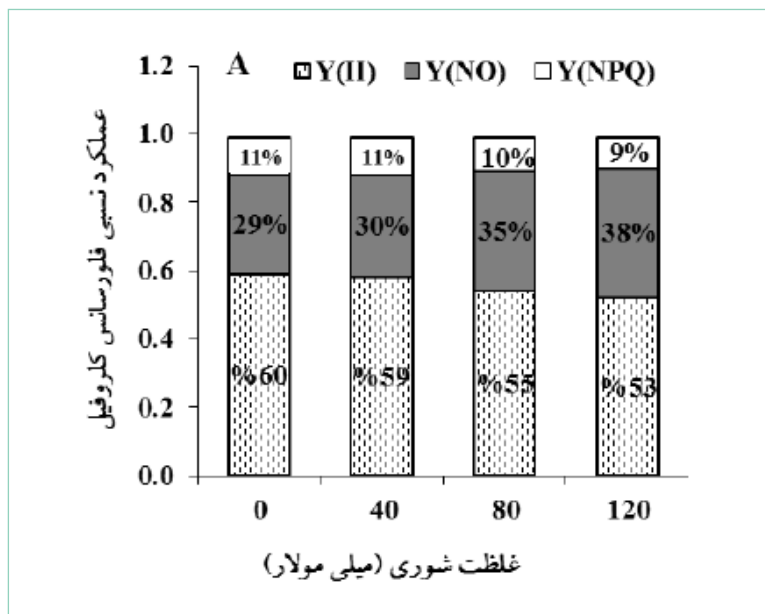
رگرسیون درجه دوم استفاده شد. (شکل A, B, C ۲-۶). روند تغییرات فلورسانس حداقل در برگ‌های سازگار به تاریکی (F_0) با افزایش تنش شوری از نوع درجه دوم و به صورت افزایشی بوده و با افزایش سطح شوری، شیب منحنی پاسخ نیز افزایش یافت، به طوری که بالاترین میزان آن (با حدود ۷ درصد افزایش نسبت به شاهد) که نشان دهنده آسیب شدید ناشی از تنش می‌باشد، در سطح شوری ۱۲۰ میلی‌مولار مشاهده شد (شکل A-۲-۶).

همچنین فلورسانس حداکثر (F_m) نیز با افزایش تنش شوری از سطح صفر تا ۵۰ میلی‌مولار افزایش، ولی در ادامه (از سطح ۵۰ تا ۱۲۰ میلی‌مولار) کاهش نشان داد (شکل B-۲-۶). برخلاف F_0 و F_m ، روند تغییرات فلورسانس متغیر (F_v) در پاسخ به افزایش تنش شوری به صورت کاملاً کاهشی بوده و بیشترین شیب کاهش نیز در سطح بالای تنش مشاهده شد. کمترین مقدار فلورسانس متغیر (F_v/F_m) در سطح شوری ۱۲۰ میلی‌مولار و با ۴/۵ درصد کاهش نسبت به شاهد مشاهده شد (شکل C-۲-۶).

روند تغییرات حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم II (F_v/F_m) نیز نسبت به افزایش سطوح شوری به صورت درجه دوم بود. پارامتر F_v/F_m با افزایش تنش شوری از صفر به ۴۰ میلی‌مولار تقریباً ثابت بوده، ولی در ادامه از ۴۰ تا ۱۲۰ میلی‌مولار کاهش نشان داد، به طوری که شیب کاهش آن با افزایش تنش شوری، افزایش یافت. کمترین میزان F_v/F_m در سطح ۱۲۰ میلی‌مولار NaCl مشاهده شد که به میزان پنج درصد نسبت به شاهد کاهش معنی‌داری نشان داد (شکل D-۲-۶).

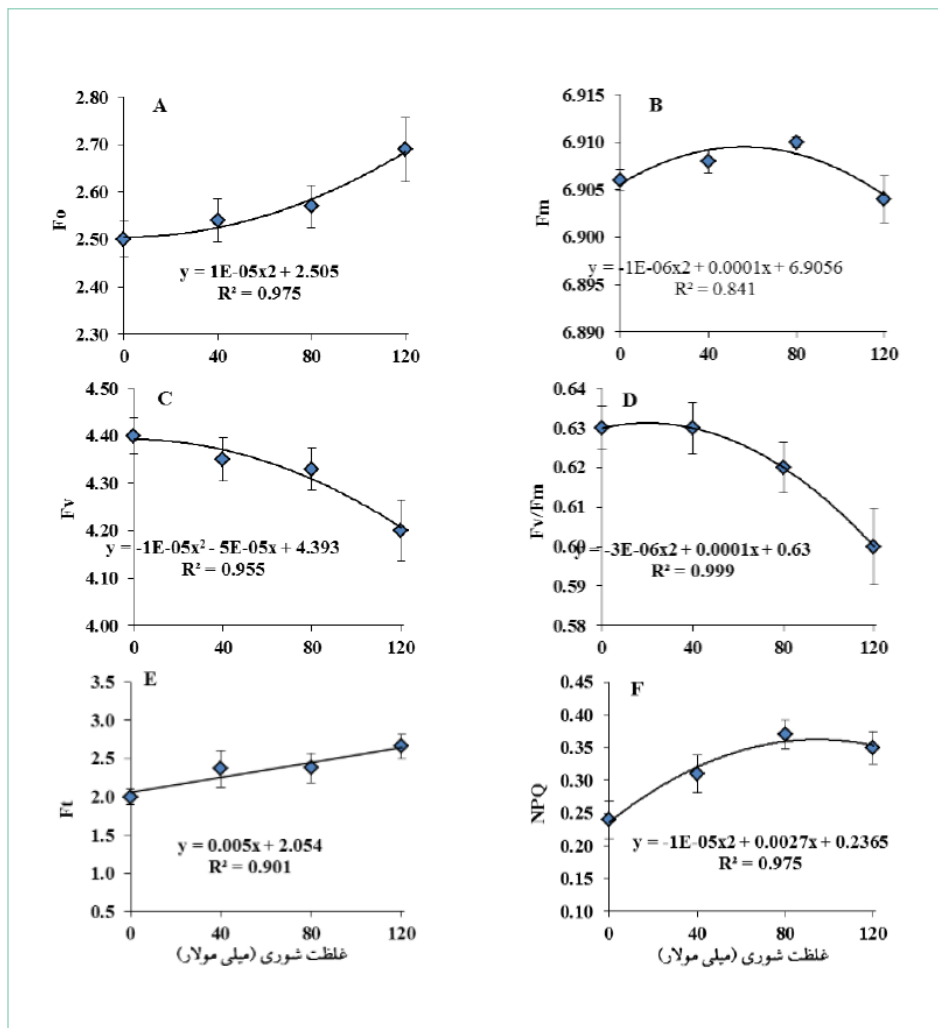
برخلاف سایر پارامترهای مورد بررسی، روند پاسخ فلورسانس پایدار (F_p) نسبت به تغییرات شوری از نوع درجه اول بوده و با افزایش تنش شوری با شیب ۰/۰۰۵ واحد افزایش نشان داد و در سطح شوری ۱۲۰ میلی‌مولار به بیشترین مقدار خود رسید که نسبت به شاهد ۲۴ درصد افزایش داشت (شکل E-۲-۶). تنش شوری همچنین منجر به افزایش پارامتر غیرفتوشیمیایی (NPQ) شد، به طوری که بیشترین شیب افزایش آن در سطوح پایین شوری بوده و رفته رفته با افزایش سطوح شوری شیب تغییرات کاهش یافته و بیشترین میزان خاموشی فتوشیمیایی^۱

(۰/۳۶۵) در سطح شوری ۹۴ میلی مولار مشاهده شد (شکل F-۶-۲).



شکل ۲-۵ تغییرات پارامترهای Y(II)، Y(NO) و Y(NPQ) در پاسخ به افزایش شوری خاک در گیاه ریحان

(*Ocimum basilicum*) (بهاری ساروی و همکاران، ۱۳۹۶)



شکل ۶-۲ روند تغییرات پارامترهای فلورسانس حداقل (A)، فلورسانس حداکثر (B)، فلورسانس متغییر (C)، حداکثر کارایی کوانتوم فتوسیستم II (D)، فلورسانس پایدار (E) و خاموشی غیر فتوشیمیایی (F) در پاسخ به افزایش شوری خاک در گیاه ریحان (*Ocimum basilicum*) اکتباس از بهاری ساروی و همکاران (۱۳۹۶)

۱۸-۲ اثر تنش شوری بر روی جوانه‌زنی

غلظت بالای نمک محیطی نامناسبی را برای جوانه‌زنی بذر فراهم می‌کند، به نحوی که با افزایش شوری شاخص ظهور گیاهچه به‌طور قابل ملاحظه‌ای کاهش می‌یابد. به‌طور کلی کاهش فشار تورژسانس بافت‌ها، کاهش فعالیت فتوسنتزی و اثر مستقیم نمک بر متابولیسم سلولی به عنوان سازوکارهای فیزیولوژیکی مسئول کاهش رشد بر اثر شوری شناخته شده‌اند (لوپز^۱ و همکاران، ۲۰۱۵). قادری فرد و همکاران (۱۳۹۰) تنش شوری را بر روی چند گیاه دارویی مختلف بررسی نموده‌اند و بیان نمودند، آستانه تحمل به شوری برای گیاهان آرتیشو، ماریتیغال، رازیانه^۲ و سیاه‌دانه به ترتیب ۴/۰، ۳/۳، ۱۰/۶، ۱۶/۵ دسی‌زیمنس بر متر بود، اما درصد جوانه‌زنی در گیاهان گلرنگ^۳ و کتان^۴ تحت تنش شوری با سرعت کمی کاهش یافت به‌طوری که در حداکثر سطوح شوری (۲۲ دسی‌زیمنس بر متر) مقدار درصد جوانه‌زنی در این دو گیاه بالا بود (به ترتیب ۸۸ و ۸۷ درصد). سرعت جوانه‌زنی در کلیه گیاهان تحت تنش شوری به صورت خطی کاهش یافت. از این رو سرعت جوانه‌زنی در مقایسه با درصد جوانه‌زنی در گیاهان مورد ارزیابی حساسیت بیشتری به تنش شوری داشت. به‌طور کلی در مرحله گیاهچه‌ای نیز تحت تأثیر تنش شوری از مقدار طول و وزن خشک گیاهچه کاسته شد، به‌طوری که سطح آستانه تحمل به شوری و نسبت کاهش این مؤلفه‌ها در بین گونه‌های گیاهی متفاوت بود. نتایج نشان داد که در مرحله جوانه‌زنی گیاهان در سه گروه: گلرنگ و کتان (مقاوم به شوری)، رازیانه و سیاه‌دانه (نیمه مقاوم به شوری) و آرتیشو و ماریتیغال (حساس به شوری) طبقه‌بندی شدند. همچنین نتایج مرحله رشد گیاهچه نیز نشان داد که گیاهان در چهار گروه: گلرنگ (مقاوم به شوری)، آرتیشو و ماریتیغال (نیمه مقاوم به شوری)، رازیانه (نیمه مقاوم به شوری) و کتان و سیاه‌دانه (حساس به شوری) طبقه‌بندی شدند.

تحقیق خمیری و همکاران (۱۳۸۶) نشان دادند که شش گونه گیاه دارویی در سطوح بالای شوری درصد سرعت جوانه‌زنی بذر به شدت کاهش می‌یابد و با کاهش سطح شوری طول

1. Lopez

2. *Foeniculum vulgare*

3. *Carthamus tinctorius* L.

4. *Linum Usitatissimum*

ساقه‌چه و ریشه‌چه افزایش می‌یابد. همچنین نشان دادند که در غلظت ۲۰۰ میلی‌مولار چهار گیاه *Hibiscus sabdariffa* L., *Cassia angustifolia* Vahl، ریحان و زوفا^۱ جوانه‌زنی نداشتند. در دو گیاه *Cyamopsis psoraloides* (Lam.) و کنگر فرنگی در سطح ۲۰۰ میلی‌مولار کلرید سدیم جوانه‌زنی مشاهده گردید. تحمل بیشتر در مقابل شوری در گونه‌های یاد شده کشت و بهره‌برداری این گیاهان یا دیگر گونه‌های متحمل تنش را در مناطق شور امکان‌پذیر می‌سازد.

در خصوص گیاه گاوزبان اروپایی^۲ با توجه به نتایج مکی‌زاده تفتی و همکاران (۱۳۸۷)، می‌توان گفت، گیاه در مرحله جوانه‌زنی و سبز شدن به شوری حساس بوده، ولی در مراحل بعدی رشد مقاوم به شوری می‌باشد. از این رو برای کشت این گیاه در مناطقی با خاک و آب شور، می‌توان از کشت نشاء استفاده نمود. با توجه به عدم تأثیر شوری بر وزن تر و خشک گیاه گاوزبان و محتوای بالای موسیلاژ این گیاه تحت شوری، می‌توان گفت گاوزبان گیاهی مقاوم به شوری آب و خاک بوده و قادر است تا شوری ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر مربع را به راحتی و بدون هیچ گونه کاهش رشدی تحمل نماید. با توجه به محتوای بالای خاکستر کل و یون‌های سدیم و می‌توان چنین استنباط کرد که مکانیزم مقاومت به شوری این گیاه تحمل نمک از طریق تجمع مواد محلول اسمزی می‌باشد و این گیاه با تبدیل موسیلاژ به قندهای محلول و با استفاده از سایر یون‌ها قادر به تنظیم اسمزی به منظور موازنه تعدیل اسمزی واکوئلی در سیتوپلاسم و تعادل اسمزی بین سیتوپلاسم و اجزای مختلف سلول می‌باشد. با توجه به کاهش محتوای پتاسیم و افزایش محتوای سدیم در بافت گیاهی گاوزبان، می‌توان به رابطه آنتاگونیستی^۳ پتاسیم و سدیم پی برد و همچنین اظهار داشت که از طریق تبادل پتاسیم و سدیم در تونوبلاست^۴ ضمن استفاده از سدیم به عنوان يك ماده اسمزی در واکوئل، پتاسیم کافی برای رشد در اختیار سیتوپلاسم قرار می‌گیرد.

عدم معنی‌داری میانگین‌های درصد جوانه‌زنی گیاه زوفا در سطوح مختلف شوری در

1. *Hyssopus officinalis*

2. *Borago officinalis* L.

3. Aantagonist

4. Tonoplast

آزمایش برزگر (۱۳۸۷) گزارش گردیده است، ایشان همچنین بیان نمود، این بدین مفهوم است که افزایش سطح شوری از صفر تا ۹- بار تأثیر معنی داری بر جوانه زنی گیاه زوفا نداشته و مکانیسم های سازگاری این گیاه با شرایط کاهش پتانسیل آب خاک را می توان دلیل این امر دانست. این در حالی است که به رغم غیر معنی دار بودن تفاوت درصد جوانه زنی در سطوح مختلف شوری، بیشترین درصد جوانه زنی در سطح شوری ۶- بار اتفاق افتاد. بنابراین اعمال تنش شوری کم در زمان جوانه زنی را می توان محرک جوانه زنی در زوفا دانست، در حالی که افزایش شدت تنش شوری به دلیل افزایش املاح و تنش ثانویه خشکی و سمیت یون ها باعث کاهش جوانه زنی در زوفا شد. به طور کلی می توان نتیجه گرفت که تنش شوری تا حد بین ۳- تا ۶- بار می تواند با تحریک جوانه زنی سبب پدیداری مکانیسم های سازگاری زوفا و بهینه سازی خصوصیات جوانه زنی شود و این امر امکان استقرار مناسب گیاه در شرایط حاشیه ای را فراهم آورده و بنابراین گیاه با تولید حداقلی از زیست توده توانایی بهتری برای رشد در مناطق پر تنش را خواهد داشت. بنابراین نتایج مطالعه برزگر (۱۳۸۷) موید این مطلب است که امکان استفاده از زوفا در تناوب های زراعی در زمین های حاشیه ای دارای محدودیت های آب و خاک در اقلیم های مختلف را مطرح می سازد که این می تواند از عوامل توسعه زراعت تجاری گیاهان دارویی باشد.

جوکار تنگ کرمی و همکاران (۱۳۹۵) گزارش نمودند، نتایج آزمایشات پرایمینگ بذر ماریتیغال نسبت به شاهد باعث افزایش معنی دار سرعت جوانه زنی در هر دو ژنوتیپ در شرایط تنش شوری شده است به طوری که میزان این شاخص را $38/6$ و $45/18$ درصد به ترتیب در ژنوتیپ های آمل و مجارستان افزایش داده است. میزان این شاخص در ژنوتیپ مجارستان نسبت به آمل افزایش بیشتری داشته است. اثر پرایمینگ بذر بر میزان سرعت جوانه زنی در ژنوتیپ های آمل و مجارستان در شرایط بدون تنش (شاهد) نیز معنی دار است. پرایمینگ بذر در هر دو ژنوتیپ میزان این شاخص را نسبت به شاهد (بدون پرایم) به طور معنی داری افزایش داده است به طوری که میزان آن در دو ژنوتیپ آمل و مجارستان به ترتیب $32/13$ و $41/25$ درصد نسبت به شاهد افزایش نشان داد که این افزایش در ژنوتیپ مجارستان بیشتر از آمل می باشند.

۱۹-۲ تنوع ژنتیکی برای تحمل به شوری

تنوع ژنتیکی^۱ گسترده‌ای که برای تحمل به شوری در قلمرو گیاهان وجود دارد در دامنه وسیعی از جنس‌های گیاهان توزیع شده است (کافی، ۱۳۸۷ به نقل از گرین‌وی و مانس، ۱۹۸۰ و چنگ^۲ و همکاران، ۲۰۱۸). برخی هالوفیت‌ها واجد این قابلیت هستند که بر پایه خصوصیات ویژه آناتومیک و مورفولوژیک و یا مکانیسم اجتناب با شوری‌های بسیار زیاد تطابق ایجاد کنند (کافی، ۱۳۸۷ به نقل از فلاورس و همکاران، ۱۹۹۶). به هر حال این صفات، خصوصیات نسبتاً منحصر به فردی هستند که به نظر نمی‌رسد ژن‌های کدکننده آن‌ها به سادگی به گیاهان زراعی انتقال یابند (یاکویی^۳ و همکاران، ۲۰۰۲). تحقیقات انجام شده در دهه‌های اخیر نشان داده است بسیاری از گیاهان هالوفیت و گلیکوفیت شوری را با استراتژی‌های بسیار مشابه تحمل می‌کنند (هاسگاو و همکاران، ۲۰۰۰). در هر دو گروه، یون‌های سمی برای سلول در شرایط شور به داخل واکوئل رانده شده و به عنوان ماده محلول اسمزی مورد استفاده قرار می‌گیرند (کافی، ۱۳۸۷ به نقل از بلام‌والد و همکاران، ۲۰۰۰).

صفت تحمل به شوری توسط چندین ژن کنترل شده و وراثت آن پیچیده می‌باشد بنابراین اصلاح گیاه برای تحمل به شوری نیازمند یک مطالعه وسیع و بررسی پارامترهای مختلف می‌باشد تا بتوان در نهایت به انتخاب ارقام متحمل به شوری منجر گردد. تعداد معدودی مطالعات ژنتیکی بر روی توارث تحمل به شوری در گیاهان مختلف زراعی صورت گرفته است (فلاورس و یئو^۴، ۱۹۹۵ و یاپس و همکاران، ۲۰۱۸).

ابراهیم‌پور و همکاران (۱۳۹۴) بیان ژن سینامیل الکل دهیدروژناز^۵ پس از ۲۴ و ۴۸ ساعت، یک هفته و یک ماه پس از اعمال تنش شوری (۰، ۲۵، ۵۰، ۷۵، ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌مولار NaCl) در بافت ریشه نعنای فلفلی با روش ریل تایم پی سی^۶ بررسی شد. نتایج نشان

1. Genetic diversity

2. Chen

3. Yokoi

4. Flowers & Yeo

5. Cinnamyl-alcohol dehydrogenase (CAD)

6. Real time PCR

داد افزایش غلظت نمک باعث افزایش بیان ژن CAD در بافت برگ می‌شود. میزان بیان این ژن در سطح ۲۵ و ۵۰ میلی‌مولار NaCl افزایش و در سطوح بالاتر کاهش می‌یابد.

نمونه‌های گل گاوزبان در حالت تیمار و شاهد برای تعیین وزن مولکولی پلی‌پپتیدها مورد بررسی قرار گرفتند که تعیین وزن مولکولی از روی میزان Rf انجام گرفت و همچنین نشانگر مورد استفاده توسط نرم‌افزار وزن مولکولی UVIDocMW انجام گرفت. پلی‌پپتیدها بین ۲۰ تا ۱۳۰ کیلودالتون رده‌بندی شدند. نتایج نشان داد که تجمع پروتئین‌ها با وزن مولکولی بالاتر با افزایش سطح شوری نسبت به شاهد افزایش نشان دادند، با اضافه کردن کلریدکلسیم، وزن مولکولی پروتئین‌های تجمع یافته مشابه با شاهد بودند (گده کهریز و همکاران، ۱۳۹۶). وقتی گیاهان در معرض تنش شوری قرار می‌گیرند، در سطح کل گیاه، سطح سلولی و یا مولکولی به تنش پاسخ می‌دهند الگوی تولید بسیاری از پروتئین‌ها در پاسخ به کاهش آب گیاه تغییر می‌نماید که از جمله این پروتئین‌ها، پروتئین‌های درگیر در مسیرهای سیگنالی تنش، پروتئین‌های مخصوص سم‌زدایی تنش اکسیداتیو و پروتئین‌های با اعمال غیرمستقیم با تنش هستند. به‌طور کلی، پاسخ‌های گیاه برای بقای هموستازی، سم‌زدایی مواد مضر و بازگشت رشد است (حاج حیدری و همکاران، ۲۰۰۵).

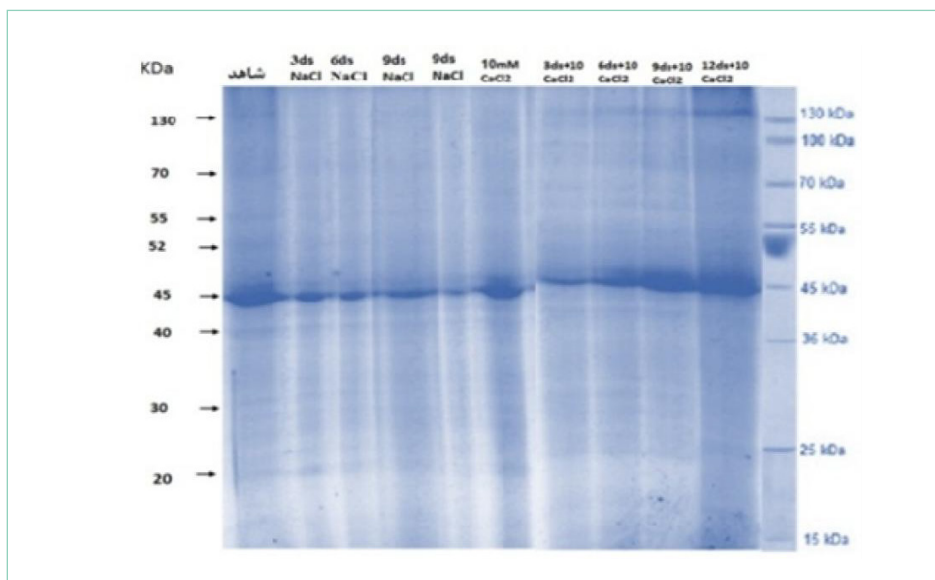
پروتئین‌های ۷۰ کیلودالتونی شوک‌های حرارتی^۱ هستند اعضای این خانواده در طی مسیر تکامل به شدت حفاظت شده‌اند. علاوه بر پروتئین‌های شوک حرارتی توسط دیگر شکل‌های تنش‌های سلول نیز شدیداً تحریک می‌شوند. در شرایط عدم تنش پروتئین‌های HSPها از لحاظ ساختاری سریع تشکیل می‌شوند و وظایف اساسی را در این شرایط بر عهده دارند (گده کهریز و همکاران، ۱۳۹۶).

برای شناسایی تفاوت پروتئین‌های مرتبط با تأثیر تیمار شوری و کلریدکلسیم در مقایسه با نمونه‌ی شاهد نقشه پروتئوم (2D-PAGE) برگ گل گاوزبان ایرانی تیمار شده با شوری (۱۲ دسی‌زیمنس بر متر) با ۱۰ میلی‌مولار کلریدکلسیم با نمونه‌ی شاهد مقایسه شدند. لکه‌های نقشه‌ی پروتئوم^۲ شناسایی شده با استفاده از نرم‌افزار TotalLab و Top Spot بر

1. Heat shock proteins (Hsps)

2. Protium

پایه‌ی بار الکتریکی (نقطه ایزوالکتریک) و اندازه جرم مولکولی نسبی یا M_r ارزیابی شدند (گده‌کهریز و همکاران، ۱۳۹۶). مقایسه لکه‌های گیاهان تیمار شده با گیاهان شاهد نشان داد که لکه‌های ۱۴، ۱۳، ۱۲، ۱۱، ۱۰، ۹، ۸، ۷، ۶، ۵، ۴، ۳، ۲، ۱۱۹، ۱۷، ۱۶، ۱۵ متعلق به پروتئین‌هایی هستند که در گیاهان، تیمار شده و شاهد به صورت مشترک وجود دارند ولی پروتئین‌های ۱۷، ۱۵، ۱۶، ۸، ۵ نسبت به شاهد افزایش بیان نشان دادند. لکه‌های ۱۱، ۲۶، ۲۱، ۲۵، ۲۲، ۲۳ جزء پروتئین‌هایی هستند که در گیاهان شاهد دیده نشدند و احتمالاً مربوط به تیمار شوری و کلریدکلسیم هستند (جدول ۲-۲) و (شکل ۲-۷)، (گده‌کهریز و همکاران، ۱۳۹۶).



شکل ۲-۷ تصویر ژل الکتروفورز گیاه گل گاوزبان ایرانی تحت تنش شوری اکتباس از گده‌کهریز و همکاران (۱۳۹۶)

جدول ۲-۲) پروتئین‌های شناسایی شده در گل گاوزبان ایرانی تحت تنش شوری

پیش بینی ID	Ip	وزن (KD)	پروتئین D	لکه
gi/۲۱۶۸۴۹۲۵	۵	۵۳/۷	ATP syntase beta subunit	۲
gi/۱۶۱۶۶۰۹	۴/۵	۶/۱۶	PR10 protein	۵
gi/۱۶۷۰۹۶	۵/۶	۴۵	Ribulose 1.5-bisphosphate carboxylase/oxygenase active isoform	۹
gi/۴۰۳۸۶۹۹	۵/۴	۱۴	Ribulose 1.5-bisphosphate carboxylase/oxygenase small subunit	۱۲
gi/۱۴۹۳۹۱۱۳۹	۴/۶	۴۶	30sribosomal proteinS1	۱۳
gi/۱۱۹۹۰۸۹۷	۵/۷	۳۳	Ribulose 1.5-bisphosphate carboxylase/oxygenase small subunit	۱۵
gi/۱۱۹۹۰۸۹۷	۶	۳۱/۹۵	Tirosphoshate isomeraseTchloroplastic	۱۶
gi/۱۰۷۰۳۵۸	۶/۵	۲۶	Oxlate oxidase- like protein or germin like protein	۱۹
gi/۱۰۷۰۳۵۸	۶/۳	۳۹	Ribulose 1.5-bisphosphate carboxylase/oxygenase small chain	۲۱
gi/۱۸۶۹۷۲۸۰۸	۵	۹	chainA, crystal stracture of Barly Thioredoxin H isoforms	۲۲

۲-۲۰) پروتئین‌های مقاومت به تنش شوری

پروتئین عمومی تنش، پروتئین سیتوپلاسمی کوچکی می‌باشد که در هنگام رویارویی سلول با تنش بیان آن افزایش می‌یابد. یکی از پروتئین‌های افزایش یافته در تنش شوری پروفیلین^۱ می‌باشد که این پروتئین در تغییر و تبدیل اکتین^۲ در ساختار سیتوپلاسمی نقش دارد. پروفیلین به مونومر اکتین متصل شده و پلیمریزه شدن و دپلیمریزه شدن فیلامنت‌های اکتین^۳ را موجب می‌شود و دپلیمریزه شدن آن‌ها سلول‌های گیاهی را برای پاسخ به سیگنال‌های داخلی و خارجی القا می‌کند (چن و همکاران، ۲۰۰۷).

1. Profilin
2. Actin
3. Actin filaments

سیکلوپیلین‌ها پروتئین‌هایی هستند که در کلیه اجزای سلولی و در فرآیندهای متعددی از قبیل نمو و انتقال وجود دارند. به دلیل خصوصیات آنزیمی، فراوانی بالا، استقرار سلولی و نقش آن‌ها در تاشدن پروتئین به گروهی از پروتئین‌ها تحت عنوان چاپرون‌ها^۱ تعلق دارند. اگرچه سیکلوپیلین‌های گیاهی در فرآیندهای متعددی نقش دارند اما اساس مولکولی واکنش آن‌ها خانواده‌ای از، RNA ناشناخته است. پروتئین‌های متصل شونده می‌باشند که در سنتز RNA پروتئین‌های دارای موتیف شناسایی و شاهد پس از ترجمه ژن‌های hnRNA پردازش، mRNA ی RNA کلوپلاستی نقش دارند. پروتئین‌های متصل شونده در آرآیدوپسیس اثر تنش طولانی مدت cp کلوپلاستی ۲۹ متیونین^۲ در پروتئین شوری افزایش یافته است (فی^۳ و همکاران، ۲۰۰۸).

۲-۲۱ تأثیر تنش شوری بر الگوی بیان ژن‌های کلوپلاست در گیاه قهوه

تنش‌های زیستی، از جمله شوری، خشکی، سرما و یا ترکیبی از خشکی و گرما، سبب ایجاد اختلال در رشد و فعالیت فتوسنتزی گیاه قهوه^۴ شده و الگوی بیان ژن‌های کلوپلاست را تحت تاثیر قرار می‌دهد. الگوی ویرایش^۵ tRNAs و mRNAs در گیاهان مختلف متفاوت است، به علاوه الگوی ویرایش ژنی تحت شرایط تنش نیز دست خوش تغییر می‌شود. نکته جالب توجه این است که چندین پروتئین کلوپلاست، از جمله پروتئین هسته‌ای فعال در کلوپلاست^۶، در تنظیم ویرایش اینترون‌های کلوپلاست نقش دارند، علاوه بر این جستجو برای چنین پروتئین‌هایی به عنوان عوامل دخیل در تغییر پذیری ویرایش اینترون‌های ژن‌های کلوپلاستی نیز در شرایط تنش حائز اهمیت است، در گیاه قهوه تحت شرایط تنش شوری میزان فعالیت فتوسنتزی به‌طور قابل توجهی کاهش می‌یابد. بیان ژن‌های کلوپلاست تحت شرایط تنش شوری نشان می‌دهد که الگوی ویرایش tRNA و mRNA در گیاه قهوه دست

-
1. Chaperone
 2. Methionine
 3. Fei
 4. *Coffea arabica*
 5. Splicing
 6. Introns chloroplast

خوش تغییرات قابل توجهی قرار می‌گیرد. به‌طور خلاصه، تنش شوری ژن‌های tRNA و mRNA بیان ژن‌های کلروپلاست را تحت تأثیر قرار می‌دهد. این بررسی موبد این مطلب است که تغییر الگوی ویرایش ژن‌های کلروپلاست در پاسخ به تنش‌های محیطی در گیاه قهوه حاکی از تغییر در ویژگی فیزیولوژیکی ژن‌های خاص کلروپلاستی باشد که می‌تواند نقطه عطفی در تحقیقات مهندسی ژنتیک برای ایجاد و توسعه گیاهان مقاوم به تنش‌های محیطی باشد (دینها^۱ و همکاران، ۲۰۱۶).

۲-۲۲ سمیت سدیم و انتقال آن توسط آنتی‌پورترها

گیاهان در برابر تنش شوری به‌وسیله خروج نمک از غشای پلاسمایی یا به‌وسیله وارد کردن نمک به واکوئل‌ها مقاومت می‌کنند (رحمان و همکاران، ۱۹۹۸). برخی از هالوفیت‌ها مانند گیاه (*Porteresia coarctata*) دارای غدد نمکی در برگ‌هایشان هستند که به آسانی می‌توانند نمک را از این غدد خارج سازند. سازگاری گیاهان نسبت به سمیت سدیم اغلب با مقاومت آن‌ها نسبت به تنش شوری مرتبط نیست، ولی گیاهان برای مقابله با سمیت این عنصر نیازمند عناصر دیگری به خصوص پتاسیم می‌باشند. احتمالاً لاین‌های مقاوم و حساس در میزان جذب یون و در الگوی تجمع یون‌ها در بخش‌های مختلف گیاه با یکدیگر تفاوت دارند (مانس، ۲۰۰۵).

هوموستازی سیتوزولی سدیم به وسیله انتقال یون‌ها به واکوئل‌ها یا به خارج از سلول حفظ می‌گردد. در مخمر ساکارومیسس^۲ یک لوکوس جدید به نام SOD_2 شناسایی کردند که یک آنتی‌پورتر $\frac{Na^+}{H^+}$ را کد می‌کند. بیان بیش از حد SOD_2 ظرفیت خروج سدیم از سلول‌ها و در نتیجه مقاومت سلول‌ها را نسبت به سدیم افزایش می‌دهد. در گیاهان نیز آنتی‌پورتر $\frac{Na^+}{H^+}$ ، کاندیدی برای خروج سدیم از سلول‌ها می‌باشد، همچنین تاکنون یک آنتی‌پورتر $\frac{Na^+}{H^+}$ واکوئلی از گیاه آراییدوپسیس جداسازی و بیان بیش از حد آن در گونه‌های مشابه منجر به افزایش مقاومت نسبت به شوری در گیاهان تا میزان ۲۰۰ میلی‌مولار نمک NaCl گردیده

1. Dinha

2. *Sacchromyses*

است (آپس^۱ و همکاران، ۱۹۹۹).

بیان بیش از حد این ژن در گیاه آرابیدوپسیس تالیانا^۲ با انتقال یون‌های سدیم به داخل واکوئل‌ها و حفاظت از سیتوزول، موجب افزایش مقاومت نسبت به شوری در گیاه می‌گردد. وقتی ژن آنتی‌پورتر $\frac{Na^+}{H^+}$ واکوئلی از گیاه آرابیدوپسیس تالیانا به گیاهان کلزا و گوجه‌فرنگی منتقل گردید (ژانگ^۳ و همکاران، ۲۰۰۱).

گیاهان تراریخته با بیان بیش از حد AtNHX1 قادر به رشد، گلدهی و تولید بذر ۲۰۰ میلی‌مولار نمک NaCl بودند. وقتی گیاهان در معرض تنش شوری قرار می‌گیرند، تنش در بعضی از گونه‌ها و در بافت‌های خاص بر روی بیان ژن‌های V-ATPase تأثیر می‌گذارد (بینزل، ۱۹۹۵، وانگ و همکاران، ۲۰۱۶). که این نشان دهنده‌ی نیازمندی افزایش فعالیت آنزیم برای حجره‌بندی سدیم در پاسخ به تنش اسمزی است (بارکلا و پانتوجا^۴، ۱۹۹۶ و بوسنیک^۵ و همکاران، ۲۰۱۸). V-ATPase به دسته منحصر به فردی از پمپ‌های پروتونی تعلق دارد که روی غشای چندین اندامک اسیدی در سلول‌های یوکاریوتی، غشای واکوئلی گیاهان عالی، قارچ‌ها و مخمرها یافت می‌شود (بارکلا و همکاران، ۱۹۹۵ و جیا و همکاران، ۲۰۱۸).

یکی از عوامل اساسی برای سلول‌های زنده هوموستازی یونی‌های درون سلول است. تنظیم مناسب تغییرات یونی برای پایین نگه داشتن میزان یون‌های سمی و تجمع یون‌های اصلی ضروری است. سلول‌های گیاهی انتقال فعال اولیه ایجاد شده به وسیله $H^+-ATPase$ و انتقال فعال ثانویه ایجاد شده به وسیله کانال‌ها و همبرها را به کار می‌گیرند (شکل ۲-۹ و ۲-۸).

هوموستازی K^+ و Na^+ درون سلول برای فعالیت بسیاری از آنزیم‌های سیتوزول و ایجاد فشار اسمزی مناسب اهمیت دارد، به منظور جلوگیری از توقف رشد و یا مرگ سلول، Na^+

1. Apse

2. *Arabidopsis thaliana*

3. Zhang

4. Barkla & Pantoja

5. Bosnic

اضافی به درون واکوئل می‌رود. گیاهان برای ایجاد نیروی محرکه پروتون به H^+ -ATPase و H^+ -PPase وابسته هستند (شکل ۸-۲) (ژو^۱، ۲۰۰۳).

پتانسیل منفی مطلوب در غشای پلاسمایی سلول‌های گیاهی برای انتقال غیرفعال Na^+ به درون سلول مناسب است. Na^+ از طریق ناقل‌های با میل ترکیبی بالا به K^+ (HKT12) و از طریق کانال‌های کاتیونی غیرانتخابی وارد سلول می‌شود (پریدا و داس، ۲۰۰۵). جریان Na^+ که به وسیله کاتیون‌های غیرانتخابی تنظیم می‌شود، حساس به کلسیم است و در نتیجه از ورود سدیم به داخل ریشه به وسیله کلسیم جلوگیری می‌کند. حجره بندی واکوئل Na^+ نه تنها غلظت Na^+ را در سیتوپلاسم پایین نگه می‌دارد، بلکه در نتیجه فشار اسمزی لازم برای جذب آب از محیط‌های شور را نیز فراهم می‌نمایند. سایر اندامک‌ها از جمله پلاستیدها و میتوکندری‌ها نیز مقداری Na^+ را انباشته می‌نمایند. برای حفظ متابولیسم سلولی نسبت بالایی از $\frac{K^+}{Na^+}$ لازم است در ریشه‌های تحت تنش شوری Na^+ با K^+ رقابت می‌نماید. وجود رونوشت‌های متعدد از ژن‌های ناقل K^+ که فرا تنظیمی^۲ و فروتنظیمی^۳ آنان در تنش شوری انجام می‌شود، بیانگر قابلیت‌های متفاوت گیاه برای حفظ میزان درون سلولی K^+ در این شرایط است. کانال‌های K^+ به وسیله پروتئین کینازها^۴ و فسفاتاز^۵ تنظیم می‌شوند (ژو، ۲۰۰۳). در حالت تنش نمکی حفظ پتانسیل بالای غلظت $\frac{Na^+}{H^+}$ در سیتوزول برای رشد گیاه ضروری به نظر می‌رسد (شکل ۱۰-۲ و ۹-۲) (کافی، ۱۳۸۷).

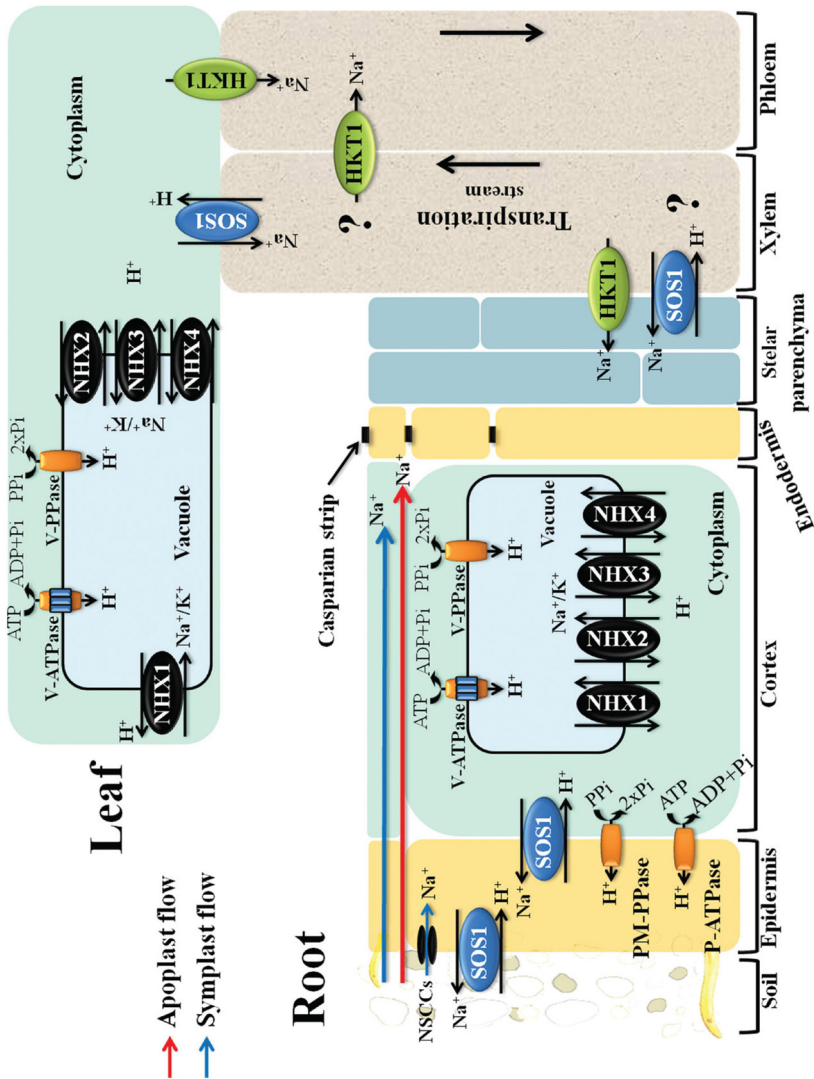
1. Zhu

2. Up regulation

3. Down regulation

4. Protein kinase

5. Protein phosphatase

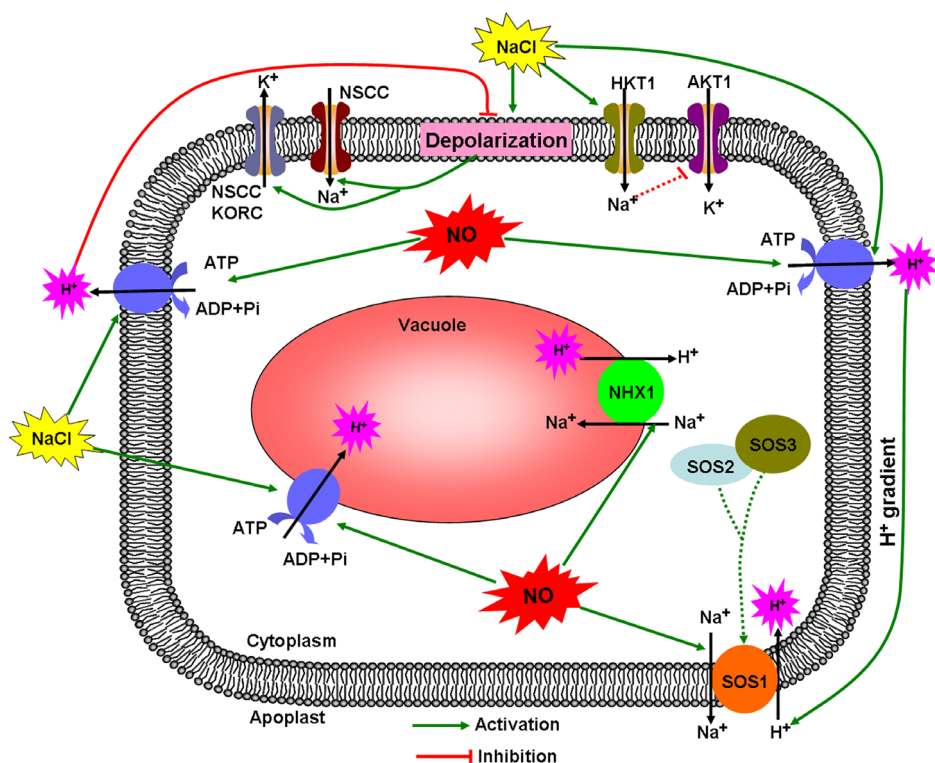


شکل ۲-۸ سیستم‌های تبادل تحت کنترلی پروتونی در غشای پلاسمایی و تونوپلاست گیاهان عالی: پمپ پروتونی،

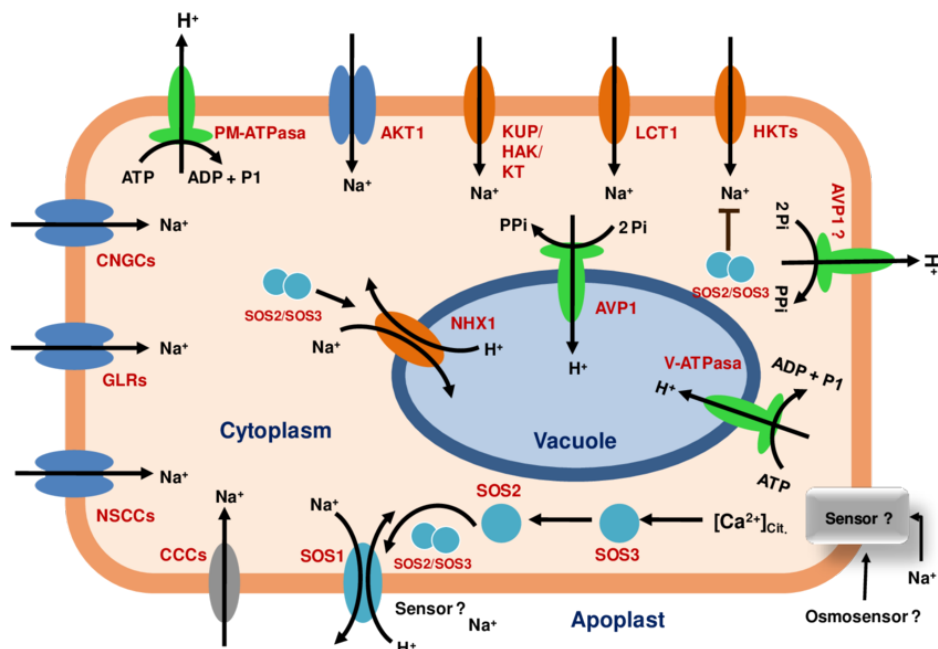
مسیر واحد K⁺، حرکت در خلاف جهت $\frac{H}{Na}$ ، حرکت هم جهت آنیونی $\frac{H}{ATP} - \frac{H}{PPase}$ ، ماده ضد انتقال $\frac{H}{Na}$

تحت تنش شوری اقتباس از (آلمیدا^۱ و همکاران، ۲۰۱۷)

گاکسولیا^۱ و همکاران (۱۹۹۲) ژن جدید HAL1 را در مخمر جداسازی کردند، که تحت بیان بیش از حد این ژن رشد مخمر تحت تنش شوری افزایش می‌یابد. بیان بیش از حد این ژن HAL1 در گیاه آراییدوپسیس تالیانا نیز منجر به کاهش تجمع سدیم در گیاه و در نتیجه افزایش مقاومت نسبت به شوری گردید (بانگ^۲ و همکاران، ۲۰۰۱).



شکل ۹-۲ هموستازی سلولی، استقرار یافته پس از اعمال تحت تنش شوری اقتباس از چن و همکاران (۲۰۱۳)



شکل ۱۰-۲ مسیر سیگنالی فعال شدن کلسیم تحت تنش شوری اقتباس از کیونتال^۱ و همکاران (۲۰۱۲)

۲-۲۳ تأثیر تنش شوری بر تغییرات پروتئین و بیان ژن در گیاهان هالوفیت

در نتیجه تنش شوری، تغییراتی در پروتئین‌های گیاهی صورت می‌گیرد، که در حالت عادی در گیاه دیده نمی‌شوند، در حالی که بیان تعدادی از پروتئین‌ها افزایش و تعدادی دیگر کاهش خواهند یافت (سالک‌ده و کوماتسو^۲، ۲۰۰۷)، که در نتیجه این تغییرات متابولیسم گیاه تحت تأثیر قرار می‌گیرد (لاسردا^۳ و همکاران، ۲۰۰۲).

در گیاه سوئدا^۴ (هالوفیت طبیعی) متحمل به شوری ژن‌های رونویسی (تجمعی از H^+-AT Pase غشای پلاسمایی) بیشتر از کولتیوارهای غیرمتحمل به تنش شوری بود. در ضمن باید

1. Quintal
2. Salekdeh & Komatsu
3. Lacerda
4. *Suaeda maritima*

متذکر شد که ATPase غشای پلاسمایی گیاهان به وسیله یک خانواده ژنی بزرگ کد می‌شود. وجود چندین ایزوفرم از آنزیم‌ها فرصتی از نقش آن‌ها را در تحمل به تنش غیرزیستی، به ویژه تحمل به تنش شوری را فراهم می‌نماید. در هالوفیت سوئدا ماریتیم ژن (SM289) درصد همانندی با ایزوفرم‌های جدید از برنج دارد که نیاز به وجودی از تنش شوری برای بیان آن لازم است. بنابراین تنش شوری ایزوفرم‌های مربوط به H^+ -ATPase غشای پلاسمایی به حداکثر فعالیت و می‌دارد (کالامپانایل و وایمرس^۱، ۲۰۰۱). ایزوفرمی از H^+ -ATPase غشای پلاسمایی گوجه‌فرنگی LHA8 می‌باشد که نزدیک‌ترین ارتباط را با ژن PMA6Ni- *cotiana plumbaginifolia* دارد و در هر کدام از این ایزوفرم‌ها LHA8 و PMA6 به وسیله تنش شوری بیان می‌شوند (اوفاتول^۲ و همکاران، ۲۰۰۰).

۲-۲۴ اثر تنش شوری بر روی ترکیبات فنلی

ترکیب‌های فنلی دارای نقش‌های متعدد اکولوژیکی و فیزیولوژیکی مانند نقش‌های دفاعی و آنتی‌اکسیدانی می‌باشند. ترکیب‌های فنلی در شرایط طبیعی در سلول سنتز می‌شوند، اما تنش‌های محیطی مقدار آن‌ها را در سلول تغییر می‌دهد. تغییر در فعالیت آنزیم‌های بیوسنتزکننده یا تجزیه‌کننده این ترکیب‌ها بر مقدار این ترکیب‌ها در سلول تأثیر می‌گذارد. تجمع ترکیب‌های فنلی در گیاهان در پاسخ به تنش‌های زیستی و غیرزیستی متعددی گزارش شده است (کوواکیک و بیکر^۳، ۲۰۰۷). افزایش فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیالاز^۴ که اولین آنزیم مسیر بیوسنتز فنل‌هاست نیز در بسیاری از تنش‌ها گزارش شده است (کوواکیک و همکاران، ۲۰۰۹).

فنل‌ها احتمالاً به عنوان سازوکارهای دفاعی برای جمع‌آوری ROS تولید می‌شوند. از طرف دیگر کاهش مشاهده شده در این ترکیب‌ها حاصل کوچکتر بودن Ks به Kd است که نتیجه تشکیل ترکیب‌های فنلی نامحلول و یا پلیمریزاسیون فنل‌ها در نتیجه اکسیداسیون

1. Kalampanayil & Wimmers

2. Ouffatole

3. Kovacic & Backor

4. Phenylalanine ammonia lyase (PAL)

است (آنانوستوپولو^۱ و همکاران، ۲۰۰۶). بنابراین می‌توان احتمال داد که کاهش ترکیب‌های فنلی در غلظت‌های بالای شوری به دلیل فوق باشد (وطن‌خواه و همکاران، ۱۳۹۶).

با توجه به وزن خشک بالاتر گل بومادران در تیمار شوری ۴۰ نسبت به شاهد، و غلظت فلاونوئید اندازه‌گیری شده در آزمایش (سلیمی و همکاران، ۱۳۹۵)، می‌توان نتیجه‌گیری کرد که شوری در سطح ۴۰ میلی‌مولار، نه تنها غلظت فلاونوئید را کاهش نداده بلکه موجب افزایش میزان کل آن نیز شده است (افضلی و همکاران، ۱۳۸۶). با توجه به نتایج حاصل از آزمایش تنش شوری بر روی بابونه و افزایش وزن کل گیاه در تیمار ۴۰ میلی‌مولار نمک طعام، این افزایش به اثر ویژه احتمالی سدیم در این گونه است، جابجایی نقش پتاسیم در گیاه تا محدوده‌ای خاص از شوری و ایفای نقش آن توسط سدیم، موجب افزایش وزن خشک گل گردیده است. مشابه این اثر قبلاً در مورد برخی گیاهان مقاوم به شوری گزارش شده است (مارسچنر^۲ و همکاران، a و b ۱۹۸۱).

از طرف دیگر، مطالعه سلیمی و همکاران (۱۳۹۵)، بیان می‌دارد که تنش شوری در حد یاد شده، موجب افزایش میزان فلاونوئید شده است و می‌توان به راحتی کشت گیاه بابونه را بدون کاهش این گونه دارویی در آن، که هدف نهایی از کشت این گیاه دارویی است، توصیه نمود. به نظر می‌رسد گیاه بابونه به عنوان یک واکنش مناسب نسبت به تنش شوری، مقدار فلاونوئید بیشتری را نسبت به حالتی که تحت تنش نیست، تولید می‌کند، از طرفی هم این عامل، یعنی وجود فلاونوئید می‌تواند به گیاه کمک کند تا شرایط تنش را بهتر تحمل کند. این موارد در مورد تنش شوری، نسبت به تنش خشکی بیشتر مشاهده شد و استفاده از فلاونوئید به عنوان نشانگر تنش شوری که در و همکاران (۲۰۰۶) به آن اشاره شده بود و با استناد به پژوهش‌های افضلی و همکاران، (۱۳۸۶) فدینا^۳ مطالعات گلیکوزیدها^۴ در بابونه -O- می‌تواند مورد توجه قرار گیرد. بنابر موارد یاد شده، احتمالاً می‌توان ساخته شدن فلاونولرانیز به واکنش مناسب گیاه به تنش، به خصوص تنش شوری، جهت حصول مقاومت بیشتر، نسبت داد.

1. Anagnostopoulou

2. Marschner

3. Fedina

4. Flavonol O-glycosides

۲۵-۲ اثر تنش شوری بر میزان اسانس و ترکیبات شیمیایی موجود در اسانس

اثر غلظت‌های مختلف کلرورسديم بر میزان اسانس گیاه بومادران نشان داد که میزان اسانس در تیمار شاهد (۰/۹۲٪) و در تیمارهای ۱۵۰-۱۰۰-۵۰ میلی مول در لیتر به ترتیب بیشترین درصد وزنی میزان ۱/۳-۰/۹۵ و ۱/۱٪ اسانس بود (سلیمی و همکاران، ۱۳۹۵). در تیمار ۱۵۰ میلی مول در لیتر شوری مشاهده شد که با شاهد اختلاف معنی داری داشت، در حالی که در تیمار ۵۰ و ۱۰۰ میلی مول در لیتر اختلاف معنی داری با شاهد مشاهده نشد. اسانس حاصل از تیمار شاهد در بومادران، ۲۸ ترکیب شناسایی شده که ۹۹/۷٪ اسانس را تشکیل می‌داد. عمده‌ترین ترکیب‌های تشکیل‌دهنده اسانس در این تیمار عبارت بودند از: دلتا-کادینول^۱ (۱۳/۲٪)، بتا-سسکوئی فلاندرن^۲ (۱۲/۱٪) و آلفا-بیسابولول^۳ (۱۱/۶٪) در اسانس حاصل از تیمار ۵۰ میلی مول در لیتر، ۲۹ ترکیب شناسایی شد. ترکیب‌های عمده اسانس در این تیمار به ترتیب مقدار عبارت بودند از: بتا-سسکوئی فلاندرن (۸/۹٪)، آلفا-بیسابولول (۱۴/۳٪)، جرماکرین-دی^۴ (۱۱/۳٪) و اکسید کاروفیلن^۵ (۶/۶٪) که در مجموع ۹۸/۷٪ از کل اجزاء اسانس را تشکیل می‌دادند. در اسانس حاصل از تیمار ۱۰۰ میلی مول در لیتر، ۳۲ ترکیب شناسایی شد که ۹۶/۳٪ اسانس را تشکیل می‌داد. عمده‌ترین ترکیب‌های تشکیل‌دهنده اسانس در این تیمار عبارت بودند از: دلتا-کادینول (۱۴/۹٪)، آلفا-بیسابولول (۱۴/۳٪)، بتا-سسکوئی فلاندرن (۸/۹٪) و ترانس-بتا-فارنسن^۶ (۱۶/۱٪). در اسانس حاصل از تیمار ۱۵۰ میلی مول در لیتر، ۲۰ ترکیب شناسایی شد که ۹۹/۴٪ اسانس را تشکیل می‌داد. عمده‌ترین ترکیب‌های تشکیل‌دهنده اسانس در این تیمار عبارت بودند از: آلفا-بیسابولول (۲۴/۴٪)، دلتا-کادینول (۲۲/۴٪)، بتا-سسکوئی فلاندرن (۸/۵٪)، بورنئول^۷ (۶/۶٪) و ترانس-بتا-فارنسن (۵/۳٪) بودند (سلیمی و همکاران، ۱۳۹۵). تغییرات ترکیبات اسانس گیاهچه‌های آویشن کشت شده در محیط کشت MS حاوی ۱۲۰ میلی مولار نمک در مقایسه با گیاهان شاهد، طی ۲۵ روز پس

1. Delta-Cadinol
2. β -sesquiphellandrene
3. α -bisabolol
4. Germacrene D
5. Caryophyllene oxide
6. Trans-beta-Farnesene
7. Borneol

از واکشت، با استفاده از GC-MS آنالیز شد. به‌طور کلی، در گیاهان شاهد سطح مونوترپنی فنلی (تیمول) به مراتب بیشتر از پیش‌سازهای هیدروکربن مونوترپنی (HC) شامل پاراسیمن و گاماترپینن است که در پاسخ به حضور نمک در محیط کشت MS، تنوع الگویی هماهنگی را نشان دادند. در غلظت ۱۲۰ میلی‌مولار نمک، میزان آلفا-ترپینولن^۱، آلفاپینن، آلفافلاندن^۲، میرسن^۳، ۶،۲-دی‌متیل ۵-۵-هپتانال^۴ کاهش یافت، که این کاهش در سطح مونوترپن‌های اکسیژن‌دار (لینالول^۵ و بورنئول)، کامفن^۶ قابل توجه بود. در حالی که با اعمال تنش شوری، سطح مونوترپن‌های مونوکربنی (پاراسیمن و گاماترپینن)، (۷-اکتا دی‌ان^۷، ترانس-اوسیمین^۸، کارواکرول و کارواکرول استات^۹، ترین‌ها (به‌طور عمده بتا-کاریوفیلن)، مشتقات اکسیژن آن (برای نمونه: کاریوفیلن اکسید) در مقایسه با گیاهان شاهد افزایش یافت. شوری در سطح ۱۲۰ میلی‌مولار تولید ساینین را به صفر رساند، در حالی که به تولید ماده مؤثره ۴،۲-دی‌متیل، ۴،۲-هپتادین^{۱۰} منجر شد. همچنین در آزمایش رضوی زاده و محققیان، (۱۳۹۴) مشخص گردید که غلظت بالای نمک در محیط کشت آویشن به افزایش سطح پیش‌سازها مونوترپن‌های هیدروکربنی (پاراسیمن و گاماترپینن) منجر شده در حالی که سطح تیمول را کاهش داده است نتایج متناقضی نیز گزارش شده است از جمله اینکه تنش شوری به کاهش این ترکیبات در گیاه (*Thymus maroccanus*)، (بلاکزیز^{۱۱} و همکاران، ۲۰۰۹)، زنیان^{۱۲} (اشرف و اروج، ۲۰۰۶) و نعنای فلفلی منجر شده است، (طباطبایی و نظری، ۲۰۰۷)

تحریک تولید متابولیت‌های ثانویه و اسانس‌ها تحت تنش شوری یا افزایش مقدار این ترکیبات می‌تواند به علت افزایش تراکم غدد ترشح‌کننده این ترکیبات یا افزایش تعداد این

1. α -terpinolene
2. α -flandren
3. Myrcene
4. 2,6-Dimethyl-5-heptenal
5. Linalool
6. Camphen
7. 1,7-Octadiene
8. Trans-Ocimen
9. Carvacrol acetate
10. 2,4-Dimethyl-2,4-heptadiene
11. Belaqziz
12. *Trachyspermum ammi*

غدد باشد (چارلز^۱ و همکاران، ۱۹۹۰) یا به کاهش تولید متابولیت‌های اولیه در اثر شوری و در نتیجه در دسترس قرار گرفتن ترکیبات حدواسط برای تولید متابولیت‌های ثانویه نسبت داده شود. از سوی دیگر، کاهش آنابولیسم گیاهان تحت تنش شوری می‌تواند کاهش سنتز متابولیت‌های اولیه و تجمع مواد مؤثره گیاهان را در پی داشته باشد. در هر حال تغییر در فعالیت آنزیم‌ها و متابولیسم گیاهی در اثر شوری، سطح متابولیت‌های ثانویه را در گیاهان دست‌خوش تغییر می‌نماید (امامی بیستگانی و همکاران، ۲۰۱۹). ایشان همچنین گزارش نمودند اسید سینامیک و اسید رزمارینیک به عنوان اسیدهای فنولی مهم در دو گونه ی آویشن باغی و دنایی تحت تنش شوری ۹۰ میلی مولار افزایش یافت.

یوداگوا^۲ و همکاران (۱۹۹۵) محلول غذایی، EC گزارش کردند که با افزایش غلظت کل اسانس و عملکرد آن در آویشن افزایش، ولی غلظت کل اسانس در گیاه شویده^۳ کاهش یافت. آرویی (۱۳۷۹)، به نقل از جایمند و رضایی (۲۰۰۱) اثرات سطوح مختلف شوری را بر کدوی تخم‌کاغذی بررسی نموده و اعلام داشت که تنش شوری اثر معنی‌داری بر عملکرد روغن دانه‌ها و مقدار بتاسیتوسترول^۴ در روغن دارد، به طوری که بیشترین عملکرد روغن و ۲ گرم در بالاترین محتوی بتاسیتوسترول موجود در روغن در تیمار ۵ لیتر به دست آمد. در تحقیق مشابهی، آلفا باتور^۵ و همکاران (۲۰۰۹) اثر شوری آب آبیاری را بر مرزنجوش بررسی کرده و دریافتند که شوری باعث کاهش تعداد برگ‌ها و مقدار اسانس گردیده و مقدار مواد موجود در ترکیب اسانس گیاه نیز به شدت تحت تأثیر شوری قرار گرفته است.

از تحقیقاتی که روی خانواده نعناع در این ارتباط انجام شده می‌توان به نتیجه تحقیقات پراساد^۶ و همکاران (۱۹۹۶) اشاره کرد که شوری محتوی اسانس گونه‌های مختلف نعناع را به طور متغیری تحت تأثیر قرار می‌دهد، اشاره نمود. همچنین بنا به گفته داو^۷ و همکاران (۱۹۸۱) شوری عملکرد اسانس را در گیاهان خانواده نعناع کاهش می‌دهد و این احتمالاً به

1. Charles

2. Udagawa

3. *Anethum graveolens*

4. Beta-Sitosterol

5. Olfa Baatour

6. Prasad

7. Dow

دلیل محدود شدن عرضه سیتوکینین^۱ از ریشه‌ها به شاخه‌ها و در نتیجه تغییر نسبت بین سیتوکینین و اسیدآبسیزیک^۲ برگ باشد.

در تحقیق مشابهی، ال-کلتاوی و کروتیو^۳ (۱۹۸۷) اثر شوری آب آبیاری را بر مرزنجوش و گونه‌های نعنای بررسی کرده و دریافتند که شوری باعث يك کاهش ۲۰ درصدی در عملکرد اسانس می‌شود. تحت اثر شوری در نعنای، مقدار لیمونن^۴ افزایش ولی مقدار کارون کاهش یافت. در مورد مرزنجوش نیز تنش شوری باعث افزایش در مقدار سابینین^۵ ۶۴ شد که با کاهش در مقدار هیدرات سابینین ۷ همراه بود. نتایج این تحقیق نشان داد که نعنای و مرزنجوش به شوری حساس هستند و شوری رشد و تولید اسانس را شاید از طریق محدود کردن متابولیسم و انتقال سیتوکینین متوقف می‌سازد، زیرا برگ‌پاشی گیاهان مذکور با سیتوکینین، رشد و تولید اسانس را افزایش داده و اثرات شوری را تا حد زیاد تعدیل نموده است.

در تحقیق خراسانی‌نژاد و همکاران (۲۰۱۰) در بررسی اثر تنش شوری روی نعنای فلفلی، مشخص گردید تیمارهای مختلف شوری اثرات قابل توجه و معنی‌داری بر کلیه صفات مورفولوژیکی، کمیت اسانس و ترکیب اجزای اسانس نعنای فلفلی دارند و می‌توان اذعان داشت که نعنای فلفلی دارای تحمل متوسطی نسبت به تنش‌های شوری می‌باشد.

در آزمایش ارچنگی و خدامباشی (۱۳۹۳) نشان داده شد که افزایش سطح شوری، میزان اسانس در گیاه ریحان^۵ تا حدی افزایش پیدا کرد و تیمار ۱۶۰ میلی مولار نمک دارای بیشترین میانگین اسانس (۶۳۷/۵۶ میکرولیتر در ۱۰۰ گرم ماده خشک) و تیمار شاهد دارای کمترین میانگین اسانس (۱۰۶/۶۷ میکرولیتر در ۱۰۰ گرم ماده خشک) بود، به نظر می‌رسد اختلاف بین توده‌ها نیز از نظر صفت میزان اسانس در ۱۰۰ گرم ماده خشک معنی‌دار بود. توده سبز چهارم دارای بیشترین میانگین و توده بنفش دارای کمترین میانگین (به ترتیب ۴۹۲/۸ و ۱۱۸/۲۷ میکرو لیتر در ۱۰۰ گرم ماده خشک) بودند.

1. Cytokinins (CK)

2. Absciscic acid (ABA)

3. El- Keltawi & Croteau

4. Sabinene 6

5. *Ocimum basilicum*

ارچنگی و خدامباشی (۱۳۹۳) به نقل از برنستین^۱ و همکاران (۲۰۰۹) در آزمایشی مشابه روی ریحان دریافتند که با افزایش شوری، انباشت اسانس در بافت‌های گیاه افزایش پیدا کرد. آن‌ها بیان کردند که یک همبستگی مثبت بین سطح تنش اعمال شده روی سلول‌ها و درصد اسانس در بافت‌های گیاهی وجود دارد. افزایش درصد اسانس ممکن است به دلیل تغییر در بیوسنتز اسانس تحت تنش و محدود شدن سطح برگ‌ها باشد که می‌تواند دلیل متراکم تر شدن غدد ترشحی اسانس در مقایسه با برگ‌های تحت شرایط غیرتنش باشد. همچنین، در دو گیاه ریحان و نعنای گزارش شده که زیاد بودن تراکم غده‌های مترشحه اسانس در اثر کاهش سطح برگ ناشی از تنش، باعث تجمع بیشتر اسانس می‌شود (ارچنگی و خدامباشی ۱۳۹۳، به نقل از فرزانه و همکاران، ۱۳۸۹).

گوهری و همکاران (۱۳۹۲) به نقل از هنداو و خالد^۲ (۲۰۰۵) بیان نمودند که با افزایش تنش شوری در مریم‌گلی باغی طی دو فصل رشد متوالی، عملکرد اسانس نیز به تدریج افزایش یافت. اما نتایج به دست آمده از آزمایش گوهری و همکاران (۱۳۹۲) نشان داد که وجود ۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم در محلول غذایی نه تنها موجب افزایش عملکرد و محتوای اسانس نگردید، بلکه در ادامه کاهش معنی‌داری در شاخص‌های رشدی و همچنین محتوا و عملکرد اسانس گیاهان تحت تنش مشاهده گردید. چنین به نظر می‌رسد که این سطح شوری بالاتر از آستانه تحمل گیاه بوده و در این سطح شوری، عملکرد برگ گیاهان به شدت کاهش یافته و به دنبال آن عملکرد اسانس نیز کاهش می‌یابد.

مسیر بیوسنتزی گیاهان دارویی اصولاً تحت تنش‌های مختلف از جمله تنش شوری قرار می‌گیرد (پیکاگلیا و ماروتی^۳، ۱۹۹۳). مشاهدات اولیه (تریت^۴ و همکاران، ۲۰۰۹) نشان داد که اسانس‌گیری از میوه‌های مریم‌گلی باغی تحت شرایط (کنترل) درصد اسانس چیزی حدود $0.1 \pm 0.39\%$ (براساس وزن خشک) می‌باشد. این محققان همچنین اشاره کردند که غلظت ۲۵ میلی‌مولار NaCl، عملکرد اسانس را نزدیک به سطح کنترل ($0.1 \pm 0.44\%$)

1. Bernstein

2. Hendawy & Khalid

3. Piccaglia & Marotti

4. Taarit

حفظ کرد. سطوح غلظت نمک متوسط و زیاد درصد اسانسی به ترتیب به میزان $\pm 0.02/0.02$ و $0.02/0.02$ داشتند. آن‌ها همچنین اشاره نمودند که غلظت نمک متوسط (50mM) تا (75mM) منجر به افزایش تولید درصد اسانس گردید.

در توافق با یافته‌های (تربت و همکاران، ۲۰۰۹)، این افزایش نیز در مریم‌گلی باغی از 0.47% به 0.48% برای تیمار کنترل و از 0.65 تا 0.75 برای تیمار با غلظت (50mM) مشاهده شده است (هنداوی و خالید، ۲۰۰۵). این روند در سایر نمایندگان خانواده نعنائیان از قبیل نعناع فلفلی تحت تنش اسمزی نشان داده شده است (چارلز و همکاران، ۱۹۹۰). براساس مطالعات این محققان، کاهش در رشد ناشی از استرس اسمزی ممکن است به یک نتیجه جدید منجر به یک الگوی منابع اسکلت کربنی اضافی برای بیوسنتز و تجمع ترپن باشد. در نوعی کاج^۱ گزارش‌های دیگر نشان داد که بین ۵ تا ۴۰ درصد از کربن ثابت ممکن است به بیوسنتز اسانس در شرایط تنش شدید تبدیل شود (راس و سامبرو^۲، ۱۹۹۱).

با این حال، تولید اسانس میوه مریم‌گلی شدیداً توسط غلظت 100 میلی‌مولار نمک باز داشته شد. نتایج مشابهی نشان داد که آبیاری با سطح غلظت بالای نمک (1M) باعث کاهش 20% در عملکرد اسانس شد در پونه سنبله‌ای^۳ و مرزنجوش^۴ گردید (ال-کلتاوی و کراتیو، ۱۹۸۷).

علاوه بر این، عملکرد اسانس بادرنجبویه 22% در شوری خاک $10/4$ دسی‌زیمنس بر متر در منطقه ریشه (غلظت 130 میلی‌مولار نمک) کاهش یافته است (از ترک و همکاران، ۲۰۰۴). در بسیاری از خانواده نعنائیان سطوح شوری بالا، عملکرد اسانس را کاهش می‌دهد، احتمالاً این عمل با مهار عرضه سیتوکینین از ریشه به شاخه و در نتیجه تغییر نسبت بین سیتوکینین و آبسیزیک اسید برگ به وجود می‌آید (گرین‌وی و مانس، ۱۹۸۰).

استفاده از 25mM NaCl تغییرات قابل توجهی را ترکیبات اسانس مریم‌گلی ایجاد نکرد.

1. *Pinus pinea*
2. Ross & Sombrero
3. Spearmint
4. Marjoram

ویریدیفلورول^۱ به عنوان ترکیب اصلی با درصد بالایی ($21/80 \pm 0/10$) نسبت به شاهد بود، به دنبال آن آلفا توجن^۲ ($15/35 \pm 0/05$)، مانول^۳ ($14/09 \pm 0/03$)، ۱،۸-سینئول^۴ ($11/39 \pm 0/04$)، بتاتوجن^۵ ($4/56 \pm 0/02$)، بورئول ($3/75 \pm 0/72$)، کامفور^۶ ($3/38 \pm 0/8$)، بورئول استات^۷ ($2/56 \pm 0/02$) و آلفاهومولن^۸ ($2/13 \pm 0/02$). با این حال، ۱،۸-سینئول در غلظت ۵۰ میلی مولار NaCl با میزان ($21/65 \pm 0/04$) به عنوان ترکیب اصلی شناخته شد. به دنبال آن آلفاتوجن ($21/39 \pm 0/04$)، ویریدیفلورول ($13/39 \pm 0/02$)، کامفور ($0/9 \pm 0/09$)، ۱،۸-بتاتوجن ($7/93 \pm 0/02$)، بورئول ($5/25 \pm 0/03$) و مانول ($4/66 \pm 0/02$) بود. در غلظت ۷۵ میلی مولار NaCl، ۱،۸-سینئول ($23/82 \pm 2/02$)، آلفاتوجن ($22/18 \pm 0/10$)، مانول ($11/62 \pm 0/03$)، بورئول ($9/59 \pm 0/02$)، کامفور ($9/14 \pm 0/11$)، بتاتوجن ($0/10 \pm 0/10$)، ویریدیفلورول ($6/01 \pm 0/10$) و آلفاینن ($2/36 \pm 2/02$) به عنوان ترکیبات اصلی اسانس بودند. تیمار با ۱۰۰ میلی مولار NaCl ترکیب اسانس با مانول ($56/71 \pm 0/02$)، ۱،۸-سینئول ($7/07 \pm 0/04$)، ویریدیفلورول ($6/96 \pm 0/09$)، آلفاتوجن ($6/76 \pm 0/05$) به عنوان ترکیبات اصلی شناخته شدند (ازترک و همکاران، ۲۰۰۴).

در مطالعه‌ای مشخص شده است که اسانس میوه‌ای مریم‌گلی باغی در ویدیفلورول و مانول در سطح غلظت‌های بالایی نمک غنی است. این ترکیبات کاربردهای گسترده‌ای در داروسازی دارند. به دلیل وجود ترکیب ویریدیفلول، این گیاه از پتانسیل قوی به عنوان یک اثر ضد قارچی برخوردار است (کوردالی^۹ و همکاران، ۲۰۰۵). مانول، به ویژه در غلظت‌های بالای ۱۰۰ mM نشان داد که فعالیت سیتوتوکسی بالایی در سلول‌های لوسمی^{۱۰} دارد. این نوع دیترین موجود در اسانس پتانسیل تبدیل به یکی از داروهای مهم در زمینه داروسازی را

1. Viridiflorol
2. α -thujene
3. Manol
4. 1,8-cineole
5. Beta-thujene
6. Camphor
7. Bornyl acetate
8. α -humulene
9. Kordali
10. leukemic

دارد (دیماس^۱ و همکاران، ۱۹۹۸).

در مطالعه ولی‌فرد و همکاران (۲۰۱۴)، محتوای فنول و فعالیت‌های آنتی‌اکسیدانی برگ‌های مریم‌گلی کارواندري تحت تنش شوری با غلظت پایین (۶/۸ دسی‌زیمنس بر متر) افزایش یافت. با این وجود، غلظت شوری بالا (۹/۱ دسی‌زیمنس بر متر) محتوای فنلی را افزایش داد. ناوارو^۲ و همکاران (۲۰۰۶) نیز افزایش محتوای کل فنل را در فلفل قرمز در سطح شوری متوسط گزارش نمودند.

در مطالعه ولی‌فرد و همکاران (۲۰۱۴) تحمل مریم‌گلی کارواندري به غلظت شوری (۲/۳ تا ۶/۸ دسی‌زیمنس بر متر) همزمان با افزایش غلظت فنول کل در برگ‌ها همراه بود، در حالی که تحمل آن‌ها به غلظت شوری بالا (۹/۱ دسی‌زیمنس بر متر) با کاهش در مقدار ترکیبات فنلی همراه شد. این نتایج نشان می‌دهد تحریک بیوسنتز فنول و فعالیت آنتی‌اکسیدانی در بافت‌های گیاه مریم‌گلی کارواندري زمانی اتفاق می‌افتد که گیاه در معرض تنش شوری با غلظت متوسط قرار بگیرد. در واقع این محققان همچنین اشاره به این موضوع نمودند که یافته‌های تحقیقاتشان در واقع این فرضیه را پشتیبانی می‌کند که گیاهانی که شرایط تنش شوری را تحمل می‌کنند، در واقع می‌توانند به عنوان سیستم‌هایی مفید برای تولید متابولیت‌های ثانویه در جهت تولید مواد غذایی و محصولات دارویی سالم مؤثر باشند.

همچنین در مطالعه ولی‌فرد و همکاران (۲۰۱۴)، تغییرات اصلی ناشی از تیمار NaCl بر متابولیت‌های ثانویه نسبی بود به این صورت که با اعمال تنش شوری، برخی ترکیبات جدید سنتز و برخی دیگر ناپدید شدند. تنش شوری متوسط به‌طور معنی‌داری عملکرد ترکیبات فرار در مریم‌گلی کارواندري بهبود بخشید. بدین ترتیب، گیاهان مریم‌گلی کارواندري کشت شده تحت تنش شوری NaCl ممکن است یک منبع مؤثر برای ترکیبات فرار موجود در اسانس باشد. نتایج این پژوهش نیز نشان داد که برگ مریم‌گلی کارواندري غنی از آلفاترپینیل استات^۳، ۸و۱-سینئول و بیسیکلوجرماکرن^۴ است. شوری تولید آلفا-ترپینیل استات و ۸و۱

1. Dimas

2. Navarro

3. α -terpinyl acetate

4. Bicyclogermacrene.

سینئول را به ترتیب در غلظت‌های ۲/۳ و ۴/۵ دسی‌زیمنس بر متر افزایش داد، در حالی‌که لینال استات بالاترین مقدار را در غلظت ۹/۱ دسی‌زیمنس بر متر داشت، این ترکیبات از فعالیت فارماکولوژیکی^۱ خوبی برخوردار هستند. غلظت شوری ۴/۵ دسی‌زیمنس بر متر، بالاترین مقدار ترکیب ۱ و ۸ سینئول را تولید کرد که در پی آن فعالیت ضد میکروبی قوی را نیز نشان داده است و اثرات ضد باکتریایی را در برابر بسیاری از باکتری‌ها، از جمله مایکوباکتریوم توبرکلوزیس^۲ و استافیلوکوکوس اورئوس^۳ و ویروس‌ها و قارچ‌ها (از جمله کاندیدا) داشت. شایان ذکر است که، این گیاه همچنین دارای خاصیت ضد میکروبی، فعالیت در جهت ایمنی بدن، ضد التهابی، آنتی‌اکسیدانی و اثرات ضد درد و ضد اسپاسم نیز می‌باشد (سادلون و لامسون^۴، ۲۰۱۰).

همچنین برخی گزارش‌ها نشان می‌دهد که ترکیبات شیمیایی موجود در اسانس در شرایط تنش شوری متوسط و بالا تغییر پیدا می‌کنند. در مریم‌گلی باغی در تیمارهای کنترل و گیاهان تیمار شده با ۲۵ میلی‌مولار NaCl، ترکیب اصلی موجود در اسانس ویریدیفلورول است. با این حال، در سطوح بالاتر شوری (۵۰ و ۷۵ میلی‌مولار NaCl) ۱،۸-سینئول و در ۱۰۰ میلی‌مولار NaCl، مانول، ترکیبات اصلی موجود در اسانس می‌باشند (بن‌تاریت^۵ و همکاران، ۲۰۱۰). این تغییرات ممکن است ناشی از القای آنزیم‌های خاص در مسیرهای بیوسنتزی ترکیبات شیمیایی موجود در اسانس در هر سطح تنش شوری باشد (باربوت و لومیس^۶، ۱۹۶۹ و باربری^۷ و همکاران، ۲۰۱۲).

به‌طورکلی، تحریک مسیر بیوسنتزی و ترکیبات شیمیایی فرار موجود در اسانس، افزایش فعالیت‌های آنتی‌اکسیدانی و محتوای فنول کل در بافت‌های برگ مریم‌گلی کارواندری در تنش شوری متوسط را به همراه داشت.

-
1. Pharmacological activity
 2. *Mycobacterium tuberculosis*
 3. *Staphylococcus aureus*
 4. Sadlon & Lamson
 5. Ben Taarit
 6. Burbott & Loomis
 7. Barbieri

نتایج خالید و همکاران (۲۰۱۰) نشان می‌دهد که بیشترین درصد اسانس موجود در همیشه بهار از تیمار تنش شوری با غلظت ۹/۳۸ دسی‌زیمنس بر متر در مرحله گلدهی کامل به دست آمد. با این حال، درصد اسانس در غلظت شوری ۰/۳۹ دسی‌زیمنس بر متر در هر دو فصل زراعی کاهش یافت. عملکرد اسانس گل (گرم در متر مربع) در اکثر تیمارهای شوری نسبت به کنترل در هر دو فصل زراعی افزایش یافت.

خالید و همکاران (۲۰۱۰) همچنین ترکیبات شیمیایی موجود در اسانس همیشه بهار را تحت تنش شوری در کلاس‌های مختلف طبقه‌بندی کردند، این طبقه‌بندی شامل ترکیبات اکسیژن‌دار شده سنگین^۱، (HOC) به عنوان بالاترین ترکیب موجود در اسانس گیاهان تحت تنش شوری رشد کرده در غلظت شوری در مقایسه با کنترل و سایر ترکیبات شیمیایی کلاس‌ها (ترکیبات اکسیژن‌دار شده سبک^۲) و سسکویی‌ترین‌ها و مونوترپن‌هاست. الکل‌ها مهم‌ترین ترکیبات موجود در ترکیبات اکسیژن‌دار شده سنگین اسانس همیشه بهار هستند. به طور کلی تحقیقات این محققان نشان می‌دهد که اسانس همیشه بهار رشد کرده تحت تنش آب‌های شور متعلق به ترکیب آلفاکادینول^۳ است. این ترکیب نشان دهنده ۳۲/۱-۶۵/۹۹ (درصد نسبی سطح زیر منحنی) کل اسانس در روش‌های مختلف آبیاری شور است. آبیاری شور ممکن نیست تغییراتی را بر کیفیت موجود در اسانس همیشه بهار ایجاد کند، هر چند تغییرات قابل توجهی در آلفاکادینول، گاما و دلتاکادینن^۴ به وجود آورده است. نتایج این محققان نشان می‌دهد که نوع آبیاری در سیستم تولید، یا سیستم آبیاری شور و یا آب کنترل، باید در مشخصات ترکیبات شیمیایی تولید شده موجود در اسانس در گیاهان اسانس دار در نظر گرفته شود (خالید و همکاران ۲۰۱۰).

اثر تنش شوری بر سنتز فنل‌ها نشان داد که ۲۵ روز پس از کشت با افزایش غلظت نمک تا سطح ۱۵۰ میلی‌مولار، سنتز فنل‌ها در گیاهچه‌های آویشن نسبت به گیاهان شاهد به طور معنی‌داری افزایش یافته است. به طور کلی، با تشدید تنش شوری، سنتز فنل‌ها افزایش

1. Heavy oxygenated compounds

2. Light oxygenated compounds

3. α -Cadinol

4. Delta-Cadinene

معنی‌دار داشت و گیاهچه‌های آویشن در ۱۵۰ میلی‌مولار نمک از تمام ظرفیت خود در سنتز فنل‌ها استفاده کرده‌اند. نتایج نشان داده شد که ۲۵ روز پس از کشت بیشترین میزان پروتئین در گیاهچه‌های آویشن کشت شده در محیط کشت MS بدون نمک دیده شد. به‌طور کلی، افزایش غلظت نمک به کاهش میزان پروتئین منجر گردید (رضوی‌زاده و محققیان، ۱۳۹۴).

تحت تیمارهای شوری، تغییرات در تمام اجزای موجود در اسانس بسیار معنی‌دار بودند، به جز آلفا-پاتچولن^۱، دلتا-کادینن، آلفا ادمول^۲، بالنسول^۳ و پنتاکوسان^۴ بودند، از سوی دیگر تغییرات معنی‌داری را در ترکیبات اکسیژن‌دار شده سنگین و ترکیبات اکسیژن‌دار شده سبک به وجود آمد. نتایج خالید و همکاران (۲۰۱۰) توسط عزیز و همکاران (۲۰۰۸) نیز تأیید شد. ضمن اینکه آن‌ها به این نکته اشاره نمودند که میزان اسانس در بافت‌های گیاهی که تحت تنش شوری بودند بیشتر از شرایط کنترل شده است. این موضوع نشان می‌دهد که که سنتز اسانس و یا تخریب آن نسبت به تنش شوری در گیاهان نعناع فلفلی، پونه معطر و گونه (*Mentha suaveolens* Ehrh.) در فرایندهای مشابه کمتر حساس بودند (خالید و همکاران، ۲۰۱۰). عزیز و همکاران (۲۰۰۸) گزارش نمودند که ترکیبات شیمیایی موجود در اسانس، افزایش، کاهش یا بدون تغییر در شرایط تنش شوری در مقایسه با شرایط کنترل در گونه نعناع^۵ می‌باشند. اثر تیمارهای مختلف (آبیاری شوری، مراحل مختلف گلدهی و اثر متقابل آن‌ها) بر عملکرد اسانس و ترکیبات شیمیایی موجود در همیشه بهار ممکن است به علت اثر بر فعالیت آنزیم‌های دخیل در مسیرهای بیوسنتزی و متابولیسم اسانس باشد (باربوت و لومیس، ۱۹۶۹). به‌گونه‌ای که آلفاکادینول در اکوتیپ فرانسه به میزان ۲۶/۳۸٪ افزایش یافت (خالید و همکاران، ۲۰۱۰).

نتایج بقالیان و همکاران (۲۰۰۸) همچنین نشان داد که آبیاری با آب شور تأثیر قابل توجهی بر مقدار کمیت (عملکرد و مقدار اسانس) و همچنین ترکیبات مهم اسانس از جمله آلفایزوبولول

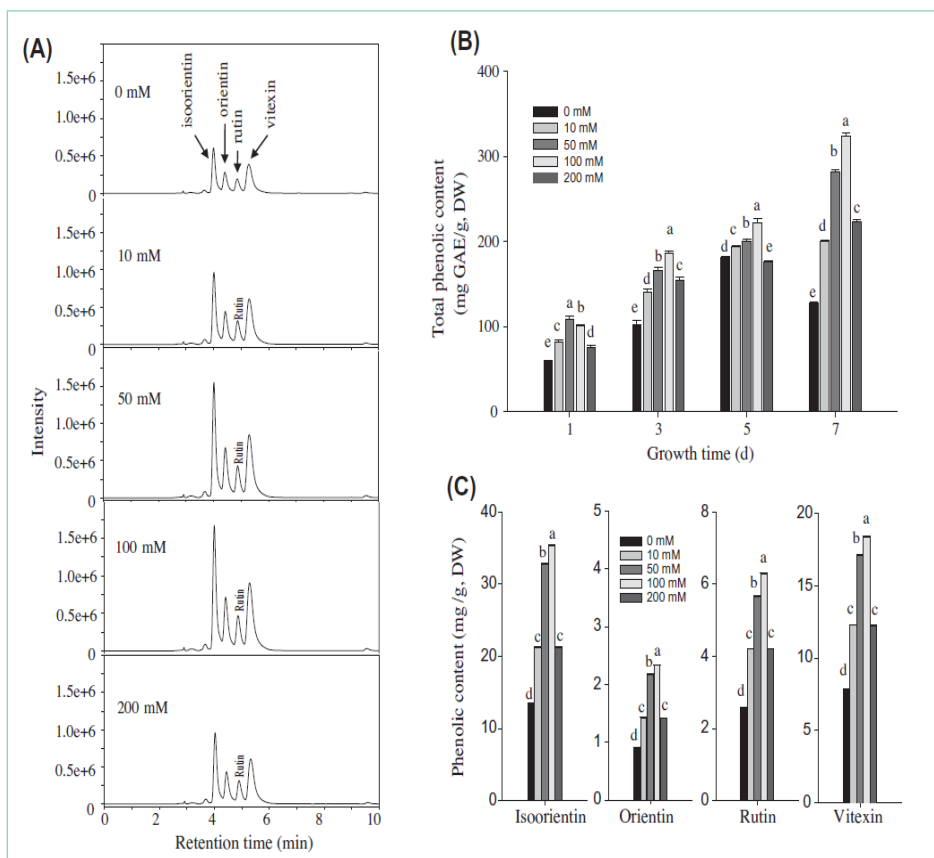
1. α -Patchoulene
2. α -Eudesmol
3. Bulnesol
4. Pentacosane
5. *Mentha sp.*

اکساید B^۱، آلفابولونو اکساید A^۲، کامازولن^۳، آلفایزابول اکساید A^۴، آلفایزابولول^۵ و ترانسفرز فارنسین^۶ در گیاه بابونه ندارد. همچنین این محققان گزارش نمودند آپیجین تحت تأثیر شوری قرار نگرفت. در حالی که رام^۷ و همکاران (۲۰۰۴) و پراساد و همکاران (۲۰۰۶) گزارش کردند که افزایش یون سدیم اثر معنی‌داری بر مقدار و ترکیبات موجود در اسانس دارد.

لیم^۸ و همکاران (۲۰۱۲) گزارش نمودند محتوای کل ترکیبات فنلی در گیاهچه‌های *Fagopyrum esculentum* M. (میلی مولار NaCl) با افزایش رشد گیاه افزایش می‌یابد، اما در سن هفت روزگی در شرایط کنترل نسبت به ۵ روزگی این مقدار کاهش یافت (شکل ۲-۱۱). در مقابل، مقدار ترکیبات فنلی در جوانه‌های تحت تیمار NaCl در غلظت (۱۰۰-۱۰ میلی مولار) در گیاه *F. esculentum* M. تا ۷ روز افزایش یافته است، در این زمان سطح ترکیبات فنولی در جوانه‌های تحت تیمار با ۱۰، ۵۰ و ۱۰۰ میلی مولار به ترتیب ۵۷٪، ۱۲۱٪ و ۱۵۳٪ بالاتر از جوانه‌های کنترل (۱۲۸ میلی گرم گالیک اسید ۱۰۰ گرم ماده خشک) بود. علاوه بر این، افزایش سطح این ترکیبات فنولی از جمله ایزوریتین^۹، اورنیتین^{۱۰}، روتین^{۱۱} و ویتکسین^{۱۲} منعکس کننده تغییرات کلی در محتوای فنل کل است. ۷ روز پس از کشت، چهار سطح ترکیب اصلی جوانه‌هایی که تحت تیمارهایی با غلظت شوری ۵۰ و ۱۰۰ میلی مولار بودند، مشاهده گردید که بیش از دو برابر جوانه‌های کنترل بود، در حالی که سطح این چهار ترکیب فنلی مهم در جوانه‌های تیمار شده با ۱۰ و ۲۰۰ میلی مولار NaCl حدود ۶۰٪ بالاتر بود (شکل C ۲-۱۱) (لیم و همکاران، ۲۰۱۲). تحریک ترکیبات فنلی تحت تنش شوری، در مطالعات قبلی انجام شده نشان داده است بیشتر ترکیبات فنلی که توسط

1. α -bisabololoxide B
2. α -bolonoxide A
3. Chamazulene
4. α -bisabolol oxide A
5. α -bisabolol
6. Trans-farnesene
7. Ram
8. Lim
9. Isoritin
10. Ornithine
11. Rutin
12. Vitexin

مسیر فنیل پروپانویید^۱ تولید می‌شود، توسط تنش‌های زیستی و غیرزیستی تحریک می‌شود (جیورجی^۲ و همکاران، ۲۰۰۹ و کیم^۳ و همکاران، ۲۰۰۶).



شکل ۱۱-۲ پروفیل ترکیبات فنلی استخراج شده از عصاره‌ی اتانولی جوانه‌های *Fagopyrum esculentum* M. کشت شده در غلظت‌های مختلف NaCl (A) اقتباس از لیم و همکاران (۲۰۱۲)

تنش شوری همچنین از طریق مسیر فنیل پروپانویید و فعالیت فنیل آمونیولاز را افزایش

می‌دهد (لیو^۱ و همکاران، ۲۰۰۶).

اثر تنش شوری بر فعالیت آنتی‌اکسیدانی جوانه‌های گیاه دارویی *F. esculentum* M. نشان داد که با افزایش تنش شوری، به استثنای غلظت ۲۰۰ میلی‌مولار علاوه بر افزایش ترکیبات فنلی، فعالیت آنتی‌اکسیدانی نیز متعاقباً افزایش پیدا می‌کند. پس از ۷ روز، تیمار کردن جوانه‌ها با غلظت‌های ۵۰ و ۱۰۰ میلی‌مولار NaCl مشاهده گردید که فعالیت آنتی‌اکسیدانی ۶۰ درصد بیشتر از جوانه‌های موجود در تیمار کنترل بود (شکل ۱۲-۲). اگرچه میزان افزایش فعالیت آنتی‌اکسیدانی کمتر از میزان افزایش محتوای فنلی در واکنش به تیمار NaCl بود. (لیم و همکاران، ۲۰۱۲).

نتایج (لیو و همکاران ۲۰۰۸ و ماکودا^۲ و همکاران، ۲۰۰۱) نشان داد که ترکیبات فنلی تولید شده به وسیله‌ی تنش شوری پتانسیل خوبی برای تولید فعالیت آنتی‌اکسیدانی دارد. ارتباط بین ترکیبات فنلی و فعالیت آنتی‌اکسیدانی در گیاهان مورد^۳ و مصطکی^۴ نیز به اثبات رسیده است (تاتینی^۵ و همکاران، ۲۰۰۶).

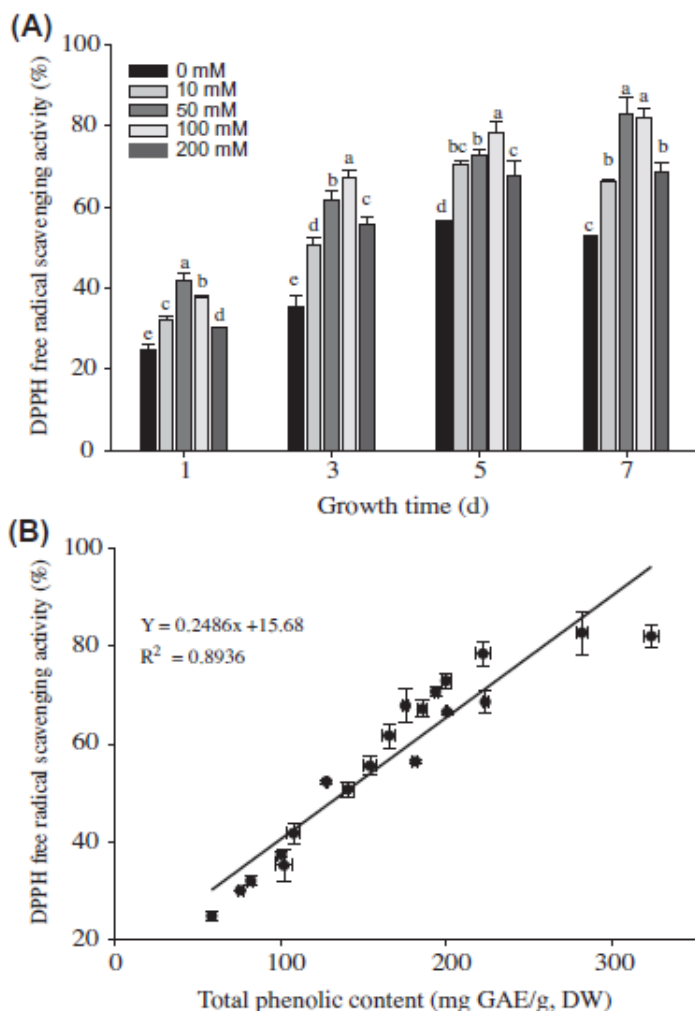
1. Liu

2. Mukoda

3. *Myrtus communis*

4. *Pistacia lentiscus*

5. Tattini



شکل ۱۲-۲ فعالیت آنتی‌اکسیدانی تحت تنش شوری و همبستگی بین فعالیت آنتی‌اکسیدانی و مقدار فنول در گیاه *Fagopyrum esculentum* M. اقتباس از لیم و همکاران (۲۰۱۲)

افزایش غلظت شوری به‌طور قابل توجهی باعث کاهش تولید اسانس گونه نعناع *Mentha suaveolens* شد (کسرتی و همکاران، ۲۰۱۴). اثر منفی تنش شوری بر عملکرد اسانس نیز برای سایر گونه‌های نعناع توسط (ال-کلتاوی و کروتیو، ۱۹۸۷، طباطبایی و نظری، ۲۰۰۷ و

عزیز و همکاران، ۲۰۰۸) گزارش شده است. این کاهش عملکرد اسانس تحت تنش شوری به بخشی از مهار عرضه سیتوکینین از ریشه‌ها به شاخه‌ها و تغییرات پس از آن و نسبت بین سیتوکینین و اسید آبسزیک (ال-کلتاوی و کروتیو، ۱۹۸۷) مربوط می‌شود. اجزای اسانس عمدتاً از مونوترپن‌های اکسیژن‌دار شده و حاوی پولگون^۱ به عنوان ترکیب اصلی مهم (۶۲/۱٪)، به دنبال آن منتون^۲ (۹/۱۲٪) و ایزومنتون^۳ (۱۱/۳٪) می‌باشد. لازم به ذکر است که در این پژوهش، تنش شوری به‌طور کلی فراوانی نسبی مونوترپن‌های اکسیژن‌دار شده را کاهش نمی‌دهد. با این حال، تنش شوری بر محتوای پولگون و مهمتر از همه، منتون تأثیر معنی‌داری گذاشت (کسرتی و همکاران، ۲۰۱۴).

افزایش غلظت NaCl موجب افزایش محتوای پولگون به میزان ۷۲/۲٪ و ۷۰/۷٪ به ترتیب در ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌لیتر NaCl شد، در حالی‌که محتوای منتون به‌طور قابل توجهی کاهش یافت. ایزومنتون تغییرات قابل توجهی در سطوح مختلف NaCl نشان نمی‌دهد. رابطه معکوسی بین سطوح منتون و پولگون در مسیرهای بیوسنتزی وجود دارد (گرسنزون^۴ و همکاران، ۱۹۸۹). افزایش در مقدار پولگون و کاهش در منتون در گیاه *Mentha suaveolens* کشت شده تحت تیمار شوری با نتایج به دست آمده از تحقیقات کری باروئوی^۵ و همکاران (۲۰۰۹) در گیاه پونه معطر منطبق می‌باشد. انباشته شدن پولگون ممکن است با کاهش سطح mRNA پولگون ردوکتاز که مرتبط با کاهش آنزیم پولگون ردوکتاز^۶ که مسئول برای کاهش پولگون به منتون است در ارتباط می‌باشد (محمود و کروتو^۷، ۲۰۰۳).

۲-۲۶ تأثیر تنش شوری بر روی آکالوئیدها

آکالوئیدهای مورفین و سنگوئینارین در گونه‌های مختلف جنس خشخاش سبب شده است

1. Pulegone
2. Menthone
3. Isomenthone
4. Gershenzon
5. Karray- Bouraoui
6. Pulegone reductase
7. Mahmoud & Croteau

که این گیاهان به یکی از مهم‌ترین و با ارزش‌ترین گیاهان در صنعت داروسازی تبدیل شوند (مهرآفرین و همکاران، ۱۳۹۰). نتایج احمدی و داوود نیا (۱۳۹۵) نشان داد که، نوع تنش اثر معنی‌داری بر محتوی آلکالوئید کل در گیاه خشخاش داشت. به‌طوری که مقادیر این صفات در پاسخ به تنش‌ها افزایش یافت. طبق نتایج، *P.somniferum* می‌تواند با کمترین کاهش در خصوصیات مورفولوژیکی، مقدار بالایی از آلکالوئیدها را تولید کند. همچنین نشان داده شد که، تنش شوری و گونه اثر معنی‌داری روی بیان ژن‌های مذکور داشتند. تنش شوری سبب افزایش بیان ژن‌ها گردیدند. به‌طور کلی بیان ژن‌ها در ریشه همه گونه‌ها بالاتر از مقدار آن در برگ‌ها بود. براساس نتایج، بیشترین بیان ژن‌های DIOX2، BBE1 و DBOX در بافت برگ در تنش شوری در گونه *P. Bracteatum* بود و ژن‌های مذکور در دو گونه *P.somniferum* و *P.Bracteatum* بالاترین مقدار بیان را نسبت به گونه‌های دیگر داشتند.

عبدول جلیل و همکاران (۲۰۰۷) گزارش نمودند که محتوای ایندول آلکالوئید در تیمارهای ترکیبی و انفرادی NaCl و $CaCl_2$ در مقایسه با گیاهان کنترل در گیاه پریوش افزایش یافته است. بالاترین میزان آلکالوئید انباشته شده در گیاهان تحت تیمار با NaCl به دست آمد. میزان آلکالوئید کل در ساقه و ریشه *C.roseus* تحت تنش اکسیداتیو ناشی از هر دو تیمار NaCl، $CaCl_2$ و ترکیب آن‌ها به‌طور قابل توجهی افزایش یافت. محتوای آلکالوئیدها در گیاه پریوش توسط تیمارهای منفرد، مانند مرحله رشد گیاه، تنش شوری و کود نیترات تحت تأثیر قرار می‌گیرد (میسرا و گوپتا^۱، ۲۰۰۶).

فابریکی اورنگ و مهرآباد پوربناب (۱۳۹۵) گزارش نمودند که تحت تنش شوری میزان جذب ۰/۱۶ و میزان آلکالوئید نسبت به شرایط عدم تنش ۰/۱۲ درصد به ترتیب ۳۳ و ۴۴٪ در گیاه مرزه تابستانه افزایش داشته است، هرچند که افزایش میزان آلکالوئید طی تنش شوری کمتر بوده و در مقایسه با تنش خشکی شدید در کلاس آماری پایین‌تری قرار گرفت. نظم‌آبادی و همکاران (۱۳۹۰) آلکالوئید در گیاه پریوش تحت تأثیر تنش‌های محیطی مانند تنش شوری، قرار می‌گیرد. همچنین بیان نمودند که تنش شوری می‌تواند سبب افزایش تولید آلکالوئید شود.

فهرست منابع

ابراهیم‌پور، ف.، سلطانلو، ح.، رمضان‌پور، س و بنی‌کمالی، م. ۱۳۹۴. ارزیابی بیان ژن سینامیل‌الکل دهیدروژناز در پاسخ به تنش شوری در بافت ریشه گیاه نعناع فلفلی. همایش گیاهان دارویی و داروهای گیاهی.

احمدی، ج و داودنیا، ب. ۱۳۹۵. بررسی الگوی بیان ژن‌های مسیر سنتزی سنگوئینارین در گیاه خشخاش تحت شرایط تنش خشکی و شوری. دانشگاه بین‌المللی امام خمینی (ره). پایان نامه.

ارچنگی، آ و خدامباشی، م. ۱۳۹۳. تأثیر تنش شوری بر خصوصیات مورفولوژیک، میزان اسانس و انباشت یونی در گیاه ریحان (*Ocimum basilicum*) تحت شرایط کشت هیدروپونیک. علوم و فنون کشت‌های گلخانه‌ای. ۵ (۱۷): ۱۳۸-۱۲۵.

آرویی، ح. ۱۳۷۹. تأثیر آماده‌سازی بذر، تنش شوری و تغذیه ازت بر برخی صفات کمی و کیفی کدوی تخمه‌کاغذی. پایان‌نامه دکتری، رشته علوم باغبانی، دانشکده کشاورزی دانشگاه تربیت مدرس.

باقری‌فرد، ا و حمید اوغلی، ی. ۱۳۹۴. تأثیر آب شور مغناطیس شده بر میزان جذب سدیم و پتاسیم در برگ کنگرفرنگی (*Cynara scolymus L.*). مجله علمی پژوهشی اکوفیزیولوژی گیاهی. ۷ (۲۳).

بخشنده، ع. م. ۱۳۹۱. جزوه درسی فیزیولوژی تنش‌های محیطی. دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان.

برزگر، ا. ب. ۱۳۸۷. بررسی تأثیر تنش‌های شوری و خشکی بر تحریک جوانه‌زنی در گیاه زوفا (*Hyssopus officinalis L.*). فصلنامه علمی-پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۲۴ (۴): ۵۰۵-۴۹۹.

بهاری ساروی، س. ح.، پیردشتی، ه و یعقوبیان، ی. ۱۳۹۶. واکنش پارامترهای فلورسانس کلروفیل فیزیولوژیک گیاه ریحان (*Ocimum basilicum L.*) به کاربرد

باکتری‌های افزایشنده رشد (PGPR) تحت تنش شوری. فرآیند و کارکرد گیاهی. ۶ (۱۹).

جوکار تنگ‌کرمی، م.، قنبری، ا و مرادی، ف. ۱۳۹۵. ارزیابی تأثیر تنش شوری بر فعالیت برخی آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در گیاهچه‌های حاصل از بذر پرایم شده ماریتیغال (*Silybum marianum*). مجله علوم و تحقیقات بذر ایران. ۳ (۳): ۲۱-۱۱.

خراسانی‌نژاد، س.، سلطانلو، ح.، هادیان، ج و آتشی، ص. ۱۳۹۵. اثر تنش شوری بر برخی خصوصیات ظاهری، کمی و کیفی اسانس در گیاه اسطوخودوس (*Lavandula angustifolia* Miller). نشریه علوم باغبانی (علوم و صنایع کشاورزی). ۳۰ (۲): ۲۱۶-۲۰۹.

خمري، ع.، سارانی، ش. ۱ و دهمرده، م. ۱۳۸۶. بررسی تأثیر شوری بر جوانه‌زنی بذر و رشد گیاهچه در شش گونه گیاه دارویی، فصلنامه علمی- پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۲۳ (۳): ۳۳۹-۳۳۱.

دلاوری پاریزی، م.، باقی‌زاده، ا.، انتشاری، ش و منوچهری کلانتری، خ. ۱۳۹۱. مطالعه تأثیر سالیسیلیک اسید بر مقاومت و القای تنش اکسیداتیو در گیاه ریحان سبز (*Ocimum basilicum* L.). زیست‌شناسی گیاهی، ۴ (۱۲): ۳۶-۲۵.

رضایت‌مند، ز.، خاوری‌نژاد، ر. ع و اصغری، غ. ر. ۱۳۹۲. اثر سالیسیلیک اسید بر برخی شاخص‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی گیاه درمنه کوهی (*Artemisia aucheri* Boiss.). زیست‌شناسی گیاهی. ۵ (۱۶): ۷۰.

رضوی‌زاده، ر و محققیان، ن. ۱۳۹۴. بررسی تغییرات فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و متابولیت‌های ثانویه گیاهچه‌های آویشن (*Thymus vulgaris*) تحت تنش شوری در شرایط کشت درون‌شیشه. زیست‌شناسی گیاهی ایران، ۷ (۲۶): ۵۸-۴۱.

سلامی، م. ر.، صفرنژاد، ع و حمیدی، ح. ۱۳۸۵. اثر تنش شوری بر خصوصیات مورفولوژی زیره سبز و سنبل‌الطیب. مجله پژوهش و سازندگی. (۷۲): ۸۲-۷۷.

سلیمی، ا.، خانپور، ا و روشن، و. ۱۳۹۵. اثر تنش شوری بر میزان و ترکیب اجزاء اسانس و خواص آنتی‌اکسیدانی گیاه بومادران (*Achillea millefolium* L.). دوماهنما

علمی- پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۶ (۳۲): ۹۵۷-۹۴۸.

سلیمی، ف.، شکاری، ف.، عظمی، م. ح و زنگانی، ا. ۱۳۹۰. نقش متیل جاسمونات در بهبود مقاومت به شوری از طریق تأثیر بر برخی خصوصیات فیزیولوژیک در گیاه بابونه آلمانی (*Matricaria chamomilla* L.). فصلنامه علمی- پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۲۷ (۴): ۷۱۱-۷۰۰.

سیدعلیخانی، ن.، پازکی، ع. ر و صادقی‌پور، ا. ۱۳۹۵. مطالعه تأثیر اسیدسالیسیلیک و جاسمونیک بر میزان فعالیت‌های بیومارکرهای تخریبی در گیاه دارویی آرتیشو (*Cynara scolymus* L.) تحت تنش شوری. چهارمین کنفرانس بین‌المللی پژوهش در علوم و تکنولوژی. ۷ مردادماه. سن‌پترزبورگ روسیه.

عسکری، ح. ۱۳۸۶. آنالیز مولکولی پاسخ گیاه *Suaeda aegyptiaca* به شوری. پایان نامه دکتری. دانشگاه فردوسی مشهد.

فابریکی اورنگ، ص و مهرآباد پوربناب، ث. ۱۳۹۵. بررسی اثر تنش خشکی و شوری بر خصوصیات مورفولوژیکی و بیوشیمیایی گیاه دارویی مرزه (*Satureja hortensis* L.). فصلنامه اکوفیتوشیمی گیاهان دارویی. ۴ (۳): ۳۵-۲۳.

فرزانه، ا.، غنی، ع و عزیزی ارانی، م. ۱۳۸۹. تأثیر تنش آبی بر خصوصیات ظاهری، عملکرد و درصد اسانس در گیاه ریحان رقم (کشکنی لولو). مجله پژوهش‌های تولید گیاهی. ۱: ۱۱۱-۱۰۳.

قادری‌فر، ف.، اکبرپور، و.، خاوری، ف و احتشام‌نیا، ع. ۱۳۹۰. تعیین آستانه تحمل به شوری در مرحله جوانه‌زنی در شش گیاه دارویی. مجله پژوهش‌های تولید گیاهی. ۱۸ (۴).

قربانلی، م.، احمدی، ف.، منفرد، ا و بخشی‌خانکی، غ. ح. ۱۳۹۱. اثر تنش شوری و برهم کنش آن با آسکوربات بر میزان فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز، چهار هفته بعد از جوانه‌زنی (*Cuminum cyminum* L.) پرولین و مالون‌دی‌آلدهید در گیاه زیره سبز. فصلنامه علمی- پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۲۸ (۱): ۱۴-۲۷.

کافی، م. ۱۳۸۷. کشاورزی شورزیست و ضرورت اجرای آن در کشور. دهمین کنگره زراعت و اصلاح نباتات ایران. ۲۸ مردادماه-کرج. ۱۶۲-۱۳۷ صص.

کافی، م.، برزویی، ا.، صالحی، م.، کمندی، ع.، معصومی، ع و نباتی، ج. ۱۳۹۳. فیزیولوژی تنش های محیطی در علوم زراعی. ۵۰۴ ص.

کرامتی، س.، پیردشتی، ه.، بابایی زاد، و و دهستانی، ع. ۱۳۹۶. ارزیابی اثر همزیستی قارچ پیریفورموسپورا ایندیکا و کاربرد پاکلوبوترازول بر ویژگی های رشدی گیاه ریحان (*Ocimum basilicum* L.) در واکنش به تنش شوری. نشریه پژوهش های تولید گیاهی. ۲۴ (۲).

گوهری، غ. ر.، حسن پور اقدم، م. ب.، دادپور، م. ر و شیردل، م. ۱۳۹۲. تأثیر محلول پاشی سطوح مختلف روی بر ویژگی های رشدی و عملکرد اسانس ریحان در شرایط تنش شوری (*Ocimum basilicum* L.). ۴ (۱۵): ۲۳-۱۵.

مجللی، ح. ۱۳۷۳. خاک های شور و سدیمی (اصول-دینامیک-مدل سازی). مرکز نشر دانشگاهی.

مرآتی، م. ج.، نیکنام، و.، حسن پور، ح و میرمعصومی، م. ۱۳۹۴. مقایسه تأثیر تنش شوری بر رشد و پاسخ های آنتی اکسیدانی در اندام های مختلف گیاه پونه معطر (*Mentha pulegium* L.). مجله پژوهش گیاهی ایران، زیست شناسی ایران. ۲۸ (۵): ۱۱۰۷-۱۰۹۷.

مکی زاده تفتی، م.، توکل افشاری، ر.، مجنون حسینی، ن و نقدی بادی، ح. ع. ۱۳۸۷. بررسی تحمل به شوری و میزان جذب املاح گیاه گاوزبان (*Borago officinalis* L.). فصلنامه علمی-پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۲۴ (۳): ۲۶۲-۲۵۳.

مهرآفرین، ع.، قوامی، ن.، نقدی بادی، ح. ع و قادری، ا. ۱۳۹۰. آلکالوئید تريگونلین، یک متابولیت دارویی ارزشمند گیاهی. فصلنامه گیاهان دارویی. ۱۱ (۸): ۲۹-۱۳.

نظم آبادی، م.، امیرجانی، م. ر و مهدیه، م. ۱۳۹۰. ارزیابی اثرات تنش شوری بر برخی از خصوصیات فیزیولوژیکی و میزان آلکالوئید در گیاه پریوش (*Catharanthus roseus*).

وزارت علوم، تحقیقات و فناوری. دانشگاه اراک. دانشکده علوم. پایان نامه.

وطن‌خواه، ا.، کلانتری، ب. و عندلیبی، ب. ۱۳۹۶. اثر متیل جاسمونات و تنش شوری بر ویژگی‌های فیزیولوژیکی و فیتوشیمیایی گیاه نعناع فلفلی (*Mentha piperita* L.). دوماهنامه علمی- پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۳۳ (۳): ۴۴۹-۴۶۵.

Abdel-Mawly, S. E and Zanouny, I. 2004. Response of sugarbeet (*Beta Vulgaris*, L.) to potasium applicant and irrigation with saline water. Assiut University Bulletin for Environmental Researches. 7: 123-129.

Abdul Jaleel, C., Manivannan, P., Sankar, B., Kishorekumar, A and Rajaram Panneerselvam, C. R. 2007. Calcium chloride effects on salinity-induced oxidative stress, proline metabolism and indole alkaloid accumulation in *Catharanthus roseus*. Biologies. 330: 674-683.

Aghaei, K and Komatsu, S. 2013. Crop and medicinal plants proteomics in response to salt stress. Review article Front. Plant Science. 31 January.

Ahmad Ansari, F and Ahmad, I. 2018. Plant growth promoting attributes and alleviation of salinity stress to wheat by biofilm forming *Brevibacterium* sp. FAB3 isolated from rhizospheric soil. Saudi Journal of Biological Sciences. X:X-XX

Akbudak, M. A., Filiz, E. 2018. Genome-wide analyses of ATP sulfurylase (ATPS) genes in higher plants and expression profiles in sorghum (*Sorghum bicolor*) under cadmium and salinity stresses. Genomics.

Albersheim, P., An, J., Freshour, G., Fuller, M. S., Guillen, R., Ham, K. S and Hahn, M. G. 1994. Huang, J., O'Neill, M., Whitcombe, A., Williams, M. V., York, W. S., & Darvill, A. Structure and functions studies of plant cell wall polysaccharides. Biochemical Society Transactions. 22: 374-378.

Almeida, D. M., Oliveira, M. M., and Saibo, N. J. 2017. Regulation of Na⁺ and K⁺ homeostasis in plants: towards improved salt stress tolerance in crop plants.

Anagnostopoulou, M. A., Kefalas, P., Papageorgiou, V. P., Assimopoulou, A. N and Boskou, D. 2006. Radical scavenging activity of various extracts

and fractions of sweet orange peel (*Citrus sinensis*). Food Chemistry. 94(1): 19-25.

Apse, M. P., Aharon, G. S., Snedden, W. A and Blumwald, E. 1999. Salt tolerance conferred by over expression of vacuolar Na^+/H^+ antiport in *Arabidopsis* Science. 285: 1256-1258.

Aqueel Ahmad, M. S. Javed, F and Ashraf, M. 2007. Role of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. Environmental and Experimental Botany. 59(2): 206-216.

Aquino, R. S., Grativol, C and Mourao, P. A. S. 2011. Rising from the sea: Correlations between sulfated polysaccharides and salinity in plants. PLoS ONE. 6(4): 1–7.

Ashraf, M and Orooj, A. 2006. Salt stress effects on growth, ion accumulation and seed oil concentration in an arid zone traditional medicinal plant ajwain (*Trachyspermum ammi* [L.] Sprague). Journal of Arid Environment. 64(2): 209-220.

Ashraf, M., Nawazish, S. H and Athar, H. U. R. 2007. Are chlorophyll fluorescence and photosynthetic capacity potential physiological determinants of drought tolerance in Maize (*Zea Mays* L.). Pakistan Journal of Botany. 39(4): 1123-1131.

Azevedo Neto, D., Prisco, J., Eneas, J., De Abreu, C and Gomes, E. 2006. Effect of salt stress on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of salt-tolerant and salt-sensitive maize genotypes. Environmental and Experimental Botany. 56: 87-94.

Aziz, E. E., Al-Amir, A and Craker, L. E. 2008. Influence of salt stress on growth and essential oil production in peppermint, pennyroyal, and apple mint. J. Herbs Spices Med. Plants. 14: 77–87.

Baghalian, K., Haghiri, A., Naghavi, M. R and Mohammadi, A. 2008. Effect of saline irrigation water on agronomical and phytochemical characters of chamomile (*Matricaria recutita* L.). Scientia Horticulturae. 116: 437–441.

Baker, N. R. 1991. Possible role of photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis. Plant Journal. 81: 563-570.

Ball, M. C and Anderson, J. M. 1986. Sensitivity of Photosystem II to

NaCl in Relation to Salinity Tolerance of the Salt Tolerant Mangrove, *Avicennia marina*, and the Salt Sensitive Pea, *Pisum sativum*. Australian Journal of Plant Physiology. 13: 689-699.

Ball, M. C and Farquhar, G. D. 1984. Photosynthetic and Stomatal Responses of Two Mangrove Species *Avicennia marina* and *Sonneratia caseolaris* to Long-Term Salinity and Humidity Conditions. Plant Physiology. 74: 1-6.

Baoshan, C., Qiang, H and Xinsheng, Z. 2008. Ecological thresholds of *Suaeda salsa* to the environmental gradients of water table depth and soil salinity. Acta ecologica sinica. 28: 1408-1418.

Barbieri, G., Vallone, S., Orsini, F., Paradiso, R., De Pascale, S., Negre-Zakharov, F and Maggio, A. 2012. Stomatal density and metabolic determinants mediate salt stress adaptation and water use efficiency in basil (*Ocimum basilicum* L.). Journal of Plant Physiology. 169:1737-1746.

Barkla, B. G., Zingarelli, L., Blumwald, E and Smith, G. A. C. 1995. Tonoplast Na^+/H^+ antiport activity and amount in tonoplast-enriched membrane Vesicles isolated from sunflower roots. plant Physiology. 97:259-268.

Barkla, B. J and Pantoja, O. 1996. Physiology of ion transport of higher plants. Annual Review of Plant physiology and Plant Molecular Biology. 47: 159-174.

Basra, A. S and Basra, R. K. 1997. Mechanism of environmental stress resistance in plants. Hawood Academic Publishers.

Belaqziz, R., Romane, A and Abbad, A. 2009. Salt stress effects on germination, growth and essential oil content of an endemic thyme species in Morocco (*Thymus maroccanus* Ball.). Journal of Applied Science and Research. 5(7): 858-863.

Ben Taarit, M. K., Msaada, K., Hosni, K and Marzouk, B. 2010. Changes in fatty acid and essential oil composition of sage (*Salvia officinalis* L.) leaves under NaCl stress. Food Chemistry. 9 (3): 951-956.

Bennici, A and Tani, C. 2009. Ultrastructural effects of salinity in *Nicotiana bigelovii* var. *bifelovii* callus cells and *Allium cepa* roots. Caryologia. 62(2): 124-133.

Bernstein, N., Kravchik, M and Dudai, N. 2009. Salinity-induced changes

in essential oil, pigments and salts accumulation in sweet basil (*Osimum basilicum*) in relation to alteration of morphological development. *Annals of Applied Biology*. 156(2): 167-177.

Binzel, M. L. 1995. NaCl- induced accumulation of tonoplast and plasma membrane H^+ -ATPase in tomato. *Physiologia Plantarum*. 94: 722-728.

Binzel, M. L., Hess, F. D., Bressan, R. A and Hasegawa, P. M. 1988. Intracellular compartmentation of ions in salt adapted tobacco cells. *Plant Physiology*. 86: 607-614.

Blumwald, E. 2000. Sodium transport and salt tolerance in plants. *Current Opinion in Cell Biology*. 12: 431-434.

Blumwald, E., Aharon, G. S and Apse, M. P. 2000. Sodium transport in plant cells. *Biochim Biophys Acta*. 1465: 145-151.

Bosnic, P., Bosnic, D., Jasnic, J., Nikolic, M. 2018. Silicon mediates sodium transport and partitioning in maize under moderate salt stress. *Environmental and Experimental Botany*. 155:681-687.

Boyer, J. S. 1987. Hydraulics, wall extensibility and wall proteins. In: *Physiology of Cell Expansion during Plant Growth*. Proc. Second Annual Penn. State Symposium in Plant Physiology. Penn. State University. PP: 109-121.

Braun, Y. N. H., Hassidini, L and Reinhold, L. 1986. Studies on H^+ translocating ATPases in plants of varying resistance to salinity. *Plant Physiology*. 81: 1050-1056.

Brett, C and Waldron, K. 1990. *Physiology and biochemistry of plant cell walls*. London: Springer.

Burbott, A. J and Loomis, D. 1969. Evidence for metabolic turnover monoterpene in peppermint. *Plant Physiology*. 44: 173-179.

Burton, R. A., Gidley, M. J and Fincher, G. B. 2010. Heterogeneity in the chemistry. 551 structure and function of plant cell walls. *Nature Chemical Biology*. 5: 724-732.

Carillo, P., Annunziata, M. G., Pontecorvo, G., Fuggi, A and Woodrow, P. 2011. Salinity stress and salt tolerance. In A. Shanker & B. Venkateswarlu (Ed.) *Abiotic stress in plants – Mechanisms and adaptations*. Pp: 21-38.

Carpita, N. C and Gibeaut, D. M. 1993. Structural models of primary cell walls in flow-ering plants: Consistency of molecular structure with the physical properties of the walls during growth. *Plant Journal*. 3: 1–30.

Carpita, N. C. 1996. Structure and biogenesis of the cell walls of grasses. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 47: 445–476.

Casano, L. M., ZapataMartine, J. M and Sabafer, M. B. 2000. Choloro respiration and poising of cyclic electron transport. Plastoquinone as electron transporter between thylakoid NADH dehydrogenase and peroxidase. *Journal of Biological Chemistry*. 275: 942-948.

Chapman, M. 1968. Vegetation under saline conditions. In: H. Buyko (ed). *Saline irrigation for agricultural and forestry*. Dr. W. Junk Publisher. The Hague. PP: 210-216.

Charles, D. J., Joly, R. J and Simon, J. E. 1990. Effect of osmotic stress on the essential oil content and composition of peppermint. *Phytochemistry*. 29: 2837-2840.

Chartzoulakis, K. S., Therios, I. N., Misopolinos, N. D and Noitsakis, B. I. 1995. Growth, Ion Content and Photosynthetic Performance of Salt-stressed Kivi Fruit Plants. *Irrigation Science*. 16: 23-28.

Chen, A. P., Wang, G. L., Qu, Z. L., Lu, C. X., Liu, N and Wang, F. 2007. Ectopic expression of ThCYP1, a stressresponsive cyclophilin gene from *Thellungiella halophila*, confers salt tolerance in fission yeast and tobacco cells. *Plant Cell Reports*. 26: 237-245.

Chen, J., Xiong, D. Y., Wang, W. H., Hu, W., Simon, M., Xiao, Q., Chen, J., Wu Liu, T., Liu, X and Zheng, H. L. 2013. Nitric Oxide Mediates Root K^+/Na^+ Balance in a Mangrove Plant, *Kandelia obovata*, by Enhancing the Expression of AKT1-Type K^+ Channel and Na^+/H^+ Antiporter under High Salinity. *Plos one journal*. 8:1-11.

Cheng, H. T., Liu, X. Q., Zhang, H. M., Yuan, X. X., GU, H. P., CU, X. Y and Chen, X. 2018. Advances in salinity tolerance of soybean: Genetic diversity, heredity, and gene identification contribute to improving salinity tolerance. *Journal of Integrative Agriculture*. 17: 2215-2221.

Cheng, Y. E., Dong, M. Y., Fan, X. W., Nong, L. L and Li, Y. Z. A. 2018. Study on cassava tolerance to and growth responses under salt stress.

Environmental and Experimental Botany. 155:429-440.

Comba, M. E., Benavides, M. P., Tomaro, M. L. 1998. Effect of salt stress on antioxidant defence system in soybean root nodules. Australian Journal of Plant Physiology. 25: 665-671.

Cramer, G. R and Bowman, D. C. 1991. Kinetics of maize leaf elongation. I. Increased yield threshold limits short-term elongation rates after exposure to salinity. Journal of Experimental Botany. 42: 1417-1426.

Cramer, G. R., Schmidt, C. L and Bidart, C. 2001. Analysis of cell wall hardening and cell wall enzymes.

Dash, M and Panda, S. K. 2001. Salt stress induced changes in growth and enzyme activities in germination *Phaseolus mungo* seeds. Biologia Plantarum. 44(4): 587-589.

De Herralde, F., Biel, C., Save, R., Morales, M. A., Torrecillas, A and Alarcon, J. J. 1998. Effect of Water And Salt Stresses on the Growth. Gas Exchange and Water Relations in *Argyranthemum Coronopifolium* Plants. Crop Science. 139: 9-17.

Dewir, Y. H., Chakrabarty, D., Ali, M. B., Hahn, E. J and Paek, K. Y. 2006. Lipid peroxidation and antioxidant enzyme activities of *Euphorbia millii* hyperhydric shoots. Journal Environmental and Experimental Botany. 58: 93-99.

Dijkman, N. A and Kroon, R. M. A. 2002. Indications for chloro respiration in relation to light regim in the marine diatom *Thalassiosira weissflog* II. Photochemistry and photobiology. 66: 179-187.

Dimas, C., Demetzos, C., Marsellos, M., Sotiriadou, R., Malamas, M and Kokkinopoulos, D. 1998. Cytotoxic activity of labdane type diterpenes against human leukemic cell lines in vitro. Planta Medica. 64: 208-211.

Dinha, S. N., Tun Sai, T. Z., Ghazala, N., Kwanuk, L and Hunseung, K. 2016. Abiotic stresses affect differently the intron splicing and expression of chloroplast genes in coffee plants (*Coffea arabica*) and rice (*Oryza sativa*). Journal of Plant Physiology. 20: 85-94.

Dionisio-Sese, M. L and Tobita, S. 1998. Antioxidant response of rice seedlings to salinity stress. Plant Science. 135: 1-9.

Doblin, M. S., Pettolino, F and Bacic, A. 2010. Plant cell walls: The

skeleton of the plant world. *Functional Plant Biology*. 37: 357–381.

Dow, A. I., Cline, T. A and Horning, E. V. 1981. Salt tolerance studies on irrigated mint. *Bull. Agr. Center, Washington State University. Pullman*. No: 906.

Dzung, N. A., Khanh, V. T. P and Dzung, T.T. 2011. Research on impact of chitosan oligomers on biophysical characteristics, growth, development and drought resistance of coffee, *Carbohydrate Polymer*. 84: 751–755.

El-keltawi, N. E and Croteau, R. 1987. Salinity depression of growth and essential oil formation in spearmint and marjoram and its reversal by foliar applied cytokinin. *Phytochemical*. 26: 1333–1334.

Emami Bistgani, Z., Hashemi, M., Docosta, M and Morshedloo, M. 2018. Effect of salt stress on physiological characteristics, total phenol, phenolic compounds and antioxidant activity of *Thymus vulgaris* L. and *Thymus daenensis* Celak. *Industrial crop and products*.

Epstein, E. 1999. Silicon. *Annuals Review Plant Physiology, Plant Molecular Biology*. 50: 641-664.

Fan, H., Xu, Y., Du, C and Wu, X. 2015. Phloem sap proteome studied by iTRAQ provides integrated insight into salinity response mechanisms in cucumber plants. *Journal of Proteomics*. 125:54-67.

Fedina, I., Georgieva, K., Velitchkova, M and Grigorova, I. 2006. Effect of pretreatment of barley seedlings with different salts on the level of UV-B induced and UV-B absorbing compounds. *Environmental and Experimental Botany*. 56: 225–230.

Fei, G., YiJun, Z., LingYun, H., DaCheng, H and GenFa, Z. 2008. Proteomic analysis of long-term salinity stress responsive proteins in *Thellungiella halophila* leaves. *Chinese Science Bulletin*. 53(22): 3530-3537.

Flowers, T. J and Flowers, S. A. 2005. Why does salinity pose such a difficult problem for plant breeders? *Agricultural Water Management*. 78: 15-24.

Flowers, T. J and Yeo, A. R. 1995. Breeding for salinity resistance in crop plants: where next. *Australian Journal of Plant Physiology*. 22: 875-884.

Flowers, T. J., Hajibagheri, M. A and Yeo, A. R. 1996. Ion accumulation in the cell walls of rice plants growing under saline conditions: evidence for

the Oertli hypothesis. *Plant Cell & Environment*. 14: 319–325.

Flowers, T. J., Hajibagheri, M. A and Clipson, N. J. W. 1986. Halophytes. *The Quarterly Review of Biology*. 61: 313-337.

Flowers, T. J., Hajibagheri, M. A and Yeo, A. R. 1991. Ion accumulation in the cell walls of rice plants growing under saline conditions: evidence for the Oertli hypothesis. *Plant Cell & Environment*. 14: 319–325.

Gaxolia, R., delarrinoa, F. I., Villabaand, J. M and Serrano, R. 1992. A novel and conserved salt induced proteins important determinant of salt tolerance in yeast. *EMBO Journal*. 11: 3157-3164.

Gershenzon, J., Maffei, M and Croteau, R. 1989. Biochemical and histochemical local-ization of monoterpene biosynthesis in the glandular trichomes of spearmint (*Mentha spicata*). *Plant Physiology*. 89: 1351–1357.

Gilmour, D. J., Hipkins, F and Boney, A. D. 1984. The effect of osmotic and Ionic stress on the primary processes of photosynthesis in *Dunaliella tertiolecta*. *Journal of Experimental Botany*. 35: 18-27.

Giorgi, A., Mingozi, M., Madeo, M., Speranza, G and Cocucci, M. 2009. Effect of nitrogen starvation on the phenolic metabolism and antioxidant properties of yarrow (*Achillea collina* Becker ex Rchb.). *Food Chemistry*. 114(1): 204–211.

Greenway, H and Munns, R. 1980. Mechanism of salt tolerance in non-halophytes. *Annual Review of Plant physiology*. 31: 149-190.

Gudi, L., Mori, S., Innocenti, E. D and pecchia, S. 2007. Effect of ozone exposure fungal pathogen on white lupin leaves as determined by imaging of chlorophyll a fluorescence. *Plant physiology and Biochemistry*. 45: 851-857.

Hajheidari, M., Abdollahian-Noghabi, M and Askari, H. 2005. Pro- teome analysis of sugarbeet leaves under droughtstress. *Proteomics*. 5: 950–960.

Hali well, B and Gutteridge, J. M. C. 1986. Oxygen free radicals and iron in relation to biology and medicine: some problems and concepts. *Arch Biochem Biophys*. 246: 501-514.

Hasegawa, P. M. 2013. Sodium (Na⁺) homeostasis and salt tolerance of plants. *Environmental and Experimental Botany*. 92: 19-31.

Hasegawa, P., Bressan, R. A., Zhu, J. K and Bohnert, H. J. 2000. Plant cellular and molecular responses to high salinity. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. 51: 463–499.

He, Y., Yu, Chenliang, Zhou, L., Chen, Y., Liu, A., Jin, J., Yanhua, H and Jiang, D. 2014. Rubisco decrease is involved in chloroplast protrusion and Rubisco-containing body formation in soybean (*Glycine max.*) under salt stress. Plant Physiology and Biochemistry. 74:118-124.

Hendawy, S. F and Khalid, K. A. 2005. Response of sage *Salvia officinalis* L. plants to zinc application under different salinity levels. Journal of Applied Sciences Research. 1(2): 147-155.

Herman, C., Chlaerle, L., Rodriguez, R. M., Vander Straeten, D., Strasser, R. J and Delhaye, J. P. 2001. Biosensing method to assess environmental stress encountered by sugar beet. Proceedings of the 64 th IIRB congress. 419-423.

Horton, P., Ruban, A. V and water, R. G. 1991. Regulation of light harvesting green plants. Annu. Rev. Plant physiol. Plant Molecular Biology. 47: 655-684.

Hu, Y and Schmidhalter, U. 2004. Limitation of salt stress to plant growth. In: Plant Toxicology Hock, B. and E. F. Elstner (eds) Marcel Dekker. New York. PP: 191–224

Husain, S., von Caemmerer, S and Munns, R. 2004. Control of salt transport from roots to shoots of wheat in saline soil. Function. Plant Biology. 31: 1115-112.

Inan, G., Zhang, Q., Li, P., Wang, Z., Cao, Z., Zhang, H., Zhang, C., Quist, T. M., Goodwin, S. M., Zhu, J., Shi, H., Damsze, B., Charbaji, T., Gong, Q., Ma, S., Fredricksen, M., Galbraith, D. W., Jenks, M. A., Rhodes, D., Hasagawa, P. M., Bohnert, H. J., Joly, R. J., Bressan, R. A and Zhu, J. K. 2004. Salt stress. A halophyte and cryophyte Arabidopsis relative model system and its applicability to molecular genetic analysis of growth and development of extremophiles. Plant Physiology. 135: 1718-1737.

Jaimand, K and Rezaei, M. B. 2001. Essential oil and essential oil device. Researches of Medicinal and Aromatic Plants. 9: 1-161.

Jaleel, C. A., Gopi, R., Kishorekumar, A., Manivannan, P., Sankar, B and Panneerselvam, R. 2008. Interactive effects of triadimefon and salt stress on

antioxidative status and ajmalicine accumulation in *Catharanthus roseus*. *Acta Physiologiae Plantarum*. 30: 287–292.

Janicka-Russak, M and Kłobus, G. 2007. Modification of plasma membrane and vacuolar H⁺-ATPase in response to NaCl and ABA. *Journal of Plant Physiology*. 164: 295-302.

Jia, C., Zhang, K., Zhang, D., Yu, Q and Li, M. 2018. Roles of VPH2 and VMA6 in localization of V-ATPase subunits, cell wall functions and filamentous development in *Candida albicans*. *Fungal Genetics and Biology*. 114:1-11.

Jia, J., Huang, C., Junhong, B., Zhang, G., Zhao, Q and Wen, X. 2017. Effects of drought and salt stresses on growth characteristics of Euphalophyte *Suaeda salsa* in coastal wetlands. *Physics and Chemistry of the Earth*. 16:30151-6

Kacurakova, M., Capek, P., Sasinkova, V., Wellner, N and Ebringerova, A. 2000. FT-IR study of plant cell wall model compounds: Pectic polysaccharides and hemicelluloses. *Carbohydrate Polymers*. 43: 195–203.

Kalaji, H. M., Govidjee, K., Bosa, J., Koscienniak and Zak-Golaszewska, K. 2010. Effects of salt stress on photosystem II efficiency and CO₂ assimilation of two Syrian barley landrace. *Journal of Experimental Botany*. 73: 64-72.

Kalampanayil, B and Wimmers, L. 2001. Identification and characterization of a salt stressed- induced plasma membrane H⁺-ATPase in tomato. *Journal of Experimental Botany*. 24: 999-1005.

Kang Zhu, J. 2003. Regulation of ion homeostasis under salt stress. *Plant Biology*. 6: 441-445.

Karray-Bouraoui, N., Rabhi, M., Neffati, M., Baldan, B., Ranieri, A., Marzouk, B., Lachaal, M and Smaoui, A. 2009. Salt effect on yield and composition of shoot essential oil and trichome morphology and density on leaves of *Mentha pulegium*. *Industrial Crops and Products*. 30: 338–343.

Kasrati, A., Jamali, C. A., Bekkouche, K., Wohlmuth, H., Leach, D and Abbas, A. 2014. Plant growth, mineral nutrition and volatile oil composition of *Mentha suaveolens* subsp. timija (Briq.) Hareley cultivated under salt stress. *Industrial Crops and Products*. 59: 80-84.

Khalid, A., Khalida, and Jaime, A. 2010. Yield, essential oil and pigment content of *Calendula officinalis* L. flower heads cultivated under salt stress conditions. Teixeira da Silva Scientia Horticulturae. 126: 297–305.

Khalid, K. H and Cai, W. 2011. The effects of mannitol and salinity stresses on growth and biochemical accumulations in lemon balm. Acta Ecologica Sinica. 31: 112–120.

Khan, M. A., Gul, B and Weber, D. J. 2000. Germination response to *Salicornia rubra* to temperature and salinity. Journal of Arid Environments. 45: 207-214.

Khorasaninejad, S., Mousavi, A., Soltanloo, H., Hemmati, K and Khalighi, A. 2010. The Effect of salinity stress on growth parameters, essential oil yield and constituent of Peppermint (*Mentha piperita* L.). World Applied Sciences Journal. 11 (11): 1403-1407.

Kim, H. J., Chen, F., Wang, X and Choi, J. H. 2006. Effect of methyl jasmonate on phenolics, isothiocyanate, and metabolic enzymes in radish. Journal of Agricultural and Food Chemistry. 54: 7263–7269.

Kirst, G. O. 1989. Salinity tolerance of eukaryotic marine algae. Annual Review of Plant physiology and Plant molecular Biology. 46: 45-70.

Kocah, Bor M., zdemir, F and Turkan, I. 2007. The effect of salt stress on lipid peroxidation, antioxidative enzymes and proline content of sesame cultivars. Environmental and Experimental Botany. 60: 344– 351.

Kordali, S., Cakir, A., Mavi, A., Kilic, H and Yildirim, A. 2005. Screening of chemical composition and antifungal and antioxidant activities of the essential oils from three Turkish Artemisia. Journal Agriculture Food Chemical. 53: 1408–1416.

Kovacik, J and Backor, M. 2007. Phenylalanine ammonia-lyase and phenolic compounds in chamomile tolerance to cadmium and copper excess. Water, Air, and Soil Pollution. 185(1-4): 185-193.

Kovacik, J., Klejdus, B and Backor, M. 2009. Nitric oxide signals ROS scavenger-mediated enhancement of PAL activity in nitrogen-deficient *Matricaria chamomilla* roots: side effects of scavengers. Free Radical Biology and Medicine. 46(12): 1686-1693.

Lacerda, C. F. D., Cambraia, J., Oliva, M. A and Ruize, H. A. 2003.

Osmotic adjustment in roots and leaves of two sorghum genotype under NaCl stress. *Plant Physiology*. 15(2): 113-118.

Läuchli, A and Grattan S. R. 2014. Plant Abiotic Stress: Salt. *Encyclopedia of Agriculture and Food Systems*. 2014:313-329.

Lennon, A. M., Promm ennate, P and Nixon, P. J. 2003. Location, expression and orientation of the putative choloro respiration, enzymes. Ndh and IMM UTANS, in higher- plant plastids. *Planta*. 218: 254-260.

Levitt, J. 1990. Response of plants to environmental stresses. 2nd. Edition:1. Chiling Freezing, and High Temperature Stresses. Academic Press.

Li, Y., Li, Q., Liu, H., Li, S., Wang, Y and Liu, Y. 2018. Ecological stoichiometry-based study of the influence of soil saline-alkali stress on nutrient homeostasis in *L. chinensis*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 165:243-249.

Lima, R. B., dos Santos, T. B., Vieira, L. G. E., Ferrarese, M. d. L. L., Ferrarese-Filho, O., Donatti, L., Boeger, M. R. T and Petkowicz, C. L. d. O. 2013. Heat stress causes alterations in the cell-wall polymers and anatomy of coffee leaves (*Coffea arabica* L.). *Carbohydrate Polymers*. 93(1): 135-143.

Liu, C. L., Chen, Y. S., Yang, J. H and Chiang, B. H. 2008. Antioxidant activity of tartary (*Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn.) and common (*Fagopyrum esculentum* moench) buckwheat sprouts. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 56(1): 173–178.

Liu, L. P., Zang, X. Y., Yuan, Q. Y and Cai, Q. S. 2006. Mitigating effect of exogenous sucrose on root growth of buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) seedlings under salt stress. *Plant Physiology Communications*. 42(5): 847–850.

Long Xiao, H., Chi, J., liu, L., Li, Q and Liu, Z. 2009. Effect of seawater stress on physiological and biochemical response of five *Jerusalem Artichoke* ecotype. *Pedosphere*. 19(2): 208-216.

Long, S. P and Hallgern, J. E. 1993. Measurement of CO₂ Assimilation by Plants in the Field and the Laboratory. In: «Photosynthesis and Production in a Changing Environment», Eds.): Hall, D. O., Scurlock, J. M. O., Bolhar-Nordenkamp, H. R., Leegood, R. C. and Long, S. P. Chapman and Hall. London. PP: 129-167.

Lopez, M., Herra-cervera, J., Iribarne, C., Tejra, N., and Liuch, C. 2008. Growth and nitrogen fixation in *Luus japonicus* and *Medicago truncatula* under salinity stress: Noudle carbon metabolism. *Journal of Plant Physiology*. 165: 641-650.

Lunkov, R. V., Igor Mikhailovich, A., NA Myasoedov, Y and Balnokin, V. 2005. Functional Identification of H^+ -ATPase and Na^+/H^+ Antiporter in the Plasma Membrane Isolated from the Root Cells of Salt-Accumulating Halophyte *Suaeda altissima*. Article in *Russian Journal of Plant Physiology*. 52(5): 635-644.

Mahmoud, S. S and Croteau, R. B. 2003. Menthofuran regulates essential oil biosynthesis in peppermint by controlling a downstream monoterpene reductase. *Proceedings of the National Academy of Sciences. U.S.A.* 100: 14481-14486.

Marga, F., Gallo, A and Hasenstein, K. H. 2003. Cell wall components affect mechanical properties: Studies with thistle flowers. *Plant Physiology and Biochemistry*. 41(9): 792-797.

Marschner, H., Kylin, A and Kuiper, P. J. C. 1981a. Differences in salt tolerance of three sugar beet genotypes. *Physiologia Plantarum*. 51(2): 234-238.

Marschner, H., Kylin, A and Kuiper, P. J. C. 1981b. Genotypic differences in the response of sugar beet plants to potassium by sodium. *Physiologia Plantarum*. 51(2): 239-244.

Maxwell, K and Johnson, G. N. 2000. Chlorophyll fluorescence Aparticle guide. *Experimental Botany Journal*. 51: 659-668.

Mehta, p., Jajoo, A., Mathu, S and Bharti, S. 2010. Chlorophyll a fluorescence study revealing effects of light salt stress on photosystem II in wheat leaves. *Journal of Biological Chemistry*. 48: 16-20.

Meloni, D. A., Oliva, M. A., Ruize, H. A and Martinez, C. A. 2001. Contribution of proline and inorganic solutes osmotic adjustment in cotton under salt stress. *Journal of Plant Nutrition*. 21: 599-612.

Misra, N and Gupta, A. K. 2006. Effect of salinity and different nitrogen sources on the activity of antioxidant enzymes and indole alkaloid content in *Catharanthus roseus* seedlings, *Journal of Plant Physiology*. 163: 11-18.

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

Miyake, H., Mitsuya, S and Rahman, M. S. 2006. Ultrastructural effects of salinity stress in higher plants. In A. Rai, & T. Takabe (Eds.), Abiotic stress tolerance in plants (pp. 215–226). Netherlands: Springer.

Molassiotis, A., Sotiropoulos, T., Tanou, G., Diamantidis, G and Therios, I. 2006. Boron induced oxidative damage and antioxidant and nucleolytic responses in shoot tips culture of the apple rootstock EM9 (*Malus domestica* Borkh). Environmental and Experimental Botany. 56: 54-62.

Molloy, M. P. 2000. Two dimensional electrophoresis of membrane protein using immobilized PH gradient. . Ann Biography. 280: 1-10.

Morales, F., Abadia, A., Gomes-Aparis, J and Abadia, J. 1992. Effects of combined NaCl and CaCl₂ salinity on photosynthetic parameters of barely grown in nutrient solution. Plant physiology. 86: 419-426.

Morshedloo, M. R., Salami, A., Nazeri, V and Craker, L. E. 2017. Prolonged Water Stress on Growth and Constituency of Iranian of Oregano (*Origanum vulgare* L.). Journal of Medicinally Active Plants. 5:1-4.

Mukoda, T., Sun, B and Ishiguro, A. 2001. Antioxidant activities of buckwheat hull extract toward various oxidative stress in vitro and in vivo. Biological and Pharmaceutical Bulletin. 24(3): 209–213.

Munns, R and Cramer, G. R. 1996. Is coordination of leaf and root growth mediated by abscisic acid? Plant and soil. 185: 33-49.

Munns, R and Tester, M. 2008. Mechanism of salinity tolerance. Annual Review of plant Biology. 59: 651-681.

Munns, R. 1993. Physiological processes limiting plant growth in saline soils: some dogmas and hypotheses. Plant Cell & Environment. 16: 15–24.

Munns, R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. Plant Cell & Environment. 25: 239-250.

Munns, R. 2005. Genes and salt tolerance: bringing them together. New Phytologist. 167: 645-663.

Munns, R., James, A and Lauchli, A. 2006. Approaches to increasing the

salt tolerance of wheat and other cereals. *Journal of Experimental Botany*. 57: 1025-1043.

Munns, R., Tonnet, M. L., Shennan, C and Gardner, P. A. 1988. Effect of high external NaCl concentrations on ion transport within the shoot of *Lupinus albus* II. Ions in phloem sap. *plant Cell and Environment*. 11: 291-300.

N'Diaye, S and Rigal, L. 2000. Factors influencing the alkaline extraction of poplar hemi-celluloses in a twin-screw reactor: Correlation with specific mechanical energy and residence time distribution of the liquid phase. *Bioresource Technology*. 75: 13-18.

Navarro, J. M., Flores, P., Garrido, C and Martinez, V. 2006. Changes in the contents of antioxidant compounds in pepper fruits at different ripening stages. as affected by salinity. *Food Chemistry*. 96(1): 66-73.

Netondo, G. W., Onyango, J. C and Beck, E. 2004. Sorghum and salinity II: Gas exchange and chlorophyll fluorescence of sorghum under salt stress. *Crop Science*. 44: 806-811.

Newton, P. J., Mayers, B. A and West, D. W. 1991. Reduction in growth and yield of Jerusalem artichoke caused by soil salinity. *Irrigation Science*. 12: 213-221.

Nikalje, G. C., Srivastava, A. K., Sablok, G and Pandey, G. K. 2018. Identification and validation of reference genes for quantitative real-time PCR under salt stress in a halophyte, *Sesuvium portulacastrum*. *Plant Gene*. 13: 18-24.

Niu, K and Ma, H. 2018. The positive effects of exogenous 5-aminolevulinic acid on the chlorophyll biosynthesis, photosystem and calvin cycle of Kentucky bluegrass seedlings in response to osmotic stress. *Environmental and Experimental Botany*. 155:260-271.

Niu, X., Narasimhan, M and Salzman, R. 1993. NaCl regulation of plasma membrane H⁺-ATPase gene expression in Glycophyte and Halophyte. *Plant Physiology*. 103: 712-718.

Nonami, H and Boyer, J. S. 1990. Wall extensibility and cell hydraulic conductivity decrease in enlarging stem tissues at low water potentials. *Plant Physiology*. 93: 1610-1619.

Nott, A., Jung, H., Koussevitzky, S and Chory, J. 2006. Plastid-to-Nu-

cleus Retrograde Signaling. Annual Review of Plant Biology. 57: 739-759.

Olfa Baatour, R., Kaddour, W., Aidi Wannes, M and Lachaal Marzouk, B. 2009. Salt effects on the growth, mineral nutrition, essential oil yield and composition of marjoram (*Origanum majorana*). Acta Physiologiae Plantarum. 10: 0374-4.

Otgonsuren, B., Rewald, B., Godbold, D. L., Göransson, H. 2016. Ectomycorrhizal inoculation of *Populus nigra* modifies the response of absorptive root respiration and root surface enzyme activity to salinity stress. Flora. 224:123-129.

Ouffatole, M., Arango, M and Boutry, M. 2000. Identification and expression of tree new *Nicotiana plum baginifolia* genes which encode isoforms of a plasma-membrane H⁺- ATPase, and one of which is induced by mechanical stress. Planta. 210: 715-722.

Ozturk, A., Unlukara, A., Ipek, A and Gurbuz, B. 2004. Effects of salt stress and water deficit on plant growth and essential oil content of Lemon Balm (*Melissa officinalis* L.). Pakistan Journal of Botany. 36(4): 787-792.

Pan, Y., Wu, L. J and Yu, Z. L. 2006. Effect of salt and drought stress on antioxidant enzymes activities and SOD isoenzymes of liquorice (*Glycyrrhiza uralensis* fisch). Plant Growth Regulation. 49: 157-165.

Parida, A. K and Das, A. B. 2005. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. Ecotoxicology and Environmental Safety. 60: 324-349.

Peltier, G and Cournac, L. 2002. Cholro respiration. Annual review of plant physiology and plant biology. 53: 523-550.

Peltier, G. and L., Cournac. 2002. Cholro respiration. Annu Rev Plant Physiol Plant Biol. 53:523-550.

Pennell, R. 1998. Cell walls: structures and signals. Current Opinion in Plant Biology. 1: 504-510.

Perez-Prat, E., Narasimhan, M., Niu, M., Botella, X. M., Bressan Valupesta, R., Peters, V., Luthen, W. S. H., Bottger, M and Felle, H. 1998. The temporal correlation of changes in apoplast PH and grow thrat einmaizecoleoptile segments. Australian Journal of Plant Physiology. 25: 21-5.

Piccaglia, R and Marotti, M. 1993. Characterization of several aromatic plants grown in Northern Italy. Flavour and Fragrance Journal. 8: 115-122.

Pinheiro, H. A., Silva, J. V., Endres, L., Ferreira, V. M., Camara, C. A., Cabral, F. F., Oliveira, J. F., Carvalho, L. W. T and Santos, J. M. 2008. Leaf gas exchange, chloroplastic pigments and dry matter accumulation in castor bean (*Ricinus communis* L.) seedlings subjected to salt stress conditions. *Industrial Crops and Products*. 27: 385–392.

Prasad, A., Anwar, M., Patra, D. D and Singh, D. V. 1996. Tolerance of mint plants to soil salinity. *Journal of the Indian Society of Soil Science*. 44(1): 184-186.

Prasad, A., Chattopadhyay, A., Chand, S., Naqvi, A. A and Yadav, A. 2006. Effect of soil sodicity on growth, yield, essential oil composition, and cation accumulation in rose-scented geranium. *Commun. Soil Science and Plant Analysis*. 37: 13–14.

Qadir, A., Ali Khan, S., Ahmad, R., Masood, S and Shahzad, M. 2017. Exogenous Ca_2SiO_4 enrichment reduces the leaf apoplastic Na^+ and increases the growth of okra (*Abelmoschus esculentus* L.) under salt stress. *Scientia Horticulturae*. 214: 1-8.

Quintal, E. M., Ileana, E., Lara, M. F. M and Estevez, M. M. 2012. Plants' Challenges in a Salinized World: The Case of Capsicum. *African journal of biotechnology*. 11:13614-13626

Ram, B and Misra, P. N. 2004. Nutrient accumulation and sodicity reclamation potential of German chamomile (*Chamomilla recutita*) under varying sodicity and fertility levels. *Journal of Medicinal and Aromatic Plant Science*. 26: 12–16.

Rawson, H. M., Richards, R. A and Manns, R. 1988. An examination of selection criteria for salt tolerance in wheat, barley and triticale genotype. *Australian Journal of Agricultural Research*. 39: 759-772.

Recio, E. 2003. Autolysis-like release of homogalacturonan from bean (*Phaseolus vulgaris* L.) callus cell walls. *Plant Science*. 164(4): 579–588.

Rehman, S., Harris, P. J. C and Bourne, W. F. 1998. The effect of sodium chloride on the Ca^{2+} , k^+ and Na^+ concentrations of the seed coat and embryo of *Acacia totolis* and *A. Coriacea*. *Annals of Applied Biology*. 133: 269-279.

Robinson, M., Very, A., Sandres, D and Mansfield, T. A. 1997. How can stomata contribute to salt tolerance? *Annals of Botany*. 80: 387-393.

Ross, J. D and Sombrero, C. 1991. Environmental control of essential oil production in Mediterranean plants. In: Harborne, J. B., Tomas-Barberan, F. A. (Eds.). Ecological Chemistry and Biochemistry of Plant Terpenoids. Clarendon Press. Oxford, UK. pp: 83–94.

Rumeau, D., Becawe-linka, N., Beyla, A., Louwagie, M., Grain, J and peltier, G. 2005. New subunit NDH-M, N-, and -G, encoded by nuclear genes. are essential for plastid Ndh Complex functioning in higher plants. Plant cell. 17: 219-232.

Sadlon, A. E and Lamson, D. W. 2010. Immune-modifying and antimicrobial effects of Eucalyptus oil and simple inhalation devices. Alternative Medicinal Review. 15 (1): 33–47.

Sairam, R. K., Deshmukh, P. S and Saxena, D. C. 1998. Role of antioxidant systems in wheat genotypes tolerance to water stress. Biologia Plantarum. 41: 384-394.

Sairam, R. K., Rao, K. V and Srivastava, G. 2002. Differential response of wheat genotypes to long term salinity stress in relation to oxidative stress, antioxidant activity and osmolyte concentration. Plant Science. 163 (5): 1037-1046.

Salekdeh, G. H. and Komatsu, S. 2007. Crop proteome tics: Aim at sustainable agricultural of tomorrow. Proteometrics. 7: 2976-2996.

Salem, N., Msaada, K., Dhifi, W., Limam, F. and Marzouk, B. 2014. Effect of salinity on plant growth and biological activities of *Carthamus tinctorius* L. extracts at two flowering stages. Acta Physiol. Plant. 36, 433–445

Seemann, J. R and Sharky, T. D. 1986. Salinity and Nitrogen Effects on Photosynthesis, and Ribulose-1, 5- bisphosphate Carboxylase and Metabolite Pool Size in *Phaseolus vulgaris*. Plant Physiology. 82: 555-560.

Senatos, C. 2004. Regulation of chlorophyll biosynthesis and degradation by salt stress in sunflower leaves. Scientia Horticulturae. 103(1): 93-99.

Serrano, R., Mulet, J. M., Rios, G., Marquez, J. A., Larriona, de I. F., Leube, M. P., Mendizabal, I., Pascual, A., Ahuir, M. and Montesinos, C. 1999. A glimpse of the mechanism of ion homeostasis during salt stress. Journal of Experimental Botany. 50: 1023-1036.

Shabala, S. 2000. Ionic and osmotic components of stress specifically

modulate net in fluxes from bean leaf mesophyll. *Plant Cell and Environment*. 23: 825-837.

Singh, S. K., Sharma, H. C., Goswami, A. M., Datta, S. P and Singh, S. P. 2000. In vitro growth and leaf composition of grapevine cultivars as affected by sodium chloride. *Biologia Plantarum*. 43: 283-286.

Stenlid, G. 1956. Salt losses and redistributin of salts in higher plants. *Encyc. Plant Physiology*. 4: 615-637.

Strasser, R. J., Srivastava, A and Tsimilli-Michael, M. 2004. Analysis of the chlorophyll II a fluorescence transient. In: *Chlorophyll a fluorescence: A signature of photosynthesis*. Springer. Rotterdam. 321-362.

Sujkowska-Rybikowska, M and Borucki, W. 2014. Accumulation and localization of extensin protein in apoplast of pea root nodule under aluminum stress. *Micron*. 67:10-19.

Taarit, M. B., Msaada, M., Hosni , K., Hammami, M., Elyes Kchouk, M and Marzouk, B. 2009. Plant growth, essential oil yield and composition of sage (*Salvia officinalis* L.) fruits cultivated under salt stress conditions *Industrial Crops and Products*. 30: 333-337.

Tabatabaie, S. J and Nazari, J. 2007. Influence of nutrient concentrations and NaCl salinity on the growth, photosynthesis, and essential oil content of peppermint and lemon verbena. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*. 31: 245-253.

Taiz, L and Zeiger, E. 2006. *Plant Physiology*. Sunderland, MA: Sinauer Associates. Inc., Publishers.

Tari, I., Csiszar, J., Szalai, G., Horvath, F., Pecsvaradi, A., Kiss, G., Szepesi, A., Szabo, M and Erdei, L. 2002. Acclimation of tomato plants to salinity stress after a salicylic acid pre-treatment. *Acta Biologica Szegediensis*. 46(3-4): 55-56.

Tattini, M., Remorini, D., Pinelli, P., Agati, G., Saracini, E and Traversi, M. L. 2006. Morpho-anatomical, physiological and biochemical adjustments in response to root zone salinity stress and high solar radiation in two Mediterranean evergreen shrubs *Myrtus communis* and *Pistacia lentiscus*. *New Phytologist*. 170: 779-794.

Tekdal, D., Cetiner, S. 2018. Investigation of the effects of salt (NaCl)

stress and cadmium (cd) toxicity on growth and mineral acquisition of *Vuralia turcica*. South African Journal of Botany. 118:247-279.

Tester, M and Davenport, R. 2003. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. Annals of Botany. 91: 503–527.

Thiel, G. H., Lynch, J and Lauchli, A. 1988. Short-term effects of salinity stress on the turgor and elongation of growing barley leaves. Journal of Plant Physiology. 132: 38–44.

Thomson, W. W., Faraday, C. D and Oross, J. W. 1988. Salt glands. In: D. A. Baker and J. L. Hall (eds). Solute Transport in plant cells and Tissues. Longman Scientific and Technical. Harlow. PP: 498-537.

Turkan, I and Demiral, T. 2009. Recent developments in understanding salinity tolerance. Environmental Experimental Botany. 67: 2-9.

Udagawa, Y., Ito, T., Tognoni, F., Namiki, T., Nukaya, A and Maruo, T. 1995. Some responses of dill (*Anethum graveolens*) and thyme (*Thymus vulgaris*) grown in hydroponics to the concentration of nutrient solution. Acta Horticulturae. 396: 203-210.

Valifard, M., Mohsenzadeh, S., Kholdebarina, B and Rowshanb, V. 2014. Effects of salt stress on volatile compounds, total phenolic content and antioxidant activities of *Salvia mirzayanii*. South African Journal of Botany. 93: 92–97

Van Volkenburgh, E and Boyer, J. S. 1985. Inhibitory effect of water deficit on maize leaf elongation. PP: 25-31.

VanderTol, C., Verhoef, W and Rosema, A. 2008. A model chlorophyll and photosynthesis at leaf scale. AGEMENT: No of page 70.

Von Caemmerer, S and Farquhar, G. D. 1986. Relation between Steady-state Gas Exchange. in Vivo Ribulose Biphosphate Carboxylase Activity. and Some Carbon Reduction Cycle Intermediates in *Raphanus sativus*. Australian Journal of Plant Physiology. 13: 669-688.

Vos, A., Bruning, B., Straten, G., Oosterbaan, R., Rozema, J. and Bodegom, P. 2016. Crop salt tolerance under controlled field conditions in The Netherlands, based on trials conducted at Salt Farm Texel. Crop salt tolerance.

Wagner, D., Przybyla, D., opden Camp, R., Kim, C., Landgraf, F., Lee, K.

P., Würsch, M., Laloi, C., Nater, M., Hideg, E and Apel, K. 2004. The genetic basis of singlet oxygen-induced stress responses of *Arabidopsis thaliana*. Science. 306: 5699: 1183-1185.

Waisel, Y. 1972. Biology of halophyte. New York Londen: Academic Press.

Wakabayashi, K., Hoson, T and Kamisaka, S. 1997. Osmotic stress suppresses cellwall stiffening and the increase in cell wall-bound ferulic and diferulic acids in wheat coleoptiles. Plant Physiology. 113: 967-973.

Wang, F. W., Wang, C., Sun, Y., Wang, N and Yan Li, H. 2016. Overexpression of vacuolar proton pump ATPase (V-H⁺ATPase) subunits B, C and H confers tolerance to salt and saline-alkali stresses in transgenic alfalfa (*Medicago sativa* L.). Journal of Integrative Agriculture. 15: 2279-2289.

Willats, W. G. T., McCartney, L., Mackie, W and Knox, J. P. 2001. Pectin: Cell biology and prospects for functional analysis. Plant Molecular Biology. 47: 9-27.

Wilson, R. H., Smith, A. C., Kacurakova, M., Saunders, P. K., Wellner, N and Waldron, K. W. 2000. The mechanical properties and molecular dynamics of plant cellwall polysaccharides studied by Fourier-transform infrared spectroscopy. Plant Physiology. 124: 397-405.

Wu, H. 2018. Plant salt tolerance and Na⁺ sensing and transport. The crop journal. 6:215-225.

Yang, S. X., Zhao, Y. X., Zhang, Q., He, Y. K., Zhang, H and Lue, D. 2001. HAL1 mediated salt adaptation in *Arabidopsis thaliana*. Cell Research. 11: 142-148.

Yeo, A. 1998. Molecular biology of salt tolerance in the context of whole plant physiology. Journal of Experimental Botany. 49: 915-929.

Yepes, L., Chelbi, N., María Vivo, J., Franco, M and Martínez-Ballesta, M. C. 2018. Analysis of physiological traits in the response of Chenopodiaceae, Amaranthaceae, and Brassicaceae plants to salinity stress. Plant Physiology and Biochemistry. 132:145-155.

Yokoi, S., Quintero, F. J., Cubeo, B. M., Ruize, T., Bressan, R. A., Hasagawa, P. M and Pado, J. M. 2002. Differential expression and function of *Arabidopsis thaliana* NHX Na/H1 antiporters in the salt stress response.

Plant Journal. 30: 529-539.

Yu, Y and Assmann, S. M. 2016. The effect of NaCl on stomatal opening in Arabidopsis wild type and agb1 heterotrimeric G-protein mutant plants. Plant Signalling Behavior. 11: 273-275.

Zaghdoudi, M., Msilini, N., Govindachary, S., Lachaal, M., Ouerghi, Z. and Carpentier, R. 2011. Inhibition of photosystem I and II activities in salt stress-exposed Fenugreek (*Trigonella foenum graecum*). Journal of photochemistry and photobiology B: Biology. 105: 14-20.

Zhang, H. X., Hodson, J. N., Williams, J. P and Blumwald, E. 2001. Engineering salt-tolerant Brassica plants: characterization of yield and seed oil quality in transgenic plants with increased vacuolar sodium accumulation. Proceedings of the National Academy of Sciences USA. 98: 12832-6.

Zhao, Q., Zhang, H., Wang, T., Chen, S and Dai, S. 2013. Proteomics-based investigation of salt-responsive mechanisms in plant roots. Journal of Proteomics. 82: 230-253.

Zhong, H and Lauchli, A. 1993. Changes of cell wall composition and polymer size in primary roots of cotton seedlings under high salinity. Journal of Experimental Botany. 44: 773-778.

Zhu, J. K. 2003. Regulation of ion homeostasis under salt stress. Current Opinion in Plant Biology. 6: 441-445.

Zouhaier, B., Najla, T., Abdallah, A., Wahbi, D., Wided, C., Chedly, A., Abderrazaka, S. 2015. Salt stress response in the halophyte *Limoniastrum guyonianum* Boiss. Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants. 217:1-9.

Zwiazek, J. J. 1991. Cell changes in white spruce (*Picea glauca*) needles subjected to repeated drought stress. Physiologia Plantarum. 82: 513-518.

فصل سوم :

تنش عناصر سنگین

امروزه به دلیل گسترش صنایع، حفر معادن، استخراج فلزات، تخلیه فاضلاب‌ها و انهدام زباله‌ها، استفاده از کودهای شیمیایی، آفت کش‌ها و حشره‌کش‌ها در کشاورزی، پساب‌های صنعتی و لجن فاضلاب‌ها، رها سازی فلزات سنگین به محیط زیست مشاهده می‌گردد و مشکلات جدی را برای محیط زیست به وجود آورده‌اند. سرب و مس دو گونه از این فلزات هستند که علاوه بر آلودگی محیط زیست، درون بافت‌های گیاهی تجمع می‌یابند و باعث سمیت گیاهان می‌شوند. فلزات سنگین به عنوان فلزاتی با عدد اتمی بالاتر از ۲۰ و چگالی بالاتر از پنج گرم بر سانتی‌متر مکعب تعریف شده‌اند (آلووی^۱، ۲۰۱۰). تعدادی از آن‌ها (مس^۲، روی^۳، نیکل^۴، مولیبدن^۵، منگنز^۶ و آهن^۷) عناصر کم مصرف ضروری هستند که در رشد طبیعی، واکنش‌های اکسایش-کاهش، انتقال الکترون و بسیاری از فرآیندهای متابولیکی دیگر شرکت می‌کنند، ولی مقدار اضافی آن‌ها در خاک‌ها موجب اختلالات متابولیکی و بازدارندگی رشد در بیشتر گونه‌های گیاهی می‌شود. تعدادی دیگر از آن‌ها مانند سرب^۸، کادمیوم^۹، کروم^{۱۰} و جیوه^{۱۱} غیر ضروری بوده و حتی در غلظت‌های کم نیز برای گیاهان سمی هستند (سباستیانی^{۱۲} و همکاران، ۲۰۰۴، روبیو^{۱۳} و همکاران، ۲۰۱۲ و موزینسکا^{۱۴} و همکاران، ۲۰۱۸).

تغییرات مکانی فلزات سنگین در خاک‌های سطحی کشاورزی ممکن است تحت تأثیر مواد مادری خاک و فعالیت‌های انسانی باشد. به عبارت دیگر، این فلزات به‌طور طبیعی و از منابع غیرانسانی مانند هوازدگی سنگ مادر در خاک وجود دارند (غیائی و همکاران، ۲۰۱۰)، اما بر اثر

-
1. Alloway
 2. Copper (Cu)
 3. Zinc (Zn)
 4. Nickel (Ni)
 5. Molybdenum (Mo)
 6. Manganese (Mn)
 7. Iron (Fe)
 8. Lead (Pb)
 9. Cadmium (Cd)
 10. Chromium (Cr)
 11. Mercury (Hg)
 12. Sebastiani
 13. Rubio
 14. Muszyńska

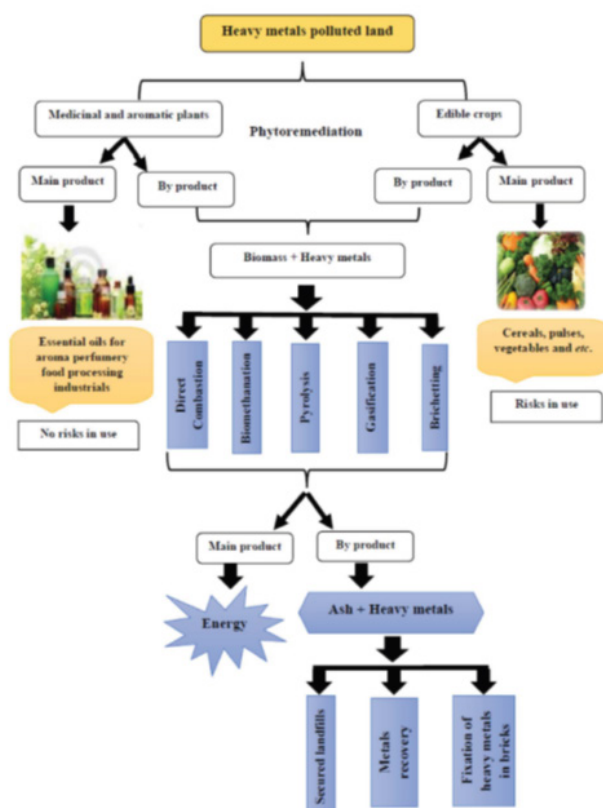
فعالیت‌های انسانی نیز به خاک افزوده می‌شوند (سارما^۱ و همکاران، ۲۰۱۱). از سوی دیگر، امروزه گیاهان دارویی از جمله گیاهان مهم اقتصادی هستند و فرآورده‌های آن‌ها، به‌طور گسترده و فزاینده‌ای در جهان و ایران مصرف می‌شوند، ایران یکی از مناطق مستعد تولید گیاهان دارویی می‌باشد (بلوری‌مقدم و همکاران، ۲۰۰۹ و وثوقی و همکاران، ۲۰۱۸). به گزارش آرپادجان^۲ و همکاران (۲۰۰۸) در مطالعات اخیر در برخی گیاهان دارویی در برزیل، هلند، آرژانتین و مکزیک غلظت‌های بالای عناصر سنگین گزارش شده است که می‌تواند مشکلات سلامتی زیادی را به بار آورد. در ایران نیز برای بیمارانی که از داروهای گیاهی استفاده کرده‌اند، به‌طور مکرر عوارض جانبی جدی گزارش شده است که یکی از این عوارض مربوط به حضور فلزات سنگین در این داروها بوده است (اصغری و همکاران، ۲۰۰۸ و عنان^۳ و همکاران، ۲۰۱۳). علاوه بر این با توجه به اینکه رویکرد جهانی در تولیدات کشاورزی و به‌ویژه گیاهان دارویی به سمت استفاده از نظام‌های کشاورزی پایدار و به‌کارگیری روش‌های مدیریتی آن‌ها، نظیر کاربرد کودهای زیستی و آلی به منظور ارتقای عملکرد کمی و کیفی گیاهان است. در این میان برخی کودهای آلی مانند لجن فاضلاب و کمپوست، حاوی مقادیر بالایی از عناصر سنگین هستند که می‌توانند جذب گیاه شده و وارد زنجیره غذایی انسان گردند (هیان^۴ و همکاران، ۱۹۹۸، ماکری^۵، ۲۰۱۶ و حبیبی و صادقی، ۲۰۱۶).

علاوه بر این، وجود مقادیر زیاد فلزات سنگین در خاک یک تهدید جدی می‌باشد، زیرا ممکن است سبب تخریب ساختمان خاک، کاهش فعالیت‌های زیستی و حاصلخیزی خاک، کاهش عملکرد، افت کیفیت محصولات، افزایش غلظت آن‌ها در تولیدات کشاورزی و آسیب به سلامت انسان از طریق ورود به زنجیره غذایی شود (شکل ۱-۳)، (لی^۶ و همکاران، ۲۰۰۶ و گال^۷ و همکاران، ۲۰۱۵).

موارد گوناگونی از آلودگی به فلزات سنگین در گیاهان دارویی و پتانسیل بالای این گیاهان در جذب و انتقال فلزات سنگین به بخش‌های قابل استفاده به وسیله محققان گزارش شده

-
1. Sarma
 2. Arpadjan
 3. Annan
 4. Hyun
 5. Macri
 6. Lee
 7. Gall

است (زljazkaf^۱ و همکاران، ۲۰۰۶، زljazkov و همکاران، ۲۰۰۸، بای و هیمت^۲، ۲۰۱۰، چایارات^۳ و همکاران، ۲۰۱۱، ملکی و همکاران، ۲۰۱۷ و عسکری لجایر و همکاران، ۲۰۱۷). همچنین مشخص شده است که آلودگی گیاهان دارویی و فرآورده‌های آن‌ها با فلزات سنگین ممکن است در طول کشت (آب، خاک و هوای آلوده، فرآوری)، آلودگی ناخواسته یا غیر عمدی به هنگام خشک کردن، ذخیره‌سازی، حمل و نقل، نگهداری و تولید محصولات فرآوری شده، یا افزودن عمدی به محصولات باشد.



شکل ۳-۱ اثرات فلزات سنگین روی گیاهان دارویی و محصولات خوراکی اقتباس از (گوپتا^۴ و همکاران، ۲۰۱۳)

1. Zheljzkov
2. Baye & Hymete
3. Chaiyarat
4. Gupta

با توجه به افزایش روز افزون استفاده از فرآورده‌های گیاهی در کشور، تحقیقات کافی در مورد آلودگی‌های شیمیایی از جمله فلزات سنگین در این گیاهان و فرآورده‌های آن‌ها انجام نشده است (صدیق‌آرا و همکاران، ۱۳۸۹). به همین دلیل توجه زیادی به استفاده از گیاهان دارویی نیز به عنوان پالایش فلزات سنگین شده است، در واقع گیاه پالایی^۱ به تکنولوژی استفاده از گیاهان انباشت‌کننده فلزات برای جذب فلزات از خاک و انتقال آن‌ها به شاخه‌های قابل برداشت گیاهان، اطلاق می‌گردد (دیپا^۲ و همکاران، ۲۰۰۶، تیواری^۳ و همکاران، ۲۰۰۸ و برنی^۴ و همکاران، ۲۰۱۸). بنابراین، ارزیابی دوره‌ای از گیاهان مورد استفاده برای طب سنتی باید ترویج شود تا از کیفیت گیاهان و امنیت استفاده از آن‌ها اطمینان حاصل شود.

۳-۲ اثر فلزات سنگین سرب و مس بر فعالیت‌های رشدی، بیوشیمیایی و فیزیولوژیک

اثر سمی فلزات سنگین از جمله مس و سرب مربوط به تنش‌های اکسیداتیو ثانویه است که به افزایش تولید (ROS) منجر می‌گردد. مس عنصری ریز مغذی و ضروری در گیاهان است که جزو لاینفک آنزیم‌های متعدد انتقال‌الکترون بوده و در تسریع واکنش‌های ردوکس درون میتوکندری و کلروپلاست شرکت می‌کند (ملکی و همکاران، ۲۰۱۷). با این وجود این عنصر در غلظت‌های بالاتر از حد معمول باعث سمیت در بافت‌های گیاهی می‌گردد (هال^۵، ۲۰۰۲ و سایر امانیان^۶ و همکاران، ۲۰۱۲).

تجمع زیاد مس در برگ‌ها می‌تواند تغییراتی نسبی را در فرایندهای فتوسنتز و تنفس، فعالیت آنزیم‌ها، یکپارچگی غشاء و تمامیت DNA باعث شود که همه این موارد به محدودیت در رشد می‌انجامد (پاسمیک^۷ و همکاران، ۲۰۰۹، اسپوتزندبول و پول^۸، ۲۰۰۲ و ناس و علی^۹، ۲۰۱۸). به‌طور کلی Cu^{2+} می‌تواند با تولید رادیکال‌های آزاد وقایع زیر را در سلول گیاهان

1. Phytoremediation

2. Deepa

3. Tiwari

4. Berni

5. Hall

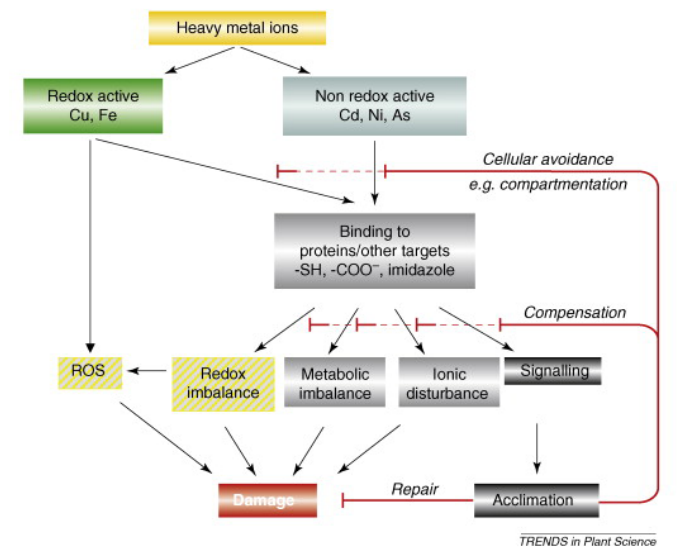
6. Subramanian

7. Posmyk

8. Schutzendubel & Polle

9. Nas & Ali

القا نماید: ۱) به گروه سولفیدریل پروتئین‌های غشاء و یا آنزیم‌ها متصل گردد (جوئیلی و الفریانی^۱، ۲۰۰۳). سرعت پراکسیداسیون لیپیدها را افزایش دهد (تیسری و گوی^۲، ۲۰۰۰). جذب سایر عناصر ضروری را اختلال کند (ایکسیانگ^۳ و همکاران، ۲۰۰۶). بر سنتز کلروفیل‌ها و چرخه انتقال الکترون ضربه وارد کند و به دنبال آن اثرهای سمی برای واکنش‌های اولیه فتوسنتز را در برداشته باشد (یورلا^۴، ۲۰۰۵ و آگاروال^۵ و همکاران، ۲۰۱۱) و قبل از همه چیز به عنوان فلز جا به جا شونده در واکنش‌های ردوکس، می‌تواند تولید رادیکال‌های آزاد و ROS را از طریق واکنش‌های هابر-ویس^۶ و فنتون^۷ تسریع نماید (شکل ۲-۳)، (اسچاتزندبول و پول، ۲۰۰۲).



شکل ۳-۲ مکانیزم‌های اصلی تنش اکسیداتیو القا شده توسط فلزات سنگین مختلف بر سلول‌های گیاهی اقباس از (شارما و دیتز، ۲۰۰۹).

1. Jouili & El Feriani
2. Teisseire & Guy
3. Xiong
4. Yruela
5. Aggarwal
6. Haber-Weiss reaction
7. Fenton reaction

در واقع این فلزات با تولید گونه‌های مضر و فعال شامل رادیکال‌های هیدروکسیل، سوپر اکسید، پراکسی، فنوکسی‌هیدروژن^۱ و پراکسید اکسیژن تکی است. مس فلزی ردوکس-فعال است که از طریق واکنش فنتون تولید رادیکال هیدروکسیل را تسریع می‌نماید. به علاوه فلزاتی چون روی و سرب ردوکس غیرفعال یا غیر ردوکس هستند که منابع آنتی‌اکسیدان سلولی را غیرفعال کرده و به تعادل متابولیکی صدمه وارد می‌کنند. در نتیجه هر دو فلز سرب و مس باعث افزایش تولید (ROS) می‌گردند (چادھاری^۲ و همکاران، ۲۰۰۷ و بن ساد^۳ و همکاران، ۲۰۱۸). تولید رادیکال‌های آزاد نتیجه انواع مختلفی از شرایط استرس‌زاست (اپل و هیرت^۴، ۲۰۰۴ و برنی و همکاران، ۲۰۱۸). ROS به سرعت می‌تواند تمام انواع مولکول‌های زیستی مانند اسیدهای نوکلئیک، پروتئین‌ها اسیدهای آمینه و لیپیدها را هدف حمله قرار بدهد و به غشاء پلاسمایی صدمات اکسیداتیو وارد کنند. در نهایت، به دلیل فعالیت پراکسیدی تجزیه اسیدهای چرب غیراشباع صورت گرفته و یون‌های پراکسید و مالون دی‌آلدهید آزاد می‌شود و به نقص عملکرد متابولیکی غیرقابل بازگشت و در نهایت باعث مرگ سلول می‌گردد (هال، ۲۰۰۲، چادھاری و همکاران، ۲۰۰۷ و مصطفی و کوماتسو^۵، ۲۰۱۶).

نتایج بررسی صفات رشدی و عملکرد رزماری در تحقیق تبریزی و همکاران (۱۳۹۴) سطوح مختلف فلزات سنگین و تلقیح قارچ میکوریزا نشان داده شد که با افزایش غلظت فلز سنگین در خاک، صفات رشدی و عملکرد رزماری کاهش یافت و افزایش غلظت فلز در خاک تأثیر منفی بر این صفات داشت. همچنین اشاره نمودند که تغییرات مشاهده شده در صفات مورفولوژیکی گیاه ممکن است ناشی از علائم اثرات سمی فلزات سنگین بر غشای پلاسمایی باشد که می‌تواند کاهش عملکرد را در این شرایط توجیه کند. همچنین تغییر کلروپلاست در گیاهان رشد یافته در شرایط تنش فلزات سنگین نیز مشاهده شده است (پراساد^۶ و همکاران، ۲۰۱۱). کاهش جذب عناصر غذایی و کاهش رشد گیاه ممکن است به دلیل ممانعت از فعالیت

1. Phenoxy hydrogen
2. Choudhary
3. Ben Saad
4. Apel & Hirt
5. Mustafa & Komatsu
6. Prasad

آنزیم‌هایی مانند سوپر اکسید دیسموتاز و کاتالاز در نتیجه تنش فلزات سنگین باشد که ممکن است سیستم فعالیتی آنتی‌اکسیدانی را تضعیف کرده و در نهایت رشد گیاه را کاهش دهد (دی^۱ و همکاران، ۲۰۰۷ و ملکی و همکاران، ۲۰۱۷). همچنین تأثیر مستقیم فلزات در متابولیسم سلولی اندام هوایی، ممکن است منجر به کاهش ارتفاع بوته و سایر صفات رشدی در گیاهان تحت تأثیر تنش فلزات سنگین شود. بناویدس^۲ و همکاران (۲۰۰۵) و ژانگ^۳ و همکاران (۲۰۱۸) اظهار داشتند که کاهش رشد گیاهان در معرض سرب و کادمیوم احتمالاً به دلیل مهار فعالیت‌های متابولیکی مهم نظیر تنش اکسیداتیو، فتوسنتز و تنفس است.

در تحقیق قربانلی و کیاپور (۱۳۹۳) بر روی گیاه خرفه مشخص شد که غلظت مس در گیاهان شاهد بسیار بیشتر از میزان سرب در این دسته از گیاهان است. این نتیجه ضرورت و ریز مغذی بودن فلز مس و غیر ضروری بودن فلز سرب را اثبات می‌کند. چون مس به‌طور عادی در گیاهان وجود دارد. این فلز جزء جدایی‌ناپذیر آنزیم‌های متعدد چرخه انتقال الکترون و دیگر آنزیم‌های چرخه‌های بی‌شمار زیستی است. برخلاف آن سرب جزء فلزات تشکیل دهنده پیکره گیاه نبوده و تنها ممکن است به دلیل آلودگی هوا و سرب ناشی از آلاینده‌های محیط و یا آلودگی محیط‌های آزمایشگاهی وارد گیاه شود. از طرفی ذکر نکته مهمی حائز اهمیت است و آن اینکه علاوه بر مطلب فوق، باید به این نکته توجه شود که محلول غذایی هوگلند دارای مس و بدون سرب است. نمونه‌های اندام هوایی و ریشه در هر دو فلز سرب و مس تا حد زیادی مشابه بودند که شاهد بودن و تیمار نشدن این دو اندام را با فلز سنگین به خوبی گواهی می‌دهد.

از سویی دیگر مقایسه گیاهان گروه تیمار دیده با غلظت ۱۵۰۰ میکرومولار از این دو فلز نشان داد که به دلیل ضروری بودن مس جذب آن بیشتر صورت گرفته و بالعکس گیاه سعی بر ممانعت از ورود سرب به خود داشته است. همچنین بیشتر بودن غلظت فلز در ریشه نسبت به اندام هوایی بیانگر بیشتر انجام گرفتن عمل جذب در این اندام است. تفاوت قابل توجهی میان غلظت فلز در اندام‌های هوایی گیاهان تیمار دیده با فلزات سرب و مس وجود دارد. بدین

1. Dey

2. Benavides

3. Zhang

معنا که غلظت فلز مس در اندام هوایی به‌طور مشخصی بیشتر از غلظت فلز سرب است و این نتیجه کم‌حرکی سرب و متحرک‌تر بودن مس را به اثبات می‌رساند، همین پدیده عامل اصلی صدمه دیدن بیشتر گیاه از غلظت‌های افزایش یافته فلز مس نسبت به سرب است. زیرا در چرخه فتوسنتز و انتقال الکترون اختلال ایجاد کرده و رادیکال‌های آزادی که از واکنش فنتون به‌وجود می‌آید، موجب سمیت بیشتر گیاه می‌شود.

در گیاه حرا^۱ جذب مس در بافت برگ به سرعت و تا غلظت معینی به‌طور افزایشی جذب می‌شود و از آن به بعد تقریباً ثابت می‌ماند. حال آنکه الگوی تجمع و جذب سرب در بافت برگ تا دامنه وسیعی از غلظت‌ها کم و تدریجی است، به طوری که بعد از غلظت ۴۰۰ میکروگرم بر گرم نیز همین‌طور آرام، تدریجی و افزایشی جذب می‌گردد و مانند مس در این غلظت تقریباً ثابت نمی‌گردد. بعد از این مرحله سد دفاعی گیاه نسبت به سرب از بین رفته و جلوگیری از انتقال صورت نمی‌گیرد و از این غلظت به بعد انتقال بی‌رویه فلز سرب به اندام هوایی شروع می‌شود. همین جذب کم و بسیار تدریجی فلز سرب در اندام هوایی گیاه مانگرو^۲ نشان دهنده حلالیت کم و بی‌حرکی فلز سرب است (مک فارلان و بورچت^۳، ۲۰۰۱).

فلز مس نیز ابتدا از راه ریشه گیاه جذب شده و نسبت به نوع گیاه تا حد معینی غلظت آن در ریشه افزایش می‌یابد، اما از آنجایی که عنصری متحرک، ریزمغذی و ضروری برای گیاهان است و نیز چون آهن و روی فلزی ناقل ردوکس شناخته می‌شود، انتقال بیشتری را نسبت به فلز سرب به سمت اندام هوایی خصوصاً برگ‌ها محل انجام واکنش‌های فتوسنتزی از خود نشان می‌دهد. جذب بیشتر این فلز به این دلیل اتفاق می‌افتد که هم متحرک است و هم گیاه مس را برای فعالیت‌های متابولیکی، به خصوص فرایندهای فتوسنتزی نیاز دارد. وقتی جذب بالاتر از نیاز متابولیکی باشد آثار سمیت آشکار می‌گردد. هر چند مس عنصری متحرک در گیاه است، به دلیل وجود نوار کاسپاری^۴ جابجایی محدودی را به سمت اندام هوایی انجام می‌دهد (لیو^۵ و همکاران، ۲۰۰۱).

1. *Avicennia marina* (Forsk)
2. Mangrove
3. MacFarlane & Burchett
4. Casparian strip
5. Liu

در تحقیق قربانلی و کیاپور (۱۳۹۳) بر روی گیاه خرفه افزایش معنی‌دار و تدریجی مالون دی آلدهید در هر دو تنش سرب و مس و هر دو اندام ریشه و بخش هوایی دیده شد، غلظت مالون دی آلدهید در ریشه‌های تنش دیده با هر دو فلز نسبت به اندام هوایی بیشتر بود. از طرفی نتایج بیانگر بیشتر بودن غلظت مالون دی آلدهید در هر دو بخش اندام هوایی و ریشه تنش مس نسبت به تنش سرب است. همچنین افزایش تولید رادیکال‌های آزاد در شرایط تنش فلزات سنگین از طریق افزایش غلظت مالون دی آلدهید اثبات شد. افزایش غلظت مالون دی آلدهید و پرولین نسبت به افزایش غلظت فلزات سنگین نشان دهنده ارتباط بین تولید رادیکال‌های آزاد و تجمع پرولین است. در تحقیق این محققین همچنین افزایش معنی‌دار پرولین در هر دو تنش سرب و مس و هر دو اندام بخش هوایی و ریشه دیده شد.

غلظت پرولین در ریشه خرفه هر دو فلز نسبت به اندام هوایی بیشتر بود. از طرفی نتایج بیانگر بیشتر بودن غلظت این ماده در هر دو بخش اندام هوایی و ریشه خرفه، تنش مس نسبت به تنش سرب است. افزایش مالون دی آلدهید، پرولین و تغییر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان نسبت به بالا رفتن غلظت فلزات سنگین، گواهی بر ارتباط بین تولید رادیکال‌های آزاد و افزایش تجمع مواد فوق است. میزان مالون دی آلدهید، پرولین و فعالیت آنزیم پراکسیداز در نمونه‌های ریشه بیشتر از اندام هوایی به‌دست آمد که به دلیل نقش اصلی ریشه گیاه خرفه در تجمع فلزات سنگین است. پایین‌تر بودن فعالیت آنزیم کاتالاز در ریشه‌های تیمار دیده با سرب و مس گواهی بر تجمع بیشتر این فلزات در ریشه و نشان دهنده حساس بودن کاتالاز به دز زیاد فلزات سنگین است. همچنین بررسی نتایج این محققان نشان داد که تأثیرات مخرب مس بیشتر از سرب است. در نهایت نشان داد که گیاه خرفه به دلیل اینکه جمع‌کننده فلزات سنگین است و این تجمع را بیشتر در ناحیه ریشه انجام می‌دهد، می‌توان از آن جهت پالایش خاک‌های آلوده استفاده نمود.

قربانلی و کیاپور (۱۳۹۱) اظهار نمودند که استفاده از کادمیوم، به شدت رشد گیاه خرفه را تحت تأثیر قرار می‌دهد. کاهش جذب عناصر غذایی و کاهش رشد گیاه ممکن است به دلیل بازدارندگی از فعالیت آنزیم‌هایی مانند سوپراکسید دیسموتاز و کاتالاز در نتیجه تنش فلزهای سنگین باشد که ممکن است سیستم فعالیت آنتی‌اکسیدانی را تضعیف نموده و در نهایت

رشد گیاه را کاهش دهد. همچنین تأثیر مستقیم فلزات سنگین در سوخت و ساز سلولی اندام هوایی، ممکن است منجر به کاهش ارتفاع بوته و دیگر ویژگی‌های رشدی در گیاهان تحت تأثیر تنش فلزهای سنگین گردد (دی و همکاران، ۲۰۰۷). به عنوان مثال عملکرد اندام هوایی بادرنجبویه رشد یافته در خاک حاوی فلزات سنگین ۳۸٪ کاهش یافت.

بناویدس و همکاران (۲۰۰۵) اظهار داشتند که کاهش رشد گیاهان در معرض سرب و کادمیوم احتمالاً به دلیل مهار فعالیت‌های متابولیکی مهم مانند تنش اکسایشی (اکسیداتیو)، فتوسنتز و تنفس است. افزایش غلظت فلزهای سنگین سرب و کادمیوم در خاک، سبب کاهش میزان رشد و عملکرد همیشه بهار شد. تأثیر منفی فلز کادمیوم روی رشد و عملکرد همیشه بهار بسیار بیشتر از فلز سرب دیده شد و با این که غلظت کادمیوم در خاک کمتر از سرب بود اما تأثیر شدیدتری در کاهش رشد همیشه بهار نشان داد به طوری که گیاهان بدون میکوریزی در کادمیوم ۱۶ میلی گرم در کیلوگرم خاک، وارد مرحله زایشی نشدند. تلقیح گیاهان با قارچ میکوریزا می‌تواند تا حدی تحمل این گیاه را در رویارویی با تنش فلزهای سنگین بالا ببرد. به طوری که گیاهان تلقیح شده با قارچ میکوریزا رشد و عملکرد بالاتری نسبت به گیاهان بدون میکوریزی در تمام سطوح فلزها داشتند. حتی گیاهان تلقیح شده با قارچ میکوریزا در کادمیوم ۱۶ میلی گرم در کیلوگرم خاک وارد مرحله زایشی شدند.

براساس یافته‌های تحقیق محمدی و همکاران (۱۳۹۲)، در شرایط تنش‌های محیطی از جمله تنش فلزهای سنگین استفاده از میکروارگانیزم‌های سودمند خاک مانند قارچ میکوریزا می‌تواند نقش بسیار مهمی در تحریک رشد گیاه در این شرایط داشته باشد و استفاده از این عامل‌های زیستی می‌تواند به عنوان راهکاری مدیریتی، در مناطق آلوده به فلزهای سنگین در نظر گرفته شود. از مهم‌ترین مسائل مورد توجه در رابطه با پرورش گیاهان دارویی، تغییر کیفیت و کمیت مواد مؤثره این گیاهان تحت شرایط مختلف محیطی است. خاک‌های آلوده به فلزات سنگین می‌توانند به روش‌های شیمیایی، فیزیکی و بیولوژیکی پالایش شوند. بازده عملکرد ایلن دی آمین تترا استیک اسید^۱ در رفع آلاینده‌های فلز سنگین از خاک‌ها، به

1. Ethylene diamine tetra acetic acid (EDTA)

عوامل بسیاری از جمله ترکیبات اجزای سازنده خاک وابسته است. EDTA آنزیمی است که توانایی پیوند با تعدادی از عناصر را داشته و با اتصال به سرب و کادمیوم می تواند آن را از محیط خارج کند.

سرب، کادمیوم و دیگر یون های دوظرفیتی می توانند به عنوان فاکتورهای آنزیم EDTA عمل کنند. نتایج حاکی از معنی دار بودن تیمارهای اعمال شده است. میزان کلروفیل برگ ها، میزان پرولین برگ ها، میزان فعالیت آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز با افزایش غلظت فلزات به طور معنی دار افزایش یافت. همچنین با افزایش غلظت فلزات صفات مورفولوژیکی وزن تر و خشک کاهش یافت. به طور کلی مقدار فلز در ریشه ها، بیشتر از بافت های موجود در خاک است. مسمومیت با فلزات آلوده کننده، تنش اکسیداتیو را القا می کند و می تواند به عنوان تولیدکننده ROS، عمل کند. قرینه و همکاران (۲۰۱۱) در بررسی خود روی گیاه دارویی زعفران^۱ به این نتیجه رسیدند که غلظت روی و مس در اندام هوایی زعفران، در گیاهان میکوریزی بیشتر، غلظت آهن مشابه و غلظت کادمیوم و منگنز در گیاهان میکوریزی کمتر از غیر میکوریزی بوده است. الغمدی^۲ و همکاران (۲۰۱۲) مشاهده کردند که در برگ های *Ju-niperus procera* با افزایش مس، روی، کبالت، سرب و اورانیم، غلظت عناصر کادمیوم، و میزان فلاونوئیدها در برگ افزایش یافتند.

نتایج قربانلی و کیاپور (۱۳۹۱) نشان داد که میزان کلروفیل های گیاه خرفه در شرایط وجود تیمار فلزات سنگین کاهش یافت، در حالی که میزان کاروتنوئیدها، کلروفیل به طور معنی دار روند افزایشی داشت، آنزیم پراکسیداز نسبت به افزایش غلظت مس، فعالیت چشمگیری را از خود نشان داد، همچنین فعالیت پراکسیداز در ریشه بیشتر از اندام هوایی بود. فعالیت آنزیم کاتالاز پایین و کاهشی بود و این روند در غلظت های بالای مس کمتر نیز می شد. به علاوه اینکه در ریشه فعالیت کمتری از این آنزیم نسبت به اندام هوایی دیده شد. اثر ثانویه به وجود آمده از استرس های اکسیداتیو متعاقباً مسئول صدمه به پروتئین ها و اسیدهای نوکلئیک (لامباردی و سباستین^۳، ۲۰۰۲)، و همین طور نقص عملکرد در فرایند سیگنال دهی

1. *Crocus sativus* L.

2. Al-Ghamdi

3. Lombardii & Sebastiani

و سایر صدمات متابولیکی (یورلا، ۲۰۰۵، ملکی و همکاران، ۲۰۱۷) هستند. تجمع غلظت‌های افزایش یافته فلز مس جرقه تولید ROS را می‌زند. ROS به وجود آورنده صدمات اکسیداتیو به غشاء پلاسمایی است. در نهایت، تجزیه اسیدهای چرب چندتایی غیراشباع به دلیل فعالیت پراکسیدی صورت گرفته و یون‌های پراکسید و مالون دی آلدئید آزاد می‌شود که باعث سختی غشاء و در نهایت مرگ سلول می‌گردد (چادھاری و همکاران، ۲۰۰۷ و سوران^۱ و همکاران، ۲۰۱۳).

قربانلی و کیاپور (۱۳۹۳) گزارش نمودند که با افزایش سطح ROS در سلول‌ها، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در گیاه خرفه افزایش می‌یابد و متعاقب با آن تغییری در فعالیت آنزیم‌هایی مانند پراکسیداز، سوپراکسید دیسموتاز و کاتالاز دیده می‌شود. در تحقیق شان افزایش معنی‌دار فعالیت پراکسیداز در هر دو اندام بخش هوایی و ریشه دیده شد. میزان پراکسیداز در ریشه نسبت به اندام هوایی بیشتر بود. کار بر روی کلم قرمز^۲، به عنوان گیاهی سرشار از آنتی‌اکسیدان‌های غیر آنزیمی و آنزیمی، افزایش معنی‌دار آنزیم‌هایی مانند پراکسیداز و سوپراکسید دیسموتاز را در تنش فلزات سنگین اثبات کرد (پاسمیک و همکاران، ۲۰۰۹ و برنی و همکاران، ۲۰۱۸).

در تحقیقی دیگر نیز همین افزایش فعالیت در گیاه اسفناج اثبات گردید (پاندی^۳ و همکاران، ۲۰۰۹). در گیاه گوجه فرنگی غلظت‌های افزایش یافته آرسنیک^۴ سبب افزایش معنی‌دار فعالیت آنزیم پراکسیداز شد که بیانگر مقابله با اثرهای سوء تنش اکسیداتیو است (میتوا^۵ و همکاران، ۲۰۰۵ و مازینسکا و همکاران، ۲۰۱۸). در گیاه حرا ارتباط خطی و مستحکمی بین افزایش میزان جذب فلزات سنگین و افزایش فعالیت آنزیم پراکسیداز، حتی قبل از هرگونه شروع علائم سمیت گیاهی، وجود داشت. با توجه به نتایج قربانلی و کیاپور (۱۳۹۳) به نظر می‌رسد که در گیاه خرفه سیستم دفاع غیر آنزیمی به خصوص ترکیب‌های فنی و آنتوسیانین‌ها به‌طور توأم با سیستم دفاع آنزیمی همکاری می‌نمایند تا بتوانند اثر مخرب تنش را خنثی

1. Suran
2. Red cabbage
3. Pandey
4. Arsenic
5. Miteva

نمایند. هنگام ایجاد هر گونه تثبیت، تضعیف یا افت در سیستم دفاع غیر آنزیمی، سیستم دفاع آنزیمی وظیفه پاکسازی رادیکال‌های آزاد را بر عهده می‌گیرد. البته توانایی گیاهان جهت افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان برای مقابله با اثرهای تنش محدود به نظر می‌رسد. در مطالعاتی نشان داده شده که غلظت‌های افزایش یافته فلزات سنگین در نهایت به کاهش همه آنزیم‌های اکسیداتیو منجر می‌شود (اسچاتزبول و پول، ۲۰۰۲ و کواسیک^۱ و همکاران، ۲۰۱۷). در نتیجه فعالیت آنزیم‌ها در غلظت کم فلزات زیاد و با افزایش غلظت آن‌ها، بعد از گذشت از آستانه‌ای (با توجه به نوع گیاه) به تدریج رو به کاهش می‌گذارد (کائو و همکاران، ۲۰۰۴). تأثیر طولانی مدت فلزات سنگین ابتدا سبب القاء و افزایش فعالیت آنزیم‌ها به خصوص پراکسیدازها و بعد از آن سبب کاهش فعالیت می‌گردد (کیودر^۲ و همکاران، ۲۰۰۴ و ملکی و همکاران، ۲۰۱۷).

در تحقیق قربانلی و کیاپور (۱۳۹۳) کاهش معنی‌دار فعالیت کاتالاز در هر دو اندام بخش هوایی و ریشه خرفه دیده شد، به طوری که میزان کاتالاز در اندام هوایی نسبت به ریشه بیشتر بود. نتایج این محققان همانند آنچه که وانگ و همکاران (۲۰۰۴) به دست آوردند. آن‌ها در آزمایش‌های خود بر روی دانه رسته‌های نوعی کلم^۳ تیمار شده با غلظت‌های مختلف فلز سنگین مس افزایش فعالیت پراکسیداز، سوپراکسید دیسموتاز، آسکوربات پراکسیداز و کاهش کاتالاز را گزارش کردند. از سوی دیگر تحقیق بر روی *Thlaspi caerulescens* تحت تنش روی و کادمیوم کاهش فعالیت این آنزیم را نشان داد و آن را نسبت به این فلزات حساس معرفی نمود (وجسیک^۴ و همکاران، ۲۰۰۶).

کاهش فتوسنتز توسط نیکل به دلیل اختلال در ساختار کلروپلاست، کلروفیل، انتقال الکترون، جلوگیری از فعالیت آنزیم‌های سیکل کلوین و کاهش نفوذ دی‌اکسیدکربن به دلیل بسته شدن روزنه‌ها می‌باشد (سرجین و ایوانو^۵، ۲۰۰۱). به نظر می‌رسد که اثرات سمی نیکل بر گیاهان ناشی از تولید انواع (ROS) مانند آنیون سوپر اکسید، پراکسید (O_2^-) و رادیکال

1. Kovacic

2. Qadir

3. *Brassica junica*

4. Wojcik

5. Seregin & Ivanov

هیدروکسیل (OH°) نیز باشد (چنو همکاران، ۲۰۰۹). پراکسید هیدروژن یکی از گونه‌های اکسیژن فعال محسوب می‌شود که به سرعت در عرض غشاء منتشر می‌شود و باعث اختلال در فرایندهای فیزیولوژیکی گیاه می‌گردد (ماکسیمیک^۱، ۲۰۰۷؛ ملکی و همکاران، ۲۰۱۷ و حسین^۲ و همکاران، ۲۰۱۸). پراکسید هیدروژن باعث اکسیداسیون گروه‌های بازدارنده‌ی قوی چرخه کلوین است و در حضور کاتالیزورهای فلزی خاص یا کلاته‌های فلزی و از طریق واکنش‌های هابر-ویس تولید رادیکال بسیار فعال OH° می‌نماید و سمیت خود را افزایش می‌دهد (سادهاکار^۳ و همکاران، ۲۰۰۱).

نتایج به دست آمده از پژوهش کریمی و همکاران (۱۳۹۲) نشان داد که مسمومیت با سرب در درجه اول بازدارنده رشد ریشه در گیاه کنگر فرنگی است و کاهش توسعه سیستم ریشه‌ای به محدود شدن رشد بخش هوایی هم منتهی می‌شود. کاهش رشد ریشه و بخش هوایی تحت تنش سرب می‌تواند به دلیل تجمع زیاد سرب در ریشه، لیگنینی شدن دیواره تحت تأثیر فلز سنگین (آلمیدا^۴ و همکاران، ۲۰۰۷) تأثیر مستقیم فلز سنگین بر هسته سلولی (داوودا^۵ و همکاران، ۲۰۰۹، کورتس اسلاوا^۶، ۲۰۱۸) و برهم کنش فلزات سنگین با گروه‌های سولفیدریل غشا سلول‌ها و غیرفعال کردن آن‌ها (خودسر و همکاران، ۲۰۰۰) باشد.

یکی از علل کاهش مقدار کلروفیل، مهار بیوسنتز آن به وسیله فلزات سنگین به خصوص سرب است. فلزات سنگین به وسیله مهار آنزیم‌های گاما-آمینو لوولیک اسید و پروتوکلروفیلد ردوکتاز^۷ سبب مهار بیوسنتز کلروفیل می‌شوند. این فلزات ستنز گاما آمینو لوولیک اسید و تشکیل کمپلکس آنزیم پروتوکلروفیلد ردوکتاز با سوسبترا را مهار می‌کنند. برهم‌کنش متقابل فلز سنگین با گروه سولفیدریل آنزیم‌ها مهم‌ترین مکانسیم این مهارها عنوان شده است (خطیبی و همکاران، ۲۰۰۸، سلطانی و همکاران، ۲۰۰۶ و دوآن^۸ و همکاران، ۲۰۱۸). علاوه

1. Maksymiec

2. Hussain

3. Sudhakar

4. Almeida

5. Dawooda

6. Cortés-Eslava

7. Protochlorophyll reductase

8. Duan

بر مهار بیوسنتز کلروفیل به وسیله فلزات سنگین، این فلزات باعث تجزیه زیستی کلروفیل نیز می‌شوند. از اثرات دیگر فلزات سنگین بر بیوسنتز کلروفیل می‌توان به جانشین شدن آن‌ها به جای منیزیم مرکزی کلروفیل اشاره کرد که این جانشینی سبب کاهش دریافت نور به وسیله کلروفیل و منجر به کاهش فتوسنتز می‌شود (شارما و دبی^۱، ۲۰۰۵ و واجرائل و ساراوانان^۲، ۲۰۱۳).

به‌طور کلی نتایج مطالعات مختلف نشان داد که تمامی فلزات سنگین به دلایل ذکر شده می‌توانند باعث کاهش میزان کلروفیل شوند. چنان‌که بررسی اثر نیکل بر گیاه جعفری باعث کاهش معنی‌دار میزان کلروفیل‌ها در این گیاه می‌گردد (خطیبی و همکاران، ۲۰۰۸ و واجرائل و ساراوانان، ۲۰۱۳). در پژوهش کریمی و همکاران (۱۳۹۲) نیز اثر سرب بر گیاه کنگر فرنگی باعث کاهش معنی‌دار در مقادیر کلروفیل کل نسبت به گیاهان شاهد شد که با یافته‌های دیگر همسو می‌باشد. تفاوت مشاهده شده در انباشت سرب در ریشه و بخش هوایی می‌تواند به این دلیل باشد که سمیت‌زدایی سرب ابتدا از بخش ریشه‌ای شروع شده و در پی آن میزان سرب انتقال یافته به بخش هوایی به حداقل برسد یا سمیت‌زدایی بخش هوایی گیاه کنگر فرنگی بیشتر از بخش ریشه‌ای آن باشد. اندازه ذرات خاک، ظرفیت تبادل کاتیونی خاک، همچنین عوامل گیاهی مانند مساحت سطحی ریشه، تراوش‌های ریشه و میزان تبخیر آب، دسترسی به سرب و جذب آن را در گیاهان تحت تأثیر قرار می‌دهد. در سطح ریشه سرب به گروه‌های کربوکسیل اسیدهای اورونیک موجود در موسیلاژها متصل می‌شود که به کاهش جذب فلز در ریشه منتهی می‌شود و به این وسیله از سیستم ریشه‌ای محافظت می‌کند.

همچنین مشخص شده که اکتومیکوریزا می‌تواند جذب، انتقال و مسمومیت سرب در گیاه *Picea abies* Kars را تحت تأثیر قرار دهد (مارسچنر^۳ و همکاران، ۱۹۹۶). (سرب در ریشه‌ها براساس اتصال به محل‌های تغییر پذیر یون، روی دیواره سلول‌ها و رسوب فوق سلولی و اساساً به شکل کربنات سرب ذخیره شده در دیواره سلول‌ها می‌باشد. افزودن کلات‌های ترکیبی مانند EDTA به طور مؤثری از حبس سرب دیواره سلولی جلوگیری کرده و آن را برای

1. Sharma & Dubey

2. Vajravel & Saravanan

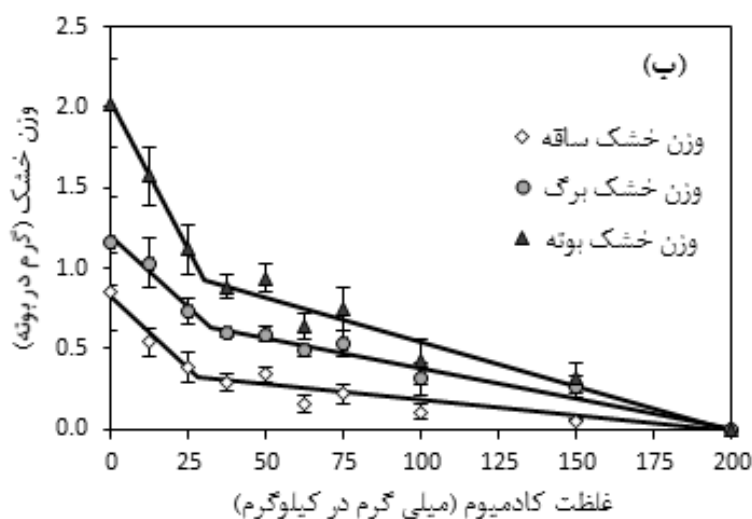
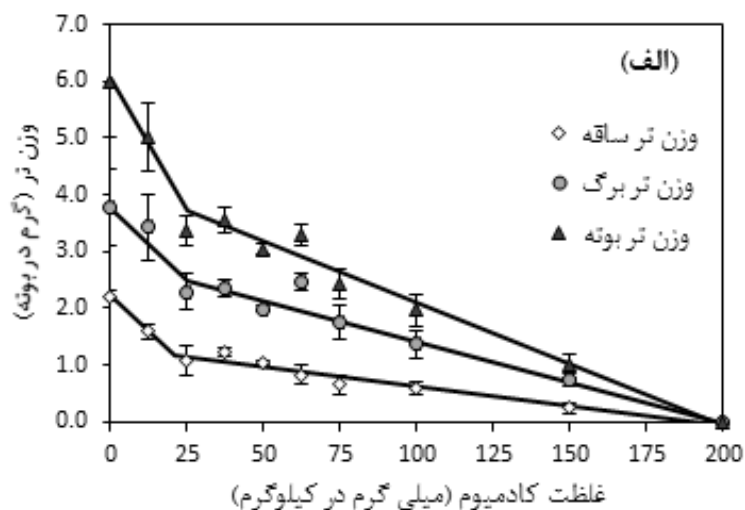
3. Marschner

نقل مکان به اندام فوقانی در دسترس قرار می‌دهد (سلطانی و همکاران، ۲۰۰۶). توجه به این که گیاه بیش انباشت‌گر سرب گیاهی است که توانایی انباشت بیش از ۱۰۰ میلی‌گرم بر کیلوگرم سرب را در بخش هوایی داشته باشد بدون آن که تأثیری بر رشد و نمو آن داشته باشد (بیکرو بروک^۱، ۱۹۸۹) و با توجه به مقادیر جذب شده سرب در اندام هوایی گیاه کنگر فرنگی، نمی‌توان این گونه را گیاه بیش انباشت‌گر سرب معرفی کرد. البته با در نظر گرفتن جذب قابل توجه سرب در ریشه، انتقال نسبتاً مناسب آن به بخش هوایی و توانایی مقاومت به تنش سرب تا غلظت ۱۰۰۰ میکرومولار بدون نشان دادن علایم پژمردگی و زرد شدن برگ‌ها می‌توان پاسخ گیاه کنگر فرنگی به تنش سرب را شبیه رفتار گیاهان مقاوم به سرب اعلام کرد.

کریمی و همکاران (۱۳۹۲) همچنین در نتایج به دست آمده از آزمایش خود بر روی کنگر فرنگی نشان دادند که سطوح مختلف غلظت سرب تأثیر معنی‌داری بر کلروفیل a، b خصوصیات فیزیولوژیکی ریشه و اندام هوایی شامل وزن خشک، سطح برگ، میزان کلروفیل‌های a، b و کل دارد. همچنین خاطر نشان شدند، با افزایش غلظت سرب، مقادیر کمی تمامی صفات فوق به‌طور معنی‌داری نسبت به تیمار شاهد کاهش یافت. علایم مورفولوژی سمیت سرب به صورت کاهش سطح برگ، کاهش رشد و همچنین تغییر رنگ ریشه‌ها به رنگ قهوه‌ای بود. میزان انباشت سرب در ریشه و اندام هوایی گیاه کنگر فرنگی و توانایی مقاومت به تنش سرب تا غلظت ۱۰۰۰ میکرومولار بدون نشان دادن علایم پژمردگی و زرد شدن برگ‌ها نشان از کارایی مناسب این گیاه برای گیاه پالایی در مناطق آلوده به سرب می‌باشد.

یعقوبیان و همکاران (۱۳۹۵) نیز بیان نمودند که وزن تر و خشک اندام‌های رویشی گیاه بادرنجبویه با افزایش غلظت کادمیوم خاک از صفر تا ۲۰۰ میلی‌گرم در کیلوگرم به شدت کاهش نشان داده و در غلظت بالای کادمیوم (۲۰۰ میلی‌گرم در کیلوگرم) به صفر رسید. حال آن که در آزمایش مشابهی این گستره برای گیاه خرفه بین صفر تا حدود ۳۰۰ میلی‌گرم در کیلوگرم به دست آمده است، همچنین شیب کاهش این صفات در غلظت‌های متفاوت عنصر سنگین

متغیر بود، به طوری که جهت توصیف روند تغییرات صفات مذکور در پاسخ به افزایش غلظت کادمیوم خاک از مدل دو تکه‌ای استفاده گردید. براساس نتایج این پژوهش گران (۱۳۹۵)، بیشترین حساسیت وزن تر و خشک اندام‌های رویشی گیاه بادرنجبویه به سمیت کادمیوم در سطوح پایین آن مشاهده شد. وزن تر ساقه، برگ و شاخساره با افزایش غلظت کادمیوم خاک تا ۲۵، ۲۵، ۲۰/۹۰ میلی گرم در کیلوگرم، به صورت خطی و با شیب زیاد به ترتیب (۰/۴۹۶-، ۰/۵۲۲-، ۰/۰۹۴۱-) واحد کاهش نشان داده و به ترتیب به ۵۳/۰۷، ۶۵/۴۸ و ۶۱/۲۱ درصد تیمار شاهد (سطح صفر کادمیوم) رسید. سپس با افزایش غلظت کادمیوم تا ۲۰۰ میلی گرم در کیلوگرم، با روند ملایم‌تری (به ترتیب ۰/۰۰۶۹-، ۰/۰۱۴۳- و ۰/۰۲۱۵-) واحد کاهش یافت. وزن خشک ساقه، برگ و شاخساره نیز در پاسخ به افزایش کادمیوم خاک عکس‌العمل مشابهی نشان داد، با این تفاوت که نقطه چرخش معادلات مربوط به آن‌ها در غلظت بالاتری (به ترتیب ۲۸/۰۴، ۳۳/۱۹ و ۳۰/۲۶) نسبت به وزن تر قرار داشته و در این غلظت نیز کاهش کمتری نشان داده و به ترتیب ۳۸/۸۲، ۵۲/۶۶ و ۴۶/۰۷ درصد شاهد رسید. در آزمایش یعقوبیان و همکاران (۱۳۹۵) همچنین نشان داده شد که در غلظت‌های پایین کادمیوم، حدود صفر تا ۷۵ میلی گرم در کیلوگرم خاک، وزن خشک گیاه در مقایسه با وزن تر آن حساسیت بیشتری نسبت به سمیت کادمیوم نشان داد. به طوری که وزن تر شاخساره در غلظت حدود ۶۰ میلی گرم در کیلوگرم به ۵۰ درصد از حداکثر مقدار خود (در شاهد) رسید، در صورتی که این غلظت برای وزن خشک شاخساره، حدود ۳۰ میلی گرم بود (شکل ۳-۳).



شکل ۳-۳ روند تغییرات وزن تر (الف) و خشک (ب) ساقه، برگ و شاخساره گیاه دارویی بادرنجبویه در پاسخ به افزایش غلظت کادمیوم خاک در گیاه بادرنجبویه با استفاده از مدل دو تکه‌ای (معادله ۱۰) اقتباس از یعقوبیان و همکاران (۱۳۹۵)

اکم و همکاران (۲۰۱۵) در بررسی تاثیر تیمارهای کادمیوم و آلومینیوم در ماده خشک گیاه

Drimia elata (Jacq.) گزارش نمودند، پایین‌ترین غلظت آلومینیوم (۵۰۰ میلی‌گرم در لیتر) و کادمیوم (۲ میلی‌گرم در لیتر) تأثیری بر ماده خشک گیاه *D.elata* نداشت، در صورتی که تیمار (۲ میلی‌گرم در لیتر) کادمیوم به‌طور قابل توجهی ماده خشک ساقه را کاهش داد. کاهش قابل توجهی در هر دو وزن ساقه و ماده خشک گیاه در غلظت‌های بالاتر با تیمار کادمیوم و آلومینیوم وجود داشت. ماده خشک گیاه تحت تیمارهای تلفیقی کادمیوم و آلومینیوم گیاهان نیز تفاوت قابل توجهی از تیمارهای منفرد، از خود نشان داد و همچنین نشان می‌دهد که ترکیبی از ترکیبات کادمیوم و آلومینیوم باعث افزایش اثرات بازدارندگی بر رشد *D.elata* نشد.

هیچ‌یک از تیمارهای کادمیوم یا آلومینیوم در گیاهان کنترل شده یافت نشد. با افزایش غلظت کادمیوم و آلومینیوم میزان آلومینیوم و کادمیوم انباشته شده در *D.elata* به‌طور قابل توجهی افزایش یافت. غلظت این عناصر در پیاز گل‌ها نسبت به شاخه‌ها بیشتر بود. استفاده تلفیقی از فلزات سنگین در غلظت‌های متوسط (کادمیوم ۵ میلی‌گرم در لیتر و آلومینیوم ۱۰۰۰ میلی‌گرم بر لیتر) افزایش کمی را در جذب این عناصر در پیاز گل‌ها و شاخه‌ها در مقایسه با زمانی که کادمیوم و آلومینیوم به‌طور جداگانه اعمال شد، نشان داده شد. کاهش قابل ملاحظه‌ای در جذب و انباشته شدن کادمیوم و آلومینیوم در بالاترین غلظت تیمارهای تلفیق شده عناصر سنگین وجود داشت (کادمیوم ۱۰ میلی‌گرم در لیتر و آلومینیوم ۱۵۰۰ میلی‌گرم بر لیتر) پاسخ فیزیولوژیکی *D.elata* به قرار گرفتن در معرض تنش فلزات سنگین نشان دهنده کاهش قابل توجهی در میزان کلروفیل a و b و محتوای کل کلروفیل در تمامی تیمارها بود، به استثنای کمترین میزان مصرف آلومینیوم (۵۰۰ میلی‌گرم در لیتر) که تأثیر معنی‌داری نداشت. بالاترین غلظت تیمار آلومینیوم (۱۵۰۰ میلی‌گرم در لیتر) که به‌طور جداگانه اعمال شده و در ترکیب با کادمیوم در کمترین مقدار خود، محتوای کلروفیل را تقریباً چهار برابر کمتر از تیمار کنترل به خود اختصاص داد. با افزایش غلظت آلومینیوم و کادمیوم غلظت پرولین در سر شاخه‌های *D.elata* به‌طور معنی‌داری در مقایسه با تیمار کنترل، افزایش یافت. در بالاترین غلظت ۱۵۰۰ میلی‌گرم در لیتر نیز میزان آلومینیوم نسبت به شاهد ۴ برابر افزایش یافت.

نشانه‌ی اولیه سمیت آلومینیوم در گیاه، جلوگیری از رشد ریشه است که منجر به کمبود مواد مغذی و کاهش عملکرد می‌گردد (شمسی و همکاران، ۲۰۰۷). در مطالعه اکم و همکاران

(۲۰۱۴)، رشد *D. elata* تحت تأثیر غلظت نسبتاً کم کادمیوم و آلومینیوم قرار نگرفت، اما غلظت‌های بالاتر تأثیر منفی بر روی رشد داشتند. رشد *D. elata* در خاک آلوده به فلز سنگین می‌تواند به‌طور بالقوه باعث کاهش رشد سریع‌تر گیاه شود و از ماده خشک کمتری برخوردار باشد. رشد آهسته ممکن است بر پتانسیل گیاهان دارویی تأثیر بگذارد. گونه‌های گیاهی که غلظت‌های بالای کادمیوم و آلومینیوم را در بافت‌های آن‌ها وجود دارد (< ۱۰۰ میلی‌گرم / کیلوگرم و < ۱۰۰۰ میلی‌گرم بر کیلوگرم) به عنوان تجمع‌کننده بالای^۱ این عناصر در نظر گرفته شده است (بیکر و همکاران، ۱۹۹۴ و جانسن^۲ و همکاران، ۲۰۰۲). از داده‌های موجود در مطالعه اکم و همکاران (۲۰۱۴) چنین برداشت می‌شود که هر چند *D. elata* هر دو غلظت کادمیوم و آلومینیوم انباشته شده را در بردارد اما نمی‌توان آن را به عنوان گیاهان تجمع‌کننده فلزات طبقه‌بندی کرد. به طور کلی، از پیازهای گل *D. elata* در طب سنتی استفاده می‌شود و تا به حال محتوای کادمیوم و آلومینیوم بالاتری نسبت به شاخه‌ها داشتند، گرچه هنگامی که در معرض تنش فلزات سنگین قرار می‌گیرد، به عنوان یک تجمع‌کننده بیش از حد اکسیژن طبقه‌بندی نمی‌شود، اما در مطالعه این محققان، *D. elata* قادر به جمع‌آوری سطوح بالای کادمیوم و آلومینیوم در پیازهای گل که بالاتر از حد ایمنی توصیه شده به ترتیب برای کادمیوم و آلومینیوم 0.3 mg kg^{-1} و 15 mg kg^{-1} می‌باشد (سازمان بهداشت جهانی^۳، ۲۰۰۷).

اصولاً اختلالات فیزیولوژیکی تحت تأثیر غلظت‌های بالای فلزات سنگین در گیاهان رخ می‌دهد. سمیت کادمیوم با متابولیسم برخی از آن‌ها مواجه است که اثر بر ریز مغذی‌ها در متابولیسم دی‌اکسیدکربن کربن و در نهایت در متابولیسم فتوسنتزی اختلال ایجاد می‌کند (پراساد، ۲۰۰۵). کادمیوم تغییراتی را در فرآیند کلروپلاست و بیوسنتز کلروفیل القا می‌کند (دی‌کائو^۴ و همکاران، ۲۰۰۱ و ژائو^۵ و همکاران، ۲۰۱۸). اثر سمی آلومینیوم نیز دستگاه فتوسنتزی بسیاری از گونه‌های گیاهی را مهار می‌کند (آکایا و تاکناکا^۶، ۲۰۰۱). در مطالعه اکم و

1. Hyperaccumulator

2. Jansen

3. World Health Organization (WHO)

4. Di Cagno

5. Zhao

6. Akaya & Takenaka

همکاران (۲۰۱۴) افزایش غلظت کادمیوم و آلومینیوم هر دو به طور جداگانه و در حالت تلفیقی، به طور قابل توجهی محتوای کلروفیل را کاهش دادند. تجمع پرولین یکی از مهم ترین واکنش های تطبیقی گیاهان متداول به تنش های فلزات سنگین می باشد. (بالستراس^۱ و همکاران، ۲۰۰۵ و تیان^۲ و همکاران، ۲۰۱۶). این مربوط به تنظیمات اسمزی و ردکس، کلاته کردن فلزات و مهار رادیکال های آزاد می باشد (پروین و همکاران، ۲۰۱۲).

شرایط اکسید کننده و پاسخ آنتی اکسیدانی گیاهان دارویی برای مقابله با تنش فلزات سنگین باعث تغییرات چندین فرایند شیمیایی، فیزیولوژیک و مورفولوژیک در رشد، فتوسنتز، سنتز پروتئین، متابولیسم لیپید، تنفس و تولید انرژی گیاهان می گردد (الزاولی^۳ و همکاران، ۲۰۰۷، شارما و دیتز^۴، ۲۰۰۹ و ژانگ و همکاران، ۲۰۱۸). در حالی که در شرایط طبیعی رشد، بسیاری از فرآیندهای متابولیک مانند فتوسنتز و تنفس تولید ROS می کند. با این حال، تعادلی بین تولید و سم زدایی ROS در سطح سلول وجود دارد. بسیاری از تنش هایی مانند فلزات سنگین باعث افزایش تولید ROS با به هم زدن تعادل بین تولید ROS و سم زدایی می شوند و باعث ایجاد تنش اکسیداتیو در سلول های گیاهی می شود (میتلر^۵، ۲۰۰۲). مکانیسم های جارو کردن و سم زدایی ROS توسط برخی آنزیم های آنتی اکسیدانی انجام می گیرد. اصول سمیت فلزی به سه دلیل اصلی مهم است: (۱) رابطه متقابل مستقیم با پروتئین به علت وابستگی آن ها به گروه های تیول، هیسیتیدیل و کربوکسیل که این فلزات با هدف قرار دادن ساختار، کاتالیزور و انتقال سلول عمل می کنند. (ii) تحریک ROS که دفاع آنتی اکسیدان را تغییر می دهد و باعث تنش اکسیداتیو می گردد. (۳) جابجایی کاتیون های ضروری از مکان های خاص اتصال دهنده، باعث فروپاشی عملکرد می گردد (شارما و دیتز، ۲۰۰۹).

در مقابل تنش فلزات سنگین فعالیت فیزیولوژیکی غیر اکسایشی (به عنوان مثال، Zn، Pb، Ni، Mn، Hg، Co، Cd، As)، مجدد فلزات فعالی را مانند Cu، Cr و Fe به طور مستقیم باعث افزایش تولید ROS از طریق واکنش های فنتون و هابر-ویس فلز می شود و

1. Balestrasse

2. Tian

3. Elzaawely

4. Sharma & Dietz

5. Mittler

ممکن است باعث تنش اکسیدکننده در سلول‌های گیاهی گردد (کواسیک و باکر^۱، ۲۰۰۸، بن ساد و همکاران، ۲۰۱۸، کواسیک و همکاران، ۲۰۰۹b و کواسیک و همکاران، ۲۰۰۶) اجزای اصلی حساس آسیب‌پذیر توسط ROS لیپیدها (پراکسیداسیون اسید چرب اشباع در غشاء)، پروتئین‌ها (دنا توره شدن) کربوهیدرات‌ها و اسید نوکلئیک (DNA و RNA) می‌باشند (بلوخینا^۲ و همکاران، ۲۰۰۳ و کیتلوا^۳ و همکاران، ۲۰۱۷).

۳-۳ اثر کادمیوم بر فعالیت دستگاه فتوسنتزی و مؤلفه‌های فلورسانس کلروفیل

کادمیوم باعث آسیب به دستگاه فتوسنتزی، کاهش فعالیت رویسکو در چرخه کالوین، کاهش آسیمیلاسیون کربوهیدرات (ریورا-برسیل^۴ و همکاران، ۲۰۰۲ و آهسان^۵ و همکاران، ۲۰۱۴)، آسیب به فتوسیستم I و II و در نتیجه کاهش حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم F_v/F_m یا فتوسیستم II و افزایش خاموشی غیرفتوشیمیایی می‌گردد (دلاور و همکاران، ۲۰۱۱). همچنین، کادمیوم با محدود ساختن فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی باعث بروز تنش اکسیداتیو در سلول‌ها و در نهایت کاهش رشد و عملکرد گیاه می‌شود. انرژی نوری جذب شده توسط کلروفیل در برگ گیاه در سه فرآیند که مکمل هم هستند مورد استفاده قرار می‌گیرد، بخشی در فرآیند فتوشیمیایی برای راه‌اندازی فتوسنتز استفاده می‌شود و انرژی اضافی یا به صورت گرما هدر می‌رود و یا به صورت نور قرمز و به عنوان فلورسانس کلروفیل از فتوسیستم II بازتاب داده می‌شود (بیکر، ۲۰۰۸). بنابراین، با اندازه‌گیری فلورسانس کلروفیل می‌توان اطلاعات مفیدی در مورد تغییرات کارایی فتوشیمیایی و هدر رفت گرمایی در شرایط مختلف رشدی گیاه، از جمله تحت تنش عناصر سنگین به دست آورد (یعقوبیان و همکاران، ۱۳۹۵).

در آزمایش یعقوبیان و همکاران (۱۳۹۵) و یعقوبیان و همکاران (۲۰۱۶)، برای اندازه‌گیری متغیرهای فلورسانس از معادلات زیر استفاده گردید. فلورسانس حداقل (F_0) و حداکثر (F_m).

1. Kovacic & Backor
2. Blokhina
3. Kintlová
4. Rivera- Becerril
5. Ahsan

فلورسانس متغیر (F_v)، حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم II (F_v/F_m)، کارایی کمپلکس تجزیه کننده آب در سمت دهنده فتوسیستم II (F_v/F_o) به ترتیب با استفاده از معادلات ۱ تا ۳ محاسبه گردید. سپس فلورسانس حداقل در مرحله روشنایی (F_o')، فلورسانس حداکثر در مرحله روشنایی (F_m') و فلورسانس پایدار (F_t') تحت نور فعال فتوستتزی و در برگ‌های سازگار به روشنایی اندازه گیری شد. با استفاده از متغیرهای تعیین شده در برگ‌های سازگار به تاریکی و روشنایی، کارایی کوانتومی فتوشیمیایی مؤثر فتوسیستم II [$Y(II)$]، کارایی کوانتومی غیرفتوشیمیایی تنظیم شده فتوسیستم II [$Y(NPQ)$]، کارایی کوانتومی غیرفتوشیمیایی تنظیم نشده فتوسیستم II [$Y(NO)$]، خاموشی غیرفتوشیمیایی (NPQ) و نرخ انتقال الکترون^۲ (ETR) براساس معادله‌های ۴ تا ۸ محاسبه گردید (جدول ۱-۳).

جدول ۱-۳ معادلات به کار برده شده در اندازه گیری متغیرهای فلورسانس اقتباس از یعقوبیان و همکاران (۱۳۹۶)

$F_v = F_m - F_o$	معادله (۱)
$F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$	معادله (۲)
$F_v/F_o = (F_m - F_o)/F_o$	معادله (۳)
$Y(II) = (F_m' - F_t)/F_m'$	معادله (۴)
$Y(NPQ) = (F_t/F_m') - (F_t/F_m)$	معادله (۵)
$Y(NO) = F_t/F_m$	معادله (۶)
$NPQ = F_m - F_m' / F_m'$	معادله (۶)

در آزمایش یعقوبیان و همکاران (۱۳۹۵)، همچنین برای توصیف صفات رویشی و پارامترهای فلورسانس کلروفیل از معادلات خطی (معادله ۹) و دو تکه‌ای (معادله ۱۰) پیشنهاد شده توسط بخشنده و همکاران (۲۰۱۲) استفاده شده است.

1. Activity of the water-splitting complex on the donor side of the PSII

2. Electron transport rate (ETR)

$$y = b_1 x + a \quad \text{معادله (۹)}$$

$$y = b_1 x + a \quad \text{if } x \leq x_0$$

$$y = b_1 x + a + b_2 (x - x_0) \quad \text{if } x > x_0 \quad \text{معادله (۱۰)}$$

که در آن، y مقدار پیش‌بینی شده برای صفات مورد نظر، a مقدار ثابت در غلظت صفر کادمیوم، x غلظت کادمیوم در خاک، x_0 نقطه چرخش بین دو فاز معادله و b_1 و b_2 شیب تغییرات صفات (کاهشی یا افزایشی) به ترتیب در فاز یک و دو معادله هستند. با توجه به عدم رشد گیاه در سطوح کادمیوم بالاتر از ۱۵۰ میلی گرم در کیلوگرم خاک، صفات مورفولوژیکی و وزن تر و خشک اندام‌های گیاهی تا سطح ۲۰۰ میلی گرم و متغیرهای فلورسانس کلروفیل و همچنین سبزینگی برگ تا سطح ۱۵۰ میلی گرم در کیلوگرم برازش داده شدند.

براساس یافته‌های یعقوبیان و همکاران (۱۳۹۵)، با افزایش غلظت کادمیوم خاک از صفر تا حدود ۷۵ میلی گرم در کیلوگرم F_0 به صورت خطی با شیب 0.0011 واحد افزایش و F_v/F_m و F_v/F_0 به ترتیب با شیب -0.0001 و -0.0032 واحد کاهش نشان داد، ولی در ادامه و در غلظت‌های بالای کادمیوم (حدود ۷۵ تا ۱۵۰ میلی گرم در کیلوگرم) شیب تغییرات هر سه متغیر در گیاه بادرنجبویه کاهش یافت (شکل ۳-۴، الف، ج، د). با این وجود افزایش غلظت کادمیوم خاک اثر معنی‌داری بر F_m نداشت (شکل ۳-۴، ب). F_0 و F_m مقادیری از فلورسانس را نشان می‌دهند که در طی آن، Q_A به ترتیب در حداکثر اکسیداسیون مراکز واکنشی (فتوسیستم II باز^۱) و حداکثر احیا (مراکز واکنشی سامانه نوری II بسته^۲) خود قرار دارد (مکسول و جانسون ۲۰۰۰). افزایش F_0 نشان از آسیب به زنجیره انتقال الکترون سامانه نوری در اثر کاهش ظرفیت کوئینون Q_A و عدم اکسیداسیون کامل آن به دلیل جریان کند الکترون در طول مسیر سامانه نوری II در مجموع غیر فعال شدن سامانه نوری II دارد. F_v/F_m حداکثر کارایی کوانتومی سامانه نوری II است که طی آن نور جذبی برای احیای Q_A مصرف می‌شود و به عنوان شاخصی برای کارایی فتوسنتزی به کار می‌رود (بیکر، ۲۰۰۸ و مکسول و جانسون،

1. Open photosystem

2. Closed photosystem

(۲۰۰۰). مکسول و جانسون (۲۰۰۰) هم‌چنین بیان داشتند که مقدار بهینه F_v/F_m برای گیاه حدود ۰/۸۳ است. حال آنکه در آزمایش یعقوبیان و همکاران (۱۳۹۵) مقدار بهینه F_v/F_m برای گیاه بادرنجبویه حدود ۰/۷۹ به دست آمد (شکل ۳-۴، ج).

نتایج یعقوبیان و همکاران (۱۳۹۵) نیز نشان داد، روند تغییرات کارایی کوانتومی فتوشیمیایی مؤثر سامانه نوری II [Y(II)]، کارایی کوانتومی غیرفتوشیمیایی تنظیم شده فتوسیستم II [Y(NPQ)] و کارایی کوانتومی غیرفتوشیمیایی تنظیم نشده فتوسیستم II [Y(NO)] در پاسخ به افزایش غلظت کادمیوم خاک، به صورت معادله دو تکه‌ای بود (شکل ۳-۴، ه، ز، و). با افزایش غلظت کادمیوم خاک از صفر تا حدود ۷۵ میلی گرم در کیلوگرم، Y(II) به صورت خطی و با شیب ۰/۰۰۰۲- کاهش یافته و از ۰/۷۲۶ به ۰/۷۰۹ (۲/۳۱ درصد کاهش نسبت به سطح صفر کادمیوم) رسید، ولی با افزایش بیشتر غلظت کادمیوم، شیب تغییرات آن افزایش یافت (۰/۰۰۰۶- واحد)، به طوری که در غلظت ۱۵۰ میلی گرم کادمیوم، نسبت به غلظت ۷۵، ۶/۹۶ درصد کاهش نشان داد (شکل ۳-۴، ه).

برخلاف Y(II)، روند تغییرات Y(NPQ) و Y(NO) در قبال افزایش غلظت کادمیوم به صورت افزایشی بوده و در غلظت ۱۵۰ میلی گرم نسبت به غلظت صفر آن به ترتیب حدود ۳۲ و ۱۶ درصد افزایش یافت. بیشترین شیب تغییرات پارامترهای مذکور نیز در سطوح بالای کادمیوم خاک (غلظت حدود ۷۵ تا ۱۵۰ میلی گرم در کیلوگرم) مشاهده گردید به ترتیب ۰/۰۰۰۵ و ۰/۰۰۰۲ واحد بود (شکل ۳-۴، و، ز). از آنجایی که Y(II)، عملکرد فتوشیمیایی بوده و به طور مستقیم با سرعت اسیمیلاسیون CO_2 مرتبط است. بنابراین، کاهش Y(II) در این بررسی نشان دهنده کاهش سرعت فرایند فتوسنتزی و محدودیت اسیمیلاسیون CO_2 در اثر سمیت کادمیوم است. Y(NPQ) عملکرد هدر رفت گرمایی تنظیم شده و Y(NO) عملکرد هدر رفت گرمایی تنظیم نشده است که بازتاب فرایند خاموشی غیرفتوشیمیایی می‌باشند. هدر رفت گرمایی تنظیم شده یک فرایند اتلافی مربوط به سیستم حفاظت نوری و برای حفاظت فتوسیستم II محسوب می‌شود، ولی هدر رفت گرمایی تنظیم نشده فرایند اتلافی است که مربوط به سایر اجزای غیر مرتبط با حفاظت نوری است و موجب غیرفعال شدن سامانه نوری II می‌گردد. Y(NPQ)، Y(II)، و Y(NO) که به عنوان عملکردهای کوانتومی

شناخته می‌شوند، مکمل یکدیگر بوده و جمع آن‌ها برابر با یک است (شکل ۳-۶) (کرامر^۱ و همکاران، ۲۰۰۴، لی و همکاران، ۲۰۰۸ و یامت^۲ و همکاران، ۲۰۱۵).

خاموشی غیرفتوشیمیایی (NPQ) با افزایش سمیت کادمیوم به صورت خطی و با شیب ۰/۰۰۰۹ واحد در گیاه بادرنجبویه افزایش نشان داد ولی براساس نتایج حاصل از رگرسیونی داده‌های آزمایش، تغییرات این پارامتر در قبال افزایش غلظت کادمیوم خاک، معنی‌دار نبود (شکل ۳-۴ ح). افزایش NPQ حاکی از ظرفیت بالای چرخه گزانتوفیل و توانایی گیاه در دفع تنش از طریق هدر دادن انرژی به صورت گرما و عمدتاً چرخه گزانتوفیل می‌باشد (مکسول و جانسون، ۲۰۰۰ و استراچ^۳ و همکاران، ۲۰۱۶).

لی و همکاران (۲۰۱۵) در گیاه *Elsholtzia argyi* و لوپز-میلان^۴ و همکاران (۲۰۰۹) در گیاه گوجه‌فرنگی، افزایش NPQ را تحت تنش کادمیوم گزارش نمودند. همچنین، لی و همکاران (۲۰۱۵) بیان داشتند که افزایش غلظت کادمیوم خاک می‌تواند F_0 ، F_m و F_v را افزایش و F_v/F_0 ، F_m و $Y(II)$ را کاهش داده و در نتیجه باعث محدودیت اسیمیلاسیون دی‌اکسیدکربن در گیاهان می‌شود. در پژوهش یعقوبیان و همکاران (۱۳۹۵) بیشترین تغییرات در بین پارامترهای فلورسانس کلروفیل در $Y(NPQ)$ مشاهده شد، به طوری که در غلظت کادمیوم حدود ۷۰ و ۱۵۰ میلی گرم در کیلوگرم خاک به ترتیب حدود ۷ و ۳۲ درصد نسبت به غلظت صفر کادمیم در گیاه بادرنجبویه افزایش نشان داد.

شکل (۳-۵) رابطه بین غلظت کادمیوم در خاک و سبزینگی^۵ و رنگدانه‌های فتوسنتزی (کلروفیل a، کلروفیل b و کارتنوئید) را در گیاه خرفه نشان می‌دهد. همچنین با افزایش غلظت کادمیوم در خاک مقدار کلروفیل a، سبزینگی و کلروفیل b به میزان قابل توجهی کاهش یافته است (شکل ۳-۵ a-c). با افزایش غلظت کادمیوم در خاک مقدار کارتنوئید در گیاه خرفه کاهش خطی ($R^2=0.73$)، (شکل ۳-۵ d) نشان داد. در مطالعه‌ی این محققان همچنین نشان

1. Kramer

2. Yemets

3. Strauch

4. Lopez- Millan

5. SPAD

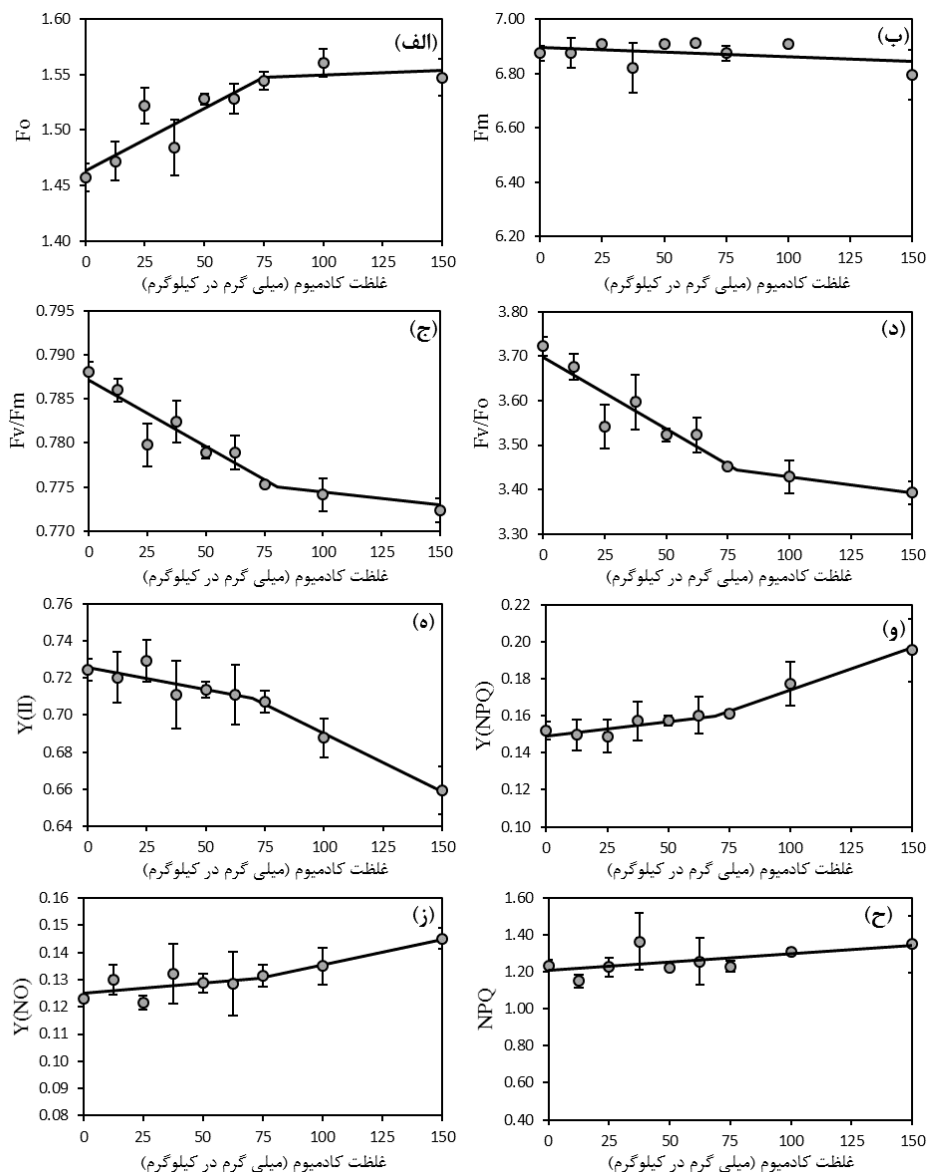
داده شد هنگامی که گیاه خرفه تحت غلظت کادمیوم ۳۰۰ میلی گرم بر کیلوگرم کادمیوم در خاک قرار می گیرد، مقدار کاهش در سبزی‌نگی به ۱۷ درصد می‌رسد، همچنین با افزایش شیب غلظت کادمیوم (۳۰۰ میلی گرم بر کیلوگرم) مقدار کلروفیل b حساسیت بیشتری نسبت به کلروفیل a داشت و مقدار آن به شدت کاهش یافت، شایان ذکر است میزان کلروفیل a و کلروفیل b به ترتیب به میزان ۳۵ و ۴۱ درصد کاهش یافت (شکل ۵-۳) (یعقوبیان و همکاران، ۲۰۱۶).

همان‌طور که در شکل ۷-۳ نشان داده شده است، فلورسانس حداقل (F_0)، فلورسانس متغیر (F_v) و حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم II (F_v/F_m)، غلظت کادمیوم در خاک با استفاده از یک مدل دو تکه‌ای در گیاه خرفه توصیف گردید (شکل ۷-۳a، ۷-۳c و ۷-۳d)، در حالی که فلورسانس حداکثر (F_m) با مدل خطی برازش داده شد. پارامترهای فلورسانس حداقل، فلورسانس متغیر و حداکثر کارایی کوانتوم فتوشیمیایی فتوسیستم II به‌طور معنی‌داری تحت تأثیر غلظت کادمیوم قرار گرفتند. افزایش غلظت کادمیوم در خاک باعث افزایش خطی در فلورسانس حداقل شد، در حالی که فلورسانس متغیر و F_v/F_m در غلظت پایین کادمیوم (۱۰۰-۳۰۰ میلی گرم بر کیلوگرم) کاهش یافت. این کاهش شیب در غلظت‌های بالاتر کادمیوم در محدوده ی ۳۰۰-۱۰۰۰ میلی گرم بر کیلوگرم برای F_v تقریباً ثابت شد. با این وجود، افزایش در غلظت کادمیوم در خاک اثر معنی‌داری بر فلورسانس حداکثر نداشت. همانگونه که در قسمت‌های قبلی ذکر گردید، پارامترهای فلورسانس حداقل و حداکثر مقادیری از فلورسانس را نشان می‌دهند که در طی آن Q_A به ترتیب در حداکثر اکسیداسیون (مراکز واکنشی فتوسیستمی باز) و (مراکز واکنشی فتوسیستمی بسته) خود قرار دارند را به ترتیب کاهش داد. همچنین برای فلورسانس متغیر نشان داده شد که توانایی فتوسیستم II برای انجام فرایند فتوشیمیایی (Q_A) کاهش یافت و F_v/F_m که حداکثر کارایی کوانتومی سامانه نوری II است که طی آن نور جذبی برای احیای (Q_A) مصرف می‌شود نیز کاهش یافت.

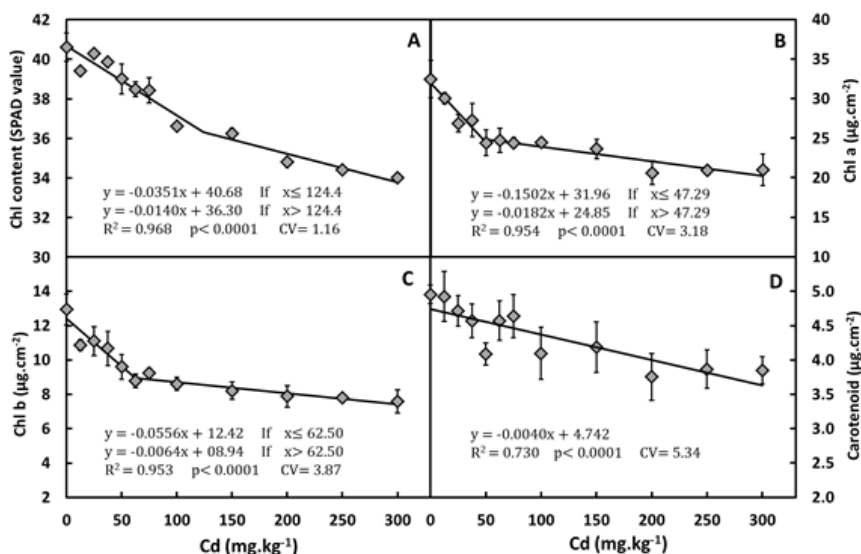
جهت توصیف روند تغییرات کارایی کوانتومی فتوشیمیایی مؤثر فتوسیستم II ($Y(II)$)، کارایی کوانتومی غیرفتوشیمیایی تنظیم شده $Y(NPQ)$ و کارایی کوانتومی غیرفتوشیمیایی تنظیم نشده $Y(NO)$ مذکور در پاسخ به افزایش غلظت کادمیوم خاک از مدل دو تکه‌ای در گیاه

خرفه استفاده گردید (شکل ۳-۷ e, f, g). هنگامی که غلظت کادمیوم از ۰ تا ۳۰۰ میلی‌گرم بر کیلوگرم افزایش یافت، کارایی کوانتومی فتوشیمیایی مؤثر فتوسیستم II $Y(II)$ ، از ۰/۷۳ به ۰/۵۹ رسید و این کاهش حدود (۲۰٪) بود، در حالی که $Y(NPQ)$ و $Y(NO)$ به ترتیب به میزان ۵۴ و ۴۸ درصد افزایش یافته است (شکل ۳-۷-e-g و شکل ۳-۸). همان‌طور که در شکل ۳-۷-e-g، نشان داده شده است. بیشترین تغییرات در $Y(NPQ)$ ، $Y(II)$ و $Y(NO)$ در غلظت‌های پایین کادمیوم خاک (۷۵-۰ کیلوگرم در خاک) مشاهده شد. از آنجایی که، کارایی کوانتومی فتوشیمیایی مؤثر فتوسیستم II $Y(II)$ به‌طور مستقیم مربوط به میزان جذب CO_2 می‌باشد، کاهش $Y(II)$ در این مطالعه نشان داد که جذب CO_2 با افزایش غلظت کادمیوم مهار گردیده است (شکل ۳-۷ e).

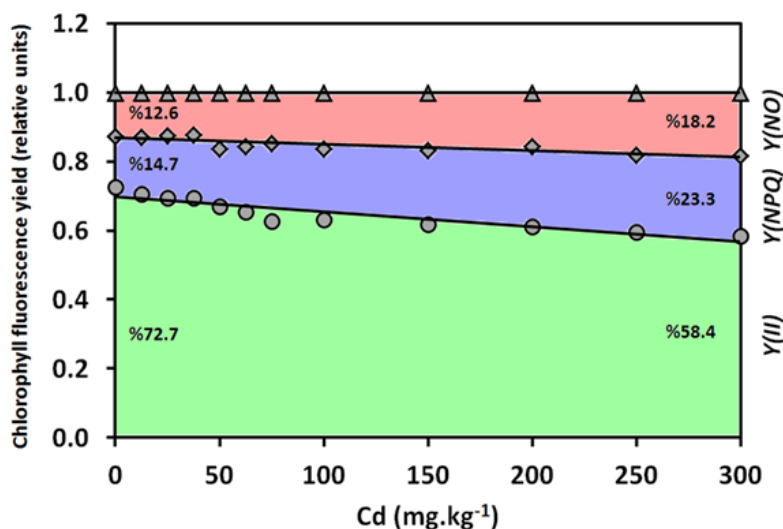
نرخ انتقال الکترون با استفاده از یک مدل دو تکه‌ای برآزش داده شده است، زمانی که غلظت کادمیوم در خاک به میزان ۳۰۰ میلی‌گرم بر کیلوگرم افزایش یافت، میزان آن کاهش پیدا کرد (شکل ۳-۷ h). لی و همکاران (۲۰۱۵) گزارش دادند که غلظت کادمیوم بیش از حد در خاک می‌تواند F_0 ، F_m را افزایش دهد و مقدار $Y(II)$ ، F_v/F_m و ETR را در گیاه *Elsholtzia argyi* کاهش دهد و از این رو جذب CO_2 را در گیاهان را مهار کند. بیشترین تغییرات در پارامترهای فلورسانس در $Y(NO)$ با میزان ۲۸/۲۴ و ۴۷/۶۶٪ به ترتیب در ۷۹/۴۴ و ۳۰۰ میلی‌گرم بر کیلوگرم در خاک، برای گیاه خرفه مشاهده گردید.



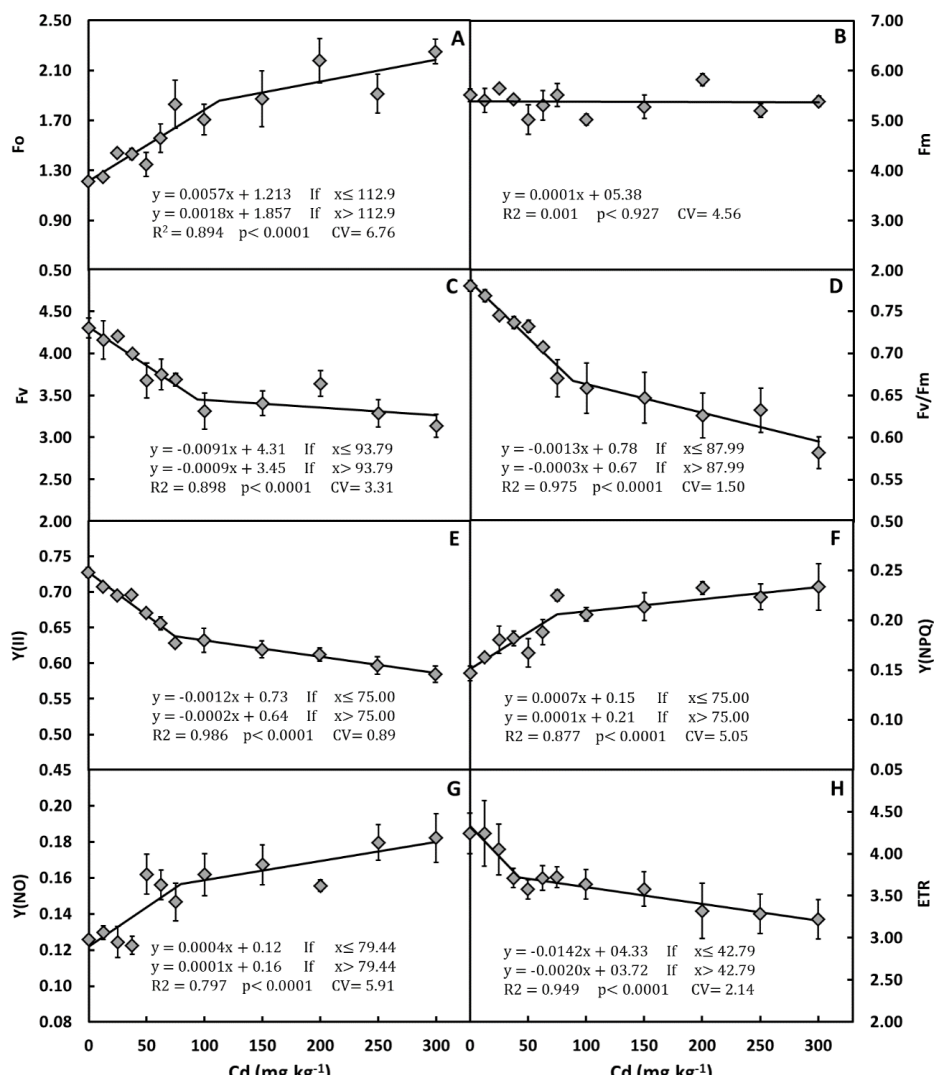
شکل ۳-۴ روند تغییرات حداقل (F_0) (الف) و حداکثر (F_m) (ب) فلورسانس، حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم II (F_v/F_m) (ج)، کارایی کمپلکس تجزیه کننده آب در سمت دهنده فتوسیستم II (F_v/F_0) (د)، کارایی کوانتومی فتوشیمیایی موثر فتوسیستم II $[Y(II)]$ (ه)، کارایی کوانتومی غیر فتوشیمیایی تنظیم شده فتوسیستم II $[Y(NPQ)]$ (و)، کارایی کوانتومی غیر فتوشیمیایی تنظیم نشده فتوسیستم II $[Y(NO)]$ (ز) و خاموشی غیر فتوشیمیایی (NPQ) (ح) در پاسخ به افزایش غلظت کادمیوم خاک در گیاه بادرنبویه با استفاده از مدل خطی (معادله ۹) و دو تکه ای (معادله ۱۰) اقتباس از یعقوبیان و همکاران (۱۳۹۵).



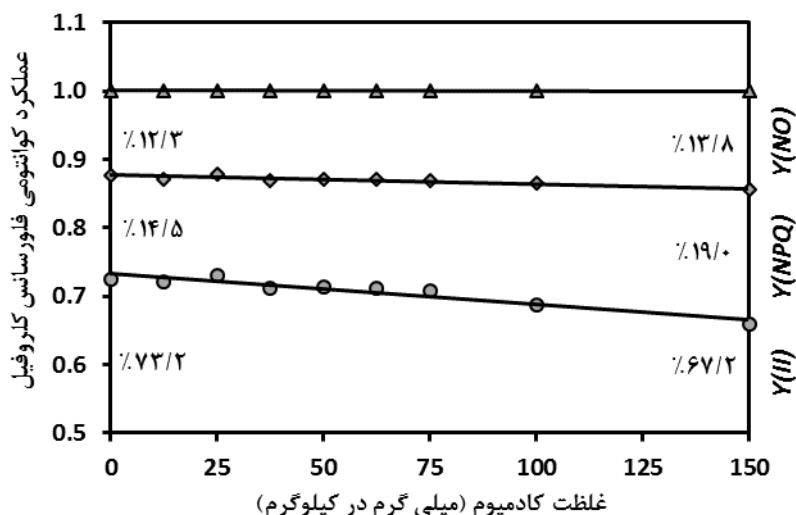
شکل ۳-۵ روند تغییرات سبزی‌نگی، کلروفیل a، کلروفیل b و کارتنوئید گیاه خرفه به غلظت کادمیوم خاک با استفاده از مدل خطی (معادله ۹) و دو تکه‌ای (معادله ۱۰) اقتباس از یعقوبیان و همکاران (۲۰۱۶).



شکل ۳-۶ تغییرات مکمل کارایی کوانتومی فتوشیمیایی موثر سامانه نوری II (Y(II))، کارایی کوانتومی غیرفتوشیمیایی تنظیم شده فتوسیستم II (Y(NPQ)) و کارایی کوانتومی غیرفتوشیمیایی تنظیم نشده سامانه نوری II (Y(NO)) گیاه خرفه در پاسخ به افزایش غلظت کادمیوم خاک، اقتباس از یعقوبیان و همکاران (۲۰۱۶).



شکل ۳-۷ روند تغییرات حداقل (A) F_0 و حداکثر فلورسانس (B) F_m ، فلورسانس متغییر (C) F_v ، حداکثر کارایی کوانتومی سامانه نوری II (D) F_v/F_m ، کارایی کوانتومی فتوشیمیایی موثر سامانه نوری II (E) $Y(II)$ ، کارایی کوانتومی غیرفتوشیمیایی تنظیم شده سامانه نوری II (F) $Y(NPQ)$ ، کارایی کوانتومی غیرفتوشیمیایی تنظیم نشده سامانه نوری II (G) $Y(NO)$ و نرخ انتقال الکترون (H) ETR گیاه خرفه در پاسخ به افزایش غلظت کادمیوم در گیاه خرفه با استفاده از مدل خطی (معادله ۹) و دو تکه‌ای (معادله ۱۰)، اقتباس از یعقوبیان و همکاران (۲۰۱۶)



شکل ۳-۸ تغییرات کامل کارایی کوانتومی فتوشیمیایی موثر سامانه نوری II (Y(II))، کارایی کوانتومی غیرفتوشیمیایی تنظیم شده فتوسیستم II (Y(NPQ)) و کارایی کوانتومی غیرفتوشیمیایی تنظیم نشده سامانه نوری II (Y(NO)) گیاه بادرنجوبه در پاسخ به افزایش غلظت کادمیوم خاک، اقتباس از یعقوبیان و همکاران (۱۳۹۵)

۳-۴ اثر آرسنیک بر خصوصیات فیزیولوژیک گیاهان دارویی

آرسنیک یکی از آلوده‌کننده‌های مهم و بسیار خسارت‌بار در اتمسفر و محرک‌های آبی و کشاورزی می‌باشد که معمولاً از طریق صنایع و معادن، مصرف سوخت و آلودگی آب‌های زیرزمینی وارد محیط می‌گردد (گوپتا و همکاران، ۲۰۰۹ و گارلند^۱، ۲۰۱۸). مطالعات زیادی نشان می‌دهند که آرسنیک موجب القای سمیت در گیاه، مهار رشد ریشه و در نهایت مرگ گیاه می‌گردد (گارج و سینگلا^۲، ۲۰۱۱ و آگ بادومیا^۳ و همکاران، ۲۰۱۸).

خسارت‌های گیاهی زمانی اتفاق می‌افتند که ظرفیت آنتی‌اکسیدانی و مکانیسم‌های سمیت زدایی گیاه کمتر از رادیکال‌های آزاد تولید شده توسط فلز سنگین باشد (میچالاک^۴

1. Garland
2. Garg & Singla
3. Ogbomidaa
4. Michalak

، ۲۰۰۶ و دوان و همکاران، ۲۰۱۶). بنابراین مکانیسم‌هایی که منجر به افزایش ترکیب‌های آنتی‌اکسیدان گیاه از جمله ترکیب‌های فنلی گردند می‌توانند موجب بهبود مقاومت گیاه در برابر تنش‌ها شوند. افزایش محتوای مالون دی‌آلدهید به عنوان شاخص و افزایش نشت H_2O

پراکسیداسیون لیپیدها، تجمع بالای یونی غشای سلولی در برگ ریحان شاخصه‌های القای سمیت توسط آرسنیک بودند که کروماتین به خصوص در غلظت ۱۰۰ نانومولار موجب تخفیف این سمیت در گیاه شد. نتایج مربوط به محتوای آب برگ گیاه ریحان نشان می‌دهد که آرسنیک به ویژه در غلظت بالای آن محتوای آب برگ‌ها را به شدت کاهش می‌دهد، ولی نمونه‌های پیش تیمار شده با کروماتین به طور معنی‌داری محتوای آب برگ‌ها را حفظ کردند. بسیاری از محققان به این نتیجه رسیده‌اند که آرسنیک با اثر متقابل با گروه‌های سولفیدریل در ساختار ماکرومولکول‌های زیستی و جابجایی گروه‌های فسفات در موجب اختلال در بیشتر فرایندهای متابولیکی ATP ساختار از جمله فتوسنتز و تنفس در گیاهان می‌شود (شری^۱ و همکاران، ۲۰۰۹؛ گارج و سینگلا، ۲۰۰۹ و سان^۲ و همکاران، ۲۰۱۸).

مطابق با نتایج، برخی فاکتورهای شاخص تنش از جمله پراکسیداسیون لیپیدها، محتوای H_2O_2 و نشت یونی غشاء در پاسخ به آرسنیک افزایش معنی‌داری نشان می‌دهند و این دلیلی بر این مطلب است که آرسنیک به خصوص در غلظت بالای آن موجب القای تنش اکسیداتیو در ریحان شده است. محققان عامل اصلی اثرات سمیت آرسنیک در گیاه را افزایش تولید رادیکال‌های آزاد اکسیژن می‌دانند که تخریب ساختار غشاء و تحریک پراکسیداسیون لیپیدها را به دنبال دارد. غشاهای زیستی هدف اصلی آسیب‌پذیر در خسارت‌های سلولی القایی توسط آرسنیک می‌باشند، به طوری که میزان آسیب وارد شده به غشاء را شاخص اصلی تحمل یا حساسیت در برابر تنش‌ها می‌دانند. آسیب غشایی موجب به هم ریختگی وضعیت جذب مواد ضروری از خاک، نقصان هدایت روزنه‌ای و در نهایت کاهش محتوای آب درون سلول‌ها می‌گردد (گوپتا و همکاران، ۲۰۰۹؛ لی و همکاران، ۲۰۰۶ و گارلند، ۲۰۱۸).

1. Shri

2. Sun

۳-۵ اثر فلز سنگین نیکل بر فعالیت‌های رشدی، بیوشیمیایی، فیزیولوژیک و فیتوشیمیایی

آلودگی فلزات سنگین در خاک بسیاری از فرایندهای رشد و نمو گیاهان را تحت تأثیر قرار می‌دهد و مانع بسیاری از فعالیت‌های آنزیمی و متابولیکی در گیاهان می‌شود، در عین حال ممکن است به عنوان يك محرك غير زیستی باعث افزایش متابولیت‌های ثانویه در گیاه گردد، یکی از مهمترین فلزات سنگین از لحاظ سمیت در گیاهان و حیوانات، نیکل است (پولیک^۱، ۱۹۹۹ و مازانسکا و همکاران، ۲۰۱۸).

نیکل جزء ساختار اوره‌آز^۲ است و کاهش آن باعث غیرفعال شدن اوره‌آز می‌شود، اما مقدار مصرف آن برای گیاه بسیار کم است. در برخی از بقولات مقدار کم نیکل برای رشد گره‌های ریشه و فعالیت آنزیم هیدروژناز ضروری است (سرچین و کوژنیکووا^۳، ۲۰۰۵). اما افزایش نیکل در خاک ممکن است باعث ایجاد سمیت در گیاه شود. از اولین آثار سمی نیکل در گیاه، پراکسیده شدن لیپیدهای غشایی است که این امر با تغییر ساختار غشای سلول‌ها، موجب بازدارندگی رشد گیاه می‌شود (پاندا^۴ و همکاران، ۲۰۰۳).

در پژوهش حیدری و همکاران (۱۳۹۳) تیمار نیکل باعث افزایش معنی‌دار H_2O_2 در گیاه بنگ دانه^۵ شده است. افزایش H_2O_2 در گیاهان دیگر نیز تحت تأثیر تنش‌های مختلف گزارش شده است، همچنین نشان دادند که غلظت‌های انتخاب شده در این پژوهش، ایجاد تنش اکسیداتیو نموده و دستگاه حمایتی گیاه در برابر آن واکنش داده است. با بررسی‌های انجام شده بر ماکرومولکول‌های اصلی گیاه مانند پروتئین‌ها، لیپیدهای غشایی و کلروفیل مشاهده شده است که اثر غلظت‌های ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار نیکل تفاوت زیادی در ایجاد تنش بر این مولکول‌ها ندارند.

1. Poulik
2. Urease
3. Seregin & Kozhevnikova
4. Panda
5. *Hyoscyamus niger* L.

۳-۶ اثر سرب و مس و سایر فلزات سنگین بر متابولیت‌های ثانویه

متابولیت‌های ثانویه در شرایط تنش فلزات سنگین افزایش می‌یابد. به عبارت دیگر، تنش فلزات سنگین از طریق القای پاسخ‌های دفاعی موجب تحریک مسیر بیوسنتز (الیستور)^۱ و انباشت متابولیت‌های ثانویه می‌شوند. تبریزی و همکاران (۱۳۹۴) گزارش نمودند که بیشترین درصد اسانس رزماری در گیاهان غیرمیکوریزی آلوده به سرب ۳۰۰ میلی‌گرم در کیلوگرم خاک حاصل شد که به‌طور معنی‌داری بیشتر از سایر تیمارها بود. در کادمیوم ۸۰ میلی‌گرم در کیلوگرم خاک برخلاف سایر غلظت‌های فلزات سنگین، گیاهان میکوریزی به‌طور معنی‌داری دارای درصد اسانس بیشتری نسبت به گیاهان غیرمیکوریزی بودند. کمترین میزان اسانس نیز در گیاهان غیرمیکوریزی آلوده به کادمیوم ۸۰ میلی‌گرم در کیلوگرم خاک مشاهده شد. بیشترین عملکرد اسانس به میزان ۵۳/۸ میکرولیتر در گیاه حاصل شد، در گیاهان میکوریزی غیرآلوده به فلز سنگین هر چند که با گیاهان میکوریزی آلوده به سرب ۱۵۰ میلی‌گرم در کیلوگرم خاک اختلاف معنی‌داری نداشت. همچنین درصد اسانس در گیاهان غیرمیکوریزی آلوده به سرب ۱۵۰ و ۳۰۰ میلی‌گرم در کیلوگرم خاک اختلاف معنی‌داری نشان ندادند. کمترین عملکرد اسانس ۶ میکرولیتر در گیاه، در گیاهان غیرمیکوریزی در تلفیق با کادمیوم ۸۰ میلی‌گرم در کیلوگرم خاک مشاهده شد که به میزان ۸۲/۹۲ درصد به گیاهان میکوریزی غیرآلوده به فلز سنگین بیشترین (عملکرد اسانس) کاهش پیدا کرد.

در شرایط تنش تخریب مولکول کلروفیل امری بدیهی است (وجسیک و همکاران، ۲۰۰۶، دولت‌آبادیان، ۱۳۸۶ و مرشدلو و همکاران، ۲۰۱۷). به‌دنبال تخریب رنگیزه سبز (کلروفیل) گیاه رنگی به نظر می‌رسد که دلیل آن افزایش و قابل رؤیت شدن رنگیزه‌های محافظ مانند کاروتنوئیدها (کاروتن، گزانتوفیل و لیکوپین)^۲ و آنتوسیانین‌ها است. فلاونوئیدها و ترکیب‌های فنلی متابولیت‌های ثانویه بوده و دارای نقش محافظتی و آنتی‌اکسیدانی هستند (پاسمیک و همکاران، ۲۰۰۷ و امامی بیستگانی و همکاران، ۲۰۱۷). از میان سیستم‌های غیرآنزیمی دفاع، ترکیب‌های فنلی و به خصوص آنتوسیانین‌ها در گیاهانی که در معرض غلظت‌های زیاد فلزات

1. Elicitors
2. Lycopene

سنگین هستند، بسیار فعال بوده و باعث حفظ گیاه در مقابل سمیت می‌شوند (پاسمیک و همکاران، ۲۰۰۵، دای^۱ و همکاران، ۲۰۰۶ و مازینسکا و همکاران، ۲۰۱۸). نتایج قربانی و کیاپور (۱۳۹۱) نشان داد که میزان کلروفیل‌های که محتوای آنتوسیانین‌ها، فلاونوئیدها و ترکیب‌های فنلی به‌طور معنی‌دار روند افزایشی داشت، در مورد آنتوسیانین‌ها و فلاونوئیدها به دنبال افزایش تا غلظتی معین، روند ثابتی مشاهده شد. این تثبیت در آنتوسیانین‌ها از غلظت بالاتری (۱۰۰۰ میکرومولار Cu^{2+}) نسبت به فلاونوئیدها (۵۰۰ میکرومولار Cu^{2+}) شروع شد. ترکیب‌های فنلی در غلظت‌های بالا نیز روند افزایشی خود را به‌طور معنی‌دار حفظ نمودند. همچنین گزارش شده که در گیاهان کاشته شده تحت غلظت‌های بالای فلزات سنگین فلاونوئیدها، آنتوسیانین‌ها، ترکیب‌های فنلی و حتی کاروتنوئیدها فعال شده و از گیاه محافظت می‌کنند (پاسمیک و همکاران، ۲۰۰۹).

اثر مس بر فنل، فلاونول‌ها به عنوان رنگیزه همراه با آنتوسیانین در گل‌ها و میوه‌ها، دارای نقش حمایتی به عنوان یک سد در مقابل UV هستند (جاکولا^۲ و همکاران، ۲۰۰۲). فلاونول‌ها در هر دو فاز آبی و چربی سلول‌های گیاهی وجود دارند. اثبات شده است که فلاونول‌های موجود در واکوئول‌ها می‌توانند در سیستم پاک‌سازی فلاونول پراکسیداز شرکت کرده و گونه‌های فعال اکسیژن به خصوص H_2O_2 را جارو نمایند (یاماساکی^۳، ۱۹۹۷ و دووان و همکاران، ۲۰۱۸). فعالیت چنین سیستم‌هایی در گیاه ضروری به نظر می‌رسد، زیرا شرایط بهینه را جهت رشد گیاه فراهم می‌آورد. علاوه بر این نشان داده شده است که فلاونول‌ها در کنار توکوفرول‌ها^۴، آسکوربیک اسید، گلووتاتیون و کاروتنوئیدها می‌توانند به خوبی نقش دفاع آنتی‌اکسیدان غیر آنزیمی را بازی کنند. حضور حلقه‌های آروماتیک و اجزا متنوع دیگر در ساختارشان از آن‌ها جاروکنندگان رادیکالی مناسبی ساخته است. تولید فلاونوئید محدود به بافت‌های خاص است و در مراحل خاصی از تکامل گیاه انجام می‌شود (جاکولا و همکاران، ۲۰۰۲، سادهاکار و همکاران، ۲۰۰۱ و گارسیا^۵ و همکاران، ۲۰۱۲).

1. Dai

2. Jaakola

3. Yamasaki

4. Tocopherols

5. García

محیط آلوده به فلزات سنگین باعث رنگی و متمایل به قرمز شدن اندام هوایی گیاهان در زمان رشد می‌شود که نتیجه افزایش تجمع فلاونوئیدهاست. افزایش در مقدار آن‌ها می‌تواند از شدت تنش اکسیداتیو به وجود آمده بکاهد. نحوه پاسخ سیستم‌های دفاع آنزیمی، آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، به فلزات سنگین بحث بر انگیز است و می‌تواند از گونه‌ای به گونه دیگر یا از بافتی به بافت دیگر بسیار متنوع باشد (ملکی و همکاران، ۲۰۱۷). بسیاری از تحقیقات افزایش فعالیت در کاتالاز، پراکسیداز، سوپراکسید دیسموتاز را وابسته به افزایش غلظت فلزات سنگین گزارش کرده‌اند (وکس و کلیجستر^۱، ۱۹۹۶، راما دوی و پراساد، ۱۹۹۸ و دووان و همکاران، ۲۰۱۸) و بر عکس گزارش‌های دیگر حاکی از آن است که فعالیت این سه آنزیم تحت تنش فلزات سنگین کاهش می‌یابد (لونا^۲ و همکاران ۱۹۹۴ و پالما^۳ و همکاران، ۱۹۸۷).

قربانلی و کیاپور (۱۳۹۱) به طور کلی نتایج خود را این گونه اعلام نمودند که با قرارگیری گیاه خرفه در مقابل غلظت‌های رو به افزایش مس، افزایشی در میزان کاروتنوئیدها، آنتوسیانین‌ها، فلاونوئیدها و ترکیب‌های فنلی، اجزاء تشکیل دهنده سیستم دفاعی غیر آنزیمی، دیده شد. افزایش کاروتنوئیدها ابتدا آرام و تدریجی بود و بعد در ۱۰۰۰ میکرومولار ثابت مانده است. آنتوسیانین‌ها بیشترین فعالیت خود را در غلظت ۱۰۰۰ میکرومولار و فلاونوئیدها بیشترین فعالیت خود را در غلظت ۵۰۰ میکرومولار بروز داده و از آن پس با تغییری در میزان مواجه شدند. ترکیب‌های فنلی همچنان به روند صعودی خود تا غلظت ۱۵۰۰ میکرومولار ادامه دادند. با توجه به نتایج به دست آمده در گیاه خرفه می‌توان این نتیجه را گرفت که در تنش فلز سنگین مس، ترکیب‌های فنلی در سیستم دفاعی غیر آنزیمی در درجه اول اهمیت و پس از آن‌ها به ترتیب آنتوسیانین‌ها و کاروتنوئیدها در درجه دوم و فلاونوئیدها در درجه سوم اهمیت قرار می‌گیرند (پاسمیک و همکاران، ۲۰۰۹). در این گزارش آمده است که ترکیب‌های فنلی قابلیت شلاته شدن با فلزات سنگین را دارا هستند. به طور مثال گزارش شده که گروه‌های هیدروکسیل و کربوکسیل ترکیب‌های فنلی می‌توانند قویاً به Fe و Cu متصل شوند.

همچنین ذکر شده که ترکیب‌های فنلی و آنتوسیانین‌ها عمدتاً گزینشی‌ای اصلی جهت مقابله

1. Weckx & Clijsters

2. Luna

3. Palma

با رادیکال‌های آزاد در تنش‌های مرتبط با فلزات سنگین هستند (پاسمیک و همکاران، ۲۰۰۹ و گارسیا و همکاران، ۲۰۱۲). به علاوه اثبات شده است که فلاونول‌های موجود در واکوئل‌ها می‌توانند در سیستم پاک‌سازی فلاونول-پراکسیداز شرکت کرده و ROS به خصوص H_2O_2 را جارو نمایند (یاماساکی، ۱۹۹۷).

حیدری و همکاران (۱۳۹۳) در بررسی اثر فلز نیکل بر سنجش فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لیاز و اندازه‌گیری ترکیب‌های پلی فنلی گیاه بنگ دانه اظهار نمودند، تنش نیکل در غلظت ۵۰ میکرومولار اثر معنی‌داری بر مقدار فنل‌ها و فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لیاز نداشت، اما در غلظت ۱۰۰ میکرومولار باعث افزایش معنی‌دار این پارامترها گردید. به نظر می‌رسد که فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لیاز و سنتز ترکیب‌های ثانویه از پاسخ‌های بعدی گیاه هستند که در غلظت‌های بالاتر نیکل مشاهده می‌شوند. بنابراین آنچه که مشخص گردیده است، برای افزایش ترکیب‌های ثانویه در این گیاه غلظت ۱۰۰ میکرومولار مؤثرتر بوده است.

در پژوهش زارع ده‌آبادی و همکاران (۱۳۹۴) نشان داده شد که میزان ترکیب‌های فنلی، فلاونوئیدها و آنتوسیانین‌ها در برگ گیاه ریحان در غلظت پایین آرسنیک تغییر معنی‌داری نداشت و حتی در برخی موارد افزایش نیز داشت، ولی غلظت‌های بالای آرسنیک میزان این ترکیب‌های آنتی‌اکسیدان را به‌طور معنی‌داری کاهش داد این با نتایج حاصل از تغییرات فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لیاز در برگ‌های ریحان نیز مطابقت نشان می‌دهد. افزایش فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لیاز در غلظت پایین آرسنیک معنی‌دار نبود، در حالی که این افزایش در غلظت بالای این دو ترکیب کاملاً معنی‌دار بود. نتایج مربوط به فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز نیز حکایت از کاهش فعالیت آنزیم در اثر آرسنیک دارد ولی نمونه‌های پیش تیمار شده با کروماتین در مواجهه با آرسنیک فعالیت خود را حتی بالاتر از گیاه کنترل افزایش می‌دهند (زارع ده‌آبادی و همکاران، ۱۳۹۴).

تنوع در مقادیر فنل و فلاونوئید در مطالعه اکم و همکاران (۲۰۱۴) نشان داده شد که نیاز به بررسی دقیق کیفیت مواد دارویی مورد استفاده در طب سنتی آفریقایی جنوبی می‌باشد. در یک بررسی، نشان داده شده است که افزایش ترکیبات فنولی با افزایش فعالیت‌های

آنزیم‌هایی که در مسیر متابولیسمی ترکیبات فنلی که تحت تنش عناصر سنگین قرار دارند ارتباط دارد (ملکی و همکاران، ۲۰۱۷ و میچالک، ۲۰۰۶). اکم و همکاران (۲۰۱۴) همچنین گزارش نمودند که کادمیوم و آلومینیوم هر کدام به‌طور مجزا در غلظت‌های پایین اثر مثبت کمی بر روی محتوای فنولی کل در پیازهای *D. elata* داشتند، در حالی که بالاترین غلظت تیمارهای کادمیوم و آلومینیوم به‌طور معنی‌داری محتوای فنول کل را کاهش داد. کلیه تیمارهای تلفیق شده کادمیوم و آلومینیوم به‌طور قابل توجهی مقدار فنول کل را کاهش دادند. یک روند مشابهی برای محتوای فلاونوئید اندازه‌گیری شده نشان داده شد که با افزایش غلظت کادمیوم و آلومینیوم تأثیر منفی بر محتوای فلاونوئید دارد و این امر نشان دهنده اثر مهارکننده کادمیوم و آلومینیوم در سنتز فلاونوئیدها می‌باشد.

نمونه‌هایی از فعالیت بیوشیمیایی و فیتوشیمیایی گیاهان دارویی در پاسخ به تنش‌های فلزات سنگین در جدول‌های ۲-۳ و ۳-۳ ارائه شده است. بنابراین، گیاهان دارویی با طیف وسیعی از متابولیت‌های ثانویه، به عنوان مثال ساپونین‌ها، گلیکوزیدهای سیانوزنیک، اسید هیدروکسامیک^۱، سسکویی ترپن‌ها، ایزوفلاونوئیدها و مشتقات حاوی گوگرد در پاسخ به تنش‌های فلزات سنگین سنتز و تجمع می‌یابند و دارای فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی قوی نیز می‌باشند (الزاولی و همکاران، ۲۰۰۷ و گائو و همکاران، ۲۰۰۸).

جدول ۳-۲ مثال‌هایی از تغییرات فیتوشیمیایی و بیوشیمیایی گیاهان دارویی در پاسخ به تنش فلزات سنگین

منابع	اثر فلزات سنگین بر فیتوشیمی	غلظت فلزات سنگین	گونه گیاهی
رای و همکاران (۲۰۱۱)	افزایش تولید آرتمیزین و تنظیم رونویسی ژن‌های ۳- هیدروکسیل ۲- متیل گلو تاریل کوانزیم A ردوکتاز ^۱ ، آمورفا ۴- و ۱۱ دی آن سنتتاز ^۲ ، سیتوکروم P۴۵۰ مونوکسی ژناز ^۳ و فارنیل دی فسفات ^۴ درگیر شده در مسیر بیوسنتزی تولید آرتمیزین	$450-100 \mu\text{g L}^{-1}\text{As}$	<i>Artemisia annua</i> L.
سینها و ساکسنا ^۵ (۲۰۰۶)	افزایش سطح باسوتید- A ^۶ ، به علت افزایش Fe در بستر	$160 \mu\text{m Fe}$	<i>Bacopa monnieri</i> L.
پیتا آلوارز ^۷ و همکاران (۲۰۰۰)	نیترات نقره ^۸ و یا کلرید کادمیوم ^۹ منجر به افزایش فوق‌العاده در تولید تروپان آلکالوئید اسکوپولامین ^{۱۰} و هیوسامین ^{۱۱} در تارهای کشنده	1 mM AgNO_3 $1,2 \text{ mM CdCl}_2$	<i>Brugmansia candida</i> L.
نارولا ^{۱۲} و همکاران (۲۰۰۵)	افزایش تجمع مقدار دیوسجنین ^{۱۳}	$0, 25, 50, 75, 100 \mu\text{M Cu}$	<i>Dioscorea bulbifera</i> L.
مارچ ^{۱۴} و همکاران (۲۰۰۳)	کاهش مقدار شبه‌هایپر سین ^{۱۵} و هایپر سین	$0, 25, 50 \mu\text{M Ni}$	<i>Hypericum perforatum</i> L.
تیرینلی ^{۱۶} و همکاران (۲۰۰۶)	افزایش تولید هایپر سین کل	$0, 1, 2 \mu\text{M Cr}$	<i>Hypericum perforatum</i> L.
کوواسیک ^{۱۷} و همکاران (۲۰۰۹a)	تجمع کلروزنیک اسید ^{۱۸} به عنوان یک آنتی اکسیدان مهم به وسیله ی Ni افزایش یافت ($120 \mu\text{M}$)	$0, 30, 60, 90, 120 \mu\text{M Ni}$	<i>Matricaria chamomilla</i> L.

1. 3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme A reductase

2. Amorpho-4,11-diene synthase

3. Cytochrome P450 monooxygenase

4. Farnesyl diphosphate

5. Sinha and Saxena

6. Bacoside-A

7. Pitta- Alvarez

 8. AgNO₃

 9. Cadmium chloride (CdCl₂)

10. Scopolamine

11. Hyoscyamine

12. Narula

13. Diosgenin

14. Murch

15. Pseudohypericin

16. Tirillini

17. Kovacic

18. Chlorogenic acid

ادامه جدول ۳-۲ مثال‌هایی از تغییرات فیتوشیمیایی و بیوشیمیایی گیاهان دارویی در پاسخ به تنش فلزات سنگین

منابع	اثر فلزات سنگین بر فیتوشیمی	غلظت فلزات سنگین	گونه گیاهی
سا ^۱ و همکاران (۲۰۱۵)	بهبود بخشیدن تولید کاروون به عنوان مهم‌ترین اجزای اسانس	۹۰۰, ۱۸۰۰, ۳۶۰۰, ۷۲۰۰, ۹۰۰۰ Pb mg kg ^{-۱}	<i>Mentha crispa</i> L.
عسکری لجابر و همکاران (۲۰۱۷)	بهبود بخشیدن اجزای مهم اسانس شامل پولگون، سیس-ایزوپولگون، آلفا پینن، سابین، ۸ و ۱۰ سینئول و تیمول به وسیله‌ی تیمارهای Cu و Zn	۰-۲۵ mg kg ^{-۱} Cu, ۰-۵۰ mg kg ^{-۱} Zn	<i>Mentha pulegium</i> L.
پراساد و همکاران (۲۰۱۱)	افزایش متیل چلویکول و کاهش لینالول	۱۰, ۲۰ mg kg ^{-۱} Cr, ۲۵, ۵۰ mg kg ^{-۱} Cd, Pb, Ni	<i>Ocimum basilicum</i> L.
رای و همکاران (۲۰۰۴)	افزایش بیوسنتز اوژنول	۰-۱۰۰ μM Cr	<i>Ocimum tenuiflorum</i> L. <i>Ocimum tenuiflorum</i> L. <i>Ocimum gratissimum</i> L. and <i>Ocimum basilicum</i> L.
سیدی کوئی ^۲ و همکاران (۲۰۱۳)	تغییرات واضح و مشخصی در ترکیبات شیمیایی اسانس سه گونه مشخص نشد.	۰, ۲۵, ۷۵, ۱۰۰ μM As	<i>Panax ginseng</i> Meyer
علی و همکاران (۲۰۰۶)	بهبود تولید ترکیبات فنولی و لیگنین	۰-۲۵ μM Cu	<i>Phyllanthus amarus</i> Schum & Thonn
رای و همکاران (۲۰۰۵)	افزایش فیلاتنتین ^۳ و هیپوفیلاتنتین ^۴	۰, ۲۰, ۵۰, ۱۰۰ mg kg ^{-۱} Cd	<i>Thalictrum rugosum</i> L.
کیم ^۵ و همکاران (۱۹۹۱)	تحریک سنتز بربرین ^۶ در کشت سلولی	۰, ۰/۵, ۱, ۱/۵, ۲ mM CuSO ₄	<i>Trigonella foenum-graecum</i> L.
دی و دی ^۷ (۲۰۱۱)	مسیر بیوسنتزی دیوسجنین به وسیله‌ی Cr و Ni که در حالی که Co و Cd بازدارندگی تولید دیوسجنین	۰, ۱۰۰, ۳۰۰, ۵۰۰ μM Cd ۰, ۲۰۰, ۴۰۰, ۸۰۰ μM Co ۰, ۳۰۰, ۵۰۰ μM Cr ۰, ۲۰۰, ۴۰۰ μM Ni	<i>Withania somnifera</i> L. Dunal
خاتون ^۸ و همکاران (۲۰۰۸)	با افزایش غلظت Cu محتوای فنول کل افزایش یافت.	۰, ۱۰, ۲۵, ۵۰, ۱۰۰, ۲۰۰ μM Cu	<i>Withania somnifera</i> L. Dunal

1. Sa
2. Siddiqui
3. Phyllanthin
4. Hypophyllanthin
5. Kim
6. berberine
7. De & De
8. Khatun

جدول ۳-۳ مثال‌هایی از تغییرات فیتوشیمیایی و بیوشیمیایی گیاهان دارویی در پاسخ به تنش فلزات سنگین

منابع	نتایج فیتوشیمی و بیوشیمی اثر فلزات سنگین	غلظت فلزات سنگین	گونه گیاهی
الزاولی و همکاران (۲۰۰۷)	تحت تنش عنصر مس محتویات دی هیدرو-۵،۶-دی هیدروکاوآن ^۱ ، وانیلین ^۲ ، اسید سینامیک ^۳ ، فنل کل، طور معنی‌داری در عصاره گیاه <i>A.zerumbet</i> به ترتیب بالاترین مقدار بودند.	۵۰۰ mM Cu	<i>Alpinia zerumbet</i> (Pers.) B.L. Brtt. & R.M. Sm.
کولین ^۴ و همکاران (۲۰۰۸)	تحریک تولید آلفا-توکوفرول ^۵ در پاسخ به Cu و Cd. آسکوربات به طور قابل توجهی در برگ‌های تحت تیمار با Cu افزایش یافته است.	۷۵ μM Cd, Cu	<i>Arabidopsis thaliana</i>
رای و همکاران (۲۰۱۱)	افزایش فعالیت GR، GPX، SOD، تیول، کاروتنوئیدها و پالانده‌ها با افزایش غلظت و سپس کاهش تدریجی در غلظت بالاتر آرسنیک	۰-۴۵۰۰ μg L ^{-۱} As	<i>Artemisia annua</i> L.
سینها و ساکسنا (۲۰۰۶)	پس از قرار گرفتن در معرض Fe مقدار MDA در ریشه‌ها نسبت به برگ‌ها کاهش یافت. APX و اسید آسکوربیک ^۶ نقش مهمی را در سیستم دفاعی آنتی اکسیدانی برگ داشتند محتوای باسوئید A نیز افزایش یافت	۰-۱۶۰ μM Fe	<i>Bacopa monnieri</i> L.
میشرا ^۷ و همکاران (۲۰۰۶)	تنظیم رو به بالا ^۸ GR، APX، GPX، SOD، و تنظیم رو به پایین CAT.	۰-۵۰ μM Cd	<i>Bacopa monnieri</i> L.

1. Dihydro-5,6-dehydrokawain
2. Vanillin
3. Cinnamic acid
4. Collin
5. α-Tocopherol
6. Ascorbic acid
7. Mishra
8. Upward regulation

ادامه جدول ۳-۳ مثال‌هایی از تغییرات فیتوشیمیایی و بیوشیمیایی گیاهان دارویی در پاسخ به تنش فلزات سنگین

منابع	اثر فلزات سنگین بر فیتوشیمی	غلظت فلزات سنگین	گونه گیاهی
دومان و اورتورک ^۱ (۲۰۱۰)	تحریک پروتئین، CAT، SOD و APX در بافت‌های ریشه و برگ	$1-25 \text{ mg L}^{-1}$	<i>Nasturtium officinale</i>
رای و همکاران (۲۰۰۴)	افزایش MDA، محتوای پرولین و فعالیت SOD و GPX. کاهش پروتئین اسید اسکوربیک، تیول ^۲ و فعالیت APX. فعالیت‌های ناشی از گلوکز ۶ فسفات	$0-100 \text{ } \mu\text{M Cr}$	<i>Ocimum tenuiflorum L.</i>
علی و همکاران (۲۰۰۶)	دهیدروژناز ^۳ ، شیکیمات دی هیدروژناز ^۴ ، سینامیل الکل دی هیدروژناز، PAL، اسید کافئیک ^۵ ، کلروژنیک اسید، β -گلوکوزیداز و تجمع فنولیک، لیگنین، فلاونوئیدها، کیتین و کربونیل تحت تیمار Cu تحریک شد.	$0-25 \text{ } \mu\text{M Cu}$	<i>Panax ginseng Meyer</i>
سینها و همکاران (۲۰۱۰)	در میان تمام گیاهان تحت تیمار با فلز، کاهش فعالیت‌های APX و GR به دست آمد. اکثر گیاهان تیمار شده با Cr، پارامترهای رشد بشدت در معرض سمیت قرار گرفتند.	$10, 30, 50 \text{ mg kg}^{-1}$ As(III), As(V) $30, 50 \text{ Cr mg kg}^{-1}$	<i>Brassica juncea L.</i>
یوپادهیایا ^۶ و همکاران (۲۰۱۳)	افزایش محتوای فنول با کاهش سطح H_2O_2 ، MDA، SOD، CAT، POD، PPO، GR مانند APX و همراه با افزایش جذب روی در بافت برگ مشاهده شد. Zn، تنش‌های آسیب‌های پذیر بیوشیمیایی در گیاه <i>C. sinensis</i> کاهش داد.	$0-800 \text{ } \mu\text{M Cu}$	<i>Camellia sinensis (L) O Kuntze</i>
لیو و همکاران (۲۰۱۱)	افزایش قابل توجهی در فعالیت‌های SOD، CAT و POD با قرار گرفتن در معرض غلظت کم Cd و کاهش یافتن در سطوح بالای Cd	$0, 3, 60, 120 \text{ } \mu\text{M Cu, Cd}$	<i>Lonicera japonica Thunb</i>

1. Duman & Ozturk
2. Thiol
3. Glucose 6 phosphate dehydrogenase
4. Shikimate dehydrogenase
5. Caffeic acid
6. Upadhyaya

۷-۳ اثرات فلز سنگین بر جوانه‌زنی

جوانه‌زنی بذر و رشد ریشه گیاهچه مراحل مهم رشد گیاه و حساس‌ترین مرحله گیاهان به تغییرات محیط اطراف آنهاست (لیو و همکاران، ۲۰۱۱). فلزات سنگین با توجه به غلظت اعمال شده می‌توانند باعث ممانعت از جذب و حرکت آب در محور جنینی و در نتیجه کاهش شاخص‌های جوانه‌زنی شوند و از این طریق توسعه گیاهچه کاهش می‌یابد (ویجایاراگاوآن^۱ و همکاران، ۲۰۱۱). در سطوح اولیه کادمیوم در گیاه زنیان و ریحان افزایش طول ریشه‌چه و ساقه‌چه مشاهده شد. از آنجایی که درصد جوانه‌زنی و سرعت جوانه‌زنی ریحان و زنیان تحت غلظت‌های اولیه کادمیوم نسبت به شاهد برتری نشان داد، پس می‌توان انتظار داشت که افزایش در سرعت جوانه‌زنی منجر به افزایش رشد اولیه و طویل شدن ریشه‌چه و ساقه‌چه شده است، زیرا این امر باعث شده است تا بذرهایی که سریع‌تر جوانه زده‌اند از فرصت دوره جوانه‌زنی استفاده بیشتری کرده و طول بیشتری یابند و در نهایت از بنیه بذر بهتری برخوردار شوند (اسپنانی و فلاح، ۱۳۹۵). البته در بسیاری از گیاهان کادمیوم از جوانه‌زنی بذر ممانعت نمی‌کند (گروپا^۲ و همکاران، ۲۰۰۸ و لیو و همکاران، ۲۰۱۲). در غلظت‌های بین (صفر تا ۲۰ میلی گرم بر لیتر) کادمیوم، جوانه‌زنی تحت تأثیر قرار نگرفت، حتی در برخی گیاهان تحریک کننده جوانه‌زنی بود، اما در سطوح بالاتر اثرات منفی بر جوانه‌زنی داشت. یافته‌های مشابهی توسط احمد^۳ و همکاران (۲۰۱۳) بیان شد که افزایش جوانه‌زنی را در سطوح کم کادمیوم نشان داد، در حالی که سطوح بالاتر منجر به کاهش جوانه‌زنی گردید. در ریحان نیز بعد از غلظت ۵ میلی گرم بر لیتر، طول ساقه‌چه کاهش یافت، البته غلظت ۱۰ و ۱۵ میلی گرم بر لیتر کادمیوم نسبت به شاهد طول ساقه‌چه بهتری را نشان دادند. این موضوع می‌تواند مقاومت بیشتر ریحان به سمیت کادمیوم و جذب مواد مغذی از محیط را در طی رشد بیان کند (چنگ و ژو^۴، ۲۰۰۲).

1. Vijayaragavan
2. Groppa
3. Ahmad
4. Cheng & Zhou

محققان بیان کردند که ترکیب‌های فنلی منجر به افزایش استقامت در دیواره سلولی و تثبیت غشاء آن شده و موجب ایجاد موانع فیزیکی در برابر تماس با فلزات سنگین و ورود رادیکال آزاد می‌شود (راجش^۱ و همکاران، ۲۰۰۸ و گارسیا و همکاران، ۲۰۱۲). البته ممانعت از افزایش طول ریشه‌چه برای بسیاری از گیاهان دیگر نیز مشاهده شد (وانگ و ژو، ۲۰۰۵). که این ممکن است به دلیل کاهش تأمین آدنوزین تری فسفات، نفوذپذیری غشاء و ATPase که مانع از جذب پتاسیم توسط ریشه‌چه می‌گردد، باشد (پاولوویکین^۲ و همکاران، ۲۰۰۶). در گیاه شنبلیله و زنیان طول ساقه چه حساسیت بیشتری را نشان داد. اثرات مشابه در مطالعه آیکیک^۳ و همکاران (۲۰۱۲) نیز دیده شد که اثرات متنوع کادمیوم بر ریشه‌چه را گزارش کردند، در حالی که بیان کردند طول ساقه‌چه به سمیت کادمیوم بسیار حساس است.

میرزایی و همکاران (۲۰۱۱) طی تحقیقات خود بیان کردند که فعالیت آنتی‌اکسیدانی در زنیان بیشتر از شنبلیله بود که می‌توان دریافت گیاه زنیان نسبت به شنبلیله در برابر سمیت مقاوم‌تر است. در سیاه‌دانه دیده شد که طول ساقه‌چه، وزن خشک ریشه‌چه و وزن خشک ساقه‌چه در غلظت‌های پایین کادمیوم (۵، ۱۰ و ۱۵ میلی‌گرم بر لیتر) نسبت به شاهد اختلاف معنی‌داری نداشته یا حتی بیشتر از شاهد بوده است که شاید دلیل آن ترکیب‌های آنتی‌اکسیدانی در سیاه‌دانه باشد. بذره‌های سیاه‌دانه ترکیب‌های نسبتاً بالایی را از فیتواستروئول دارند که باعث حفاظت بالا در برابر تنش اکسیداتیو می‌شوند (چیخ و روهو^۴ و همکاران، ۲۰۰۷).

به عنوان نتیجه‌گیری کلی اسپنانی و فلاح (۱۳۹۵) نیز بیان کردند که ترکیب‌های فنلی منجر به افزایش استقامت دیواره سلولی و تثبیت غشاء شده و باعث ایجاد موانع فیزیکی در برابر تماس با فلزات سنگین و ایجاد رادیکال آزاد می‌شوند. در تمامی گیاهان غلظت بالای کادمیوم (۳۰ میلی‌گرم بر لیتر) به‌طور معنی‌داری باعث کاهش پارامترهای جوانه‌زنی شد. در این میان، گیاه شنبلیله، سیاه‌دانه و شوید از حساس‌ترین گیاهان بودند. حساس‌ترین گیاهان به سمیت کادمیوم از لحاظ طول ریشه‌چه به ترتیب شوید < شنبلیله < سیاه‌دانه < خرفه < زنیان < ریحان هستند.

1. Rajesh
2. Pavlovkin
3. Ikie
4. Cheikh- Rouhoua

حساس‌ترین گیاهان به سمیت کادمیوم از لحاظ طول ساقه چه شنبلیله < سیاه‌دانه > شوید < خرفه > زنیان < ریحان هستند. بیشترین تأثیر منفی حاصل از افزایش غلظت کادمیوم بر رشد گیاهچه ابتدا بر روی طول ریشه‌چه و بعد طول ساقه‌چه و شاخص بنیه بذر مشاهده شد. اما وزن خشک ریشه‌چه و ساقه‌چه نیز تحت تأثیر قرار گرفت، این در حالی بود که درصد و سرعت جوانه‌زنی گیاهان در غلظت‌های مختلف اختلاف معنی‌دار قابل ملاحظه‌ای نداشتند و در بسیاری از غلظت‌ها فاقد اختلاف معنی‌دار بودند.

۳-۸- تأثیر سمیت فلزات سنگین بر گیاهان دارویی

مطالعات فراوانی برای تعیین مقدار فلزات سنگین در گیاهان دارویی انجام شده است (استریت^۱ و همکاران ۲۰۰۸؛ بای و هیمت، ۲۰۱۰، عنان و همکاران، ۲۰۱۰ و دووان و همکاران، ۲۰۱۸). آلودگی در گیاهان دارویی می‌تواند ناشی از افزودن عمدی این فلزات به داروهای گیاهی در طب سنتی چین و هند با ادعای خواص درمانی آن‌ها انجام شود (ارنست و کن^۲، ۲۰۰۱ و گوگتای^۳ و همکاران، ۲۰۰۲) به عنوان مثال در طب سنتی چین، در یک آماده‌سازی گیاهی مخصوص به نام سیناباریس^۴، کالوملاس^۵، هایدرار جری اکسیدوم روبروم^۶ به ترتیب از سولفید جیوه، کلرید جیوه و اکسید جیوه استفاده می‌شود (ارنست و کن، ۲۰۰۱). همچنین در طب سنتی هند که با نام دارای فرمول آیووردا شناخته می‌شود. بهاسما^۷ گیاه - مواد معدنی یا گیاه - فلز می‌باشد. در فرمول بهاسما عمدتاً از فلزات سرب، جیوه، آرسنیک، کادمیوم، آهن، طلا^۸، نقره^۹، منگنز، مس و روی استفاده می‌شود (سنتھیل کومار^{۱۰}، ۲۰۱۱). در یک مطالعه، ۱۸ نمونه از فرآورده‌های گیاهی ترکیبی هند برای سرب و شش نمونه برای جیوه مورد آزمایش قرار گرفت، نتایج نشان

1. Street

2. Ernst & Coon

3. Gogtay

4. Cinnabaris

5. Calomelas

6. Hydrargyri oxydum rubrum

7. Bhasma

8. Gold (Au)

9. Silver (Ag)

10. Senthil & Kumar

داد که غلظت سرب در همه نمونه‌ها بین ۱۵۰۰-۱۲ میلی‌گرم در کیلوگرم و غلظت جیوه بین ۱ تا ۷/۵ میلی‌گرم در کیلوگرم بودند (گوکتای و همکاران، ۲۰۰۲).

در سنگاپور بین سال ۱۹۹۰ تا ۱۹۹۷، ۲۰۸۰ داروی ترکیبی چینی برای بررسی وجود فلزات آزمایش شده نتایج نشان داد که ۴۲ نمونه جیوه (۲/۱ درصد) دارای فلزات سنگین بیش از مقدار مجاز توصیه شده بود و در ۲۰ نمونه از این ۴۲ نمونه جیوه به عنوان فلز آلاینده بود (که و وو^۱، ۲۰۰۰). همچنین در محصولات گیاهی به غیر از آسیا، نظیر آفریقا (اوبی^۲ و همکاران، ۲۰۰۶) اروپا (کالنی^۳ و همکاران، ۲۰۰۷) (آمریکای جنوبی (کالداس و ماچادو^۴، ۲۰۰۴) و مکزیک (گارسیا-ریکو^۵ و همکاران، ۲۰۰۷) وجود غلظت بالای از فلزات سمی به عنوان خطر جدی برای سلامتی انسان مطرح شده است.

علاوه بر این گزارش شده است که آلودگی فرآورده‌های گیاهی می‌تواند ناشی از آلودگی مواد خام گیاهی به فلزات سنگین به دلیل رشد در خاک‌های آلوده، آلودگی در مرحله ساخت این ترکیبات به عنوان مثال استفاده از ظروف فلزی مانند سرب و آزاد شدن سرب به داخل ترکیبات صورت گیرد (گوکتای و همکاران، ۲۰۰۲ و چان^۶، ۲۰۰۳). هاشمی و همکاران (۱۳۹۳) نتایج اندازه‌گیری فلزات سنگین کادمیوم، سرب و جیوه را در ده گیاه دارویی پر مصرف خرم آباد را در جدول (۳-۴) نشان داده شده است. در مورد برخی از گیاهان، به علت آنکه منشأ تهیه آن‌ها متفاوت بود، چند نمونه مختلف مورد استخراج و تجزیه و تحلیل قرار گرفت. همان‌گونه که نتایج نشان می‌دهد، غلظت کروم، مس و سرب در همه نمونه‌های کمتر از حد مجاز می‌باشد. مقادیر مجاز کروم و سرب در گیاهان دارویی، به ترتیب ۲ و ۱۰ میلی‌گرم بر کیلوگرم می‌باشد (سازمان بهداشت جهانی، ۲۰۰۷).

همچنین مقدار مجاز مس بر طبق استاندارد کشور سنگاپور، ۱۵۰ میلی‌گرم بر کیلوگرم تعیین شده است و WHO توصیه‌ای در این مورد نداشته است. به هر حال، بالا بودن نسبی

1. Koh & Woo

2. Obi

3. Kalny

4. Caldas & Machado

5. Garcia- Rico

6. Chan

کروم در گیاه مرزه تهران و همچنین بالا بودن معنادار میزان مس در نمونه‌های چای کوهی خرم‌آباد و گل‌گاو زبان اصفهان را نباید از نظر دور داشت. در مورد کادمیوم باید گفت که متأسفانه در همه نمونه‌های شیرین بیان، در هر دو نمونه مرزه تهران و در نمونه سنای تهران میزان این فلز از حد توصیه شده توسط WHO (که $0/3$ میلی‌گرم بر کیلوگرم) فراتر می‌باشد. به خصوص مقادیر یافت شده در نمونه‌های مرزه تهران قابل توجه می‌باشند. در مورد آلودگی نمونه‌ها با جیوه، باید با احتیاط بیشتری بحث شود، زیرا حد مجاز این فلز در کشورهای مختلف به‌طور متفاوتی تعریف شده است. کشور کانادا میزان $0/2$ میلی‌گرم بر کیلوگرم جیوه را توصیه می‌کند، در حالی که در بیشتر کشورهای دیگر مثل چین، مالزی و سنگاپور حد مجاز $0/5$ میلی‌گرم بر کیلوگرم تعیین شده است (سازمان بهداشت جهانی، ۲۰۰۷). اگر حد مجاز اخیر را که (که به نظر منطقی‌تر نیز می‌رسد) پذیرفته شود، هیچ یک از نمونه‌های گیاه دارویی مطالعه شده، آلوده به جیوه نمی‌باشند (جدول ۴-۳، هاشمی و همکاران، ۱۳۹۳). البته با توجه به توصیه محتاطانه کشور کانادا، احتمال آلودگی بیشتر نمونه‌ها به جیوه وجود دارد، که این مسأله باید بیشتر مورد مطالعه قرار گیرد.

در تحقیقی که به منظور بررسی آلودگی سرب و کادمیوم در گیاهان دارویی عرضه شده در عطاری‌های شهر اصفهان انجام یافت، نتایج نشان داد که میانگین غلظت این عناصر کمتر از رهنمود سازمان بهداشت جهانی می‌باشد ولی چون ممکن است این فرآورده‌ها توسط بیماران حساس به عناصر سمی استفاده شود، توصیه می‌شود که از مصرف گیاهان دارویی برای پرهیز از قرارگرفتن در معرض مقادیر اندک فلز اتمی سمی نیز اجتناب شود (عبدی و همکاران، ۱۳۹۵ به نقل از آزمون و همکاران، ۲۰۱۲).

در پژوهشی که به منظور بررسی تجمع فلزات سنگین سرب، کادمیوم، مس و نیکل در داروهای گیاهی عرضه شده در بازار مصرف شهر شیراز انجام یافت، نتایج نشان داد که سرب و کادمیوم در نمونه‌ها بیشترین درصد را داشتند و با توجه به اینکه بیشتر مصرف‌کنندگان از گیاهان دارویی در ایران، افراد کهنسال دارای مشکلات قلبی-عروقی و نارسایی‌های کلیوی هستند، باید درخصوص مصرف طولانی مدت این محصولات ملاحظات در نظر گرفته شود (عبدی و همکاران، ۱۳۹۵ به نقل از زارع و همکاران، ۲۰۱۲).

جدول ۳-۴ میانگین غلظت فلزات سنگین (میانگین و انحراف معیار) در گیاهان دارویی پر مصرف در خرم آباد اکتباس از هاشمی و همکاران، ۱۳۹۳)

ردیف	نام گیاه	کادمیوم		کروم		مس		سرب		جیوه	
		mg/kg	SD	mg/kg	SD	mg/kg	SD	mg/kg	SD	mg/kg	SD
۱	کاسنی	۲۰/۵	۲۱/۵	< DL	۰/۲	۳۸۰/۲	۰/۱	۲۷/۲	۱۷/۵	۲۷۷/۹	۱۳/۹
۲	کاسنی	۹۸/۸	۲۴/۱	۱۰/۰	۱/۳	۳۷۱/۸	۳/۳	۱۰/۴	۰/۴	۲۶۳/۲	۱۳/۲
۳	پونه	۵۴/۷	۲/۴	۳۴/۸	۳۶/۲	۳۷۲/۶	۴/۱	۱۲/۱	۱/۵	۲۲۵/۰	۱۱/۳
۴	پونه	۷۲	۱/۶	< DL	۰/۲	۳۵۹/۴	۲/۳	۱۰/۲	۰/۵	۳۰۷/۴	۱۵/۴
۵	پونه	۵۶۵/۳	۱۰/۵	۲/۹	۷/۳	۹۲۹/۳	۴/۱	۱۰/۱	۰/۲	۲۲۵/۰	۱۱/۳
۶	پونه	۲۲/۶	۰/۴	< DL	۰/۷	۳۷۷/۹	۱۷/۵	۱۱/۳	۰/۰	۱۲۵/۰	۶/۳
۷	پونه	۲۱۱/۷	۲۱/۴	< DL	۲/۶	۳۷۱/۴	۷/۴	۱۰/۵	۰/۱	۲۵۴/۴	۱۲/۷
۸	چای کوهی	۱۸۷/۹	۱۹/۳	۳۷/۶	۰/۸	۱۰۰۷/۱	۰/۳	۱۰/۳	۱۳/۷	۲۷۵/۰	۱۳/۸
۹	چای کوهی	۳۳/۹	۶/۸	< DL	۱/۴	۳۵۴/۸	۴/۱	۱۰/۳	۰/۲	۳۴۲/۶	۱۲/۱
۱۰	چای کوهی	۵۷۲/۳	۱۴/۳	۴/۹	۱۲/۵	۳۰۸/۶	۱۱/۲	۱۴/۱	۲/۸	۲۳۳/۸	۱۱/۷
۱۱	چای کوهی	۱۵۸/۵	۱۲/۲	۲۷/۶	۴/۹	۲۶۲/۶	۱۲۹/۹	۱۲/۷	۰/۴	۳۲۵/۰	۱۶/۳
۱۲	شیرین بیان	۳۷۷/۴	۱۱/۴	۵۲/۶	۶/۶	۷۱/۳	۴/۸	۴۳/۷	۶/۲	۱۴۲/۶	۷/۱
۱۳	چای کوهی	۵۲۶/۶	۳۲/۰	< DL	۰/۲	۲۰۲/۵	۱۴۴/۱	۱۲/۳	۰/۴	۸۹/۷	۴/۵
۱۴	چای کوهی	۳۱۰/۳	۳/۷	۳۱/۵	۱/۸	۷۰/۷	۱۰۷/۵	۴۷/۷	۶/۶	۱۵۱/۵	۷/۶
۱۵	چای کوهی	۴۲۲/۳	۹۱/۰	۶۱/۴	۱۱/۱	۲۹۹/۱	۹۵/۰	۲۱/۶	۵/۹	۱۰۱/۵	۵/۱
۱۶	آویشن	۱۱۴/۶	۱۱/۹	۱۶/۱	۱۹/۰	۲۱۳/۱	۸۱/۹	۱۰/۷	۰/۸	۲۵۷/۴	۱۲/۹
۱۷	آویشن	۱۰/۴	۰/۱	< DL	۰/۱	۲۶۵/۲	۲۳/۰	۱۰/۴	۰/۱	۲۵۴/۴	۱۲/۷
۱۸	آویشن	۵۳۸/۱	۲۱/۳	۷/۳	۱۲/۶	۱۸۱/۷	۴۲/۴	۱۱/۴	۰/۵	۲۲۷/۹	۱۱/۴
۱۹	آویشن	۳۰/۳	۳۶/۲	< DL	۰/۴	۲۹۰/۴	۹۸/۸	۱۱/۳	۰/۷	۲۷۵/۰	۱۳/۸
۲۰	مرزه	۶۰۵/۳	۹/۵	۶/۳	۱/۶	۲۷۴/۰	۱۱۱/۴	۱۰/۱	۰/۰	۱۵۴/۴	۷/۷
۲۱	مرزه	۱۲۸/۳	۸/۱	۴/۰	۱/۹	۳۵۴/۰	۲۰/۳	۱۱/۸	۰/۲	۳۳۰/۹	۱۶/۵
۲۲	مرزه	۷۷۵/۴	۲۳/۱	۲۷۳/۸	۴۰/۲	۱۳۶/۳	۱۲/۳	۱۰/۲	۰/۱	۱۳۹/۷	۷/۰
۲۳	گل گاو زبان	۷۸/۷	۱۲/۸	< DL	۰/۸	۹۸۹/۲	۲۵/۸	۱۰/۱	۰/۳	۲۸۹/۷	۱۴/۵
۲۴	گل گاو زبان	۱۲۶/۷	۱۰/۰	< DL	۰/۱	۲۳۹/۳	۳۰/۸	۹/۸	۰/۴	۲۹۵/۶	۱۴/۸
۲۵	گل گاو زبان	۲۰۳/۱	۱۲/۰	< DL	۱/۶	۳۷۰/۵	۵/۳	۱۱/۴	۱/۲	۱۴۸/۵	۷/۴
۲۶	سنا	< DL	۰/۳	< DL	۲/۱	۱۶۶/۲	۶۰/۱	۱۵/۳	۵/۹	۱۳۶/۸	۶/۸
۲۷	سنا	۲۰/۵	۶/۵	< DL	۲/۷	۱۱۴/۶	۱۳/۳	۱۳/۰	۱/۷	۱۱۹/۱	۶/۰
۲۸	سنا	۴۴۴/۱	۰/۱	< DL	۰/۱	۳۹۵/۸	۱۸/۱	۱۳/۸	۱/۴	۱۲۷/۹	۶/۴
۲۹	سنا	< DL	۰/۱	۱۲/۰	۷/۷	۳۶۳/۵	۱/۶	۲۵/۹	۱۳/۸	۱۰۱/۵	۵/۱
۳۰	ختمی	۹۶/۷	۲/۸	-۷/۵	۰/۱	۳۶۵/۶	۲/۴	۱۰/۲	۰/۰	۲۹۸/۵	۱۴/۹
۳۱	ختمی	۲۰۸/۵	۲/۷	۳/۸	۱۱/۰	۴۲۵/۸	۵۳/۴	۹/۹	۰/۳	۲۸۳/۸	۱۴/۲
۳۲	بنفشه	۴۹/۳	۶/۷	< DL	۰/۶	۱۱۲/۲	۰/۱	۱۰/۵	۰/۳	۲۲۲/۱	۱۱/۱
مقدار مجاز (۱۵)		۳۰۰		۲۰۰۰		۱۵۰۰۰۰		۱۰۰۰۰		۵۰۰	

نتایج پژوهشی که به منظور بررسی فلزات سنگین در گیاهان دارویی مختلف در پاکستان انجام یافت، نشان داد که میانگین غلظت عناصر آهن، روی، سرب، کادمیوم، کروم، مس، منگنز و نیکل بر حسب میلی گرم در کیلوگرم به ترتیب برابر با ۴۰/۴۷، ۱۰/۱۱، ۰/۹۹، ۰/۱، ۰/۰۱، ۱۵/۰۶، ۲۹/۱۱ و ۱/۰۲ می باشد. در تحقیقی که به منظور بررسی فلزات سنگین آهن، جیوه، روی، سرب، کادمیوم، کبالت، کروم، منگنز و نیکل در گیاهان دارویی پر کاربرد جمع آوری شده از مکان‌های گوناگون شمال غربی هند انجام یافت، نتایج نشان داد که باید از کشت گیاهان دارویی و گیاهان پر مصرف در رژیم غذایی به منظور اجتناب از خطرات بهداشتی در نزدیکی محیط‌های آلوده به ویژه مناطق صنعتی جلوگیری به عمل آید (کوله‌ری^۱ و همکاران، ۲۰۱۳).

در تحقیقی که به منظور یافته‌های جدید در مورد محتوای فلزات سنگین سرب، مس و کادمیوم در داروهای گیاهی در آلمان انجام یافت، نتایج نشان داد که ارزیابی فلزات سنگین در داروهای گیاهی باید برنامه‌ریزی شده و به‌طور منظم اتفاق افتد (گاسر^۲ و همکاران، ۲۰۰۹) به‌طور مکرر عوارض جانبی جدی برای بیمارانی که از داروهای گیاهی استفاده کرده‌اند، گزارش شده است که به دلیل وجود فلزات سنگین در این داروها بوده است (اصغری و همکاران، ۲۰۰۸) لذا باید مراقب بود که گیاهان دارویی آلوده، به زنجیره غذایی انسان وارد نشوند.

سازمان بهداشت جهانی حداکثر مقدار مجاز کادمیوم و سرب در گیاهان دارویی را به ترتیب ۳۰۰ و ۱۰۰۰۰ میکروگرم بر کیلوگرم اعلام کرده است. موضوع افزایش استفاده از کودهای شیمیایی، سموم و آفت‌کش‌های مختلف برای افزایش عملکرد محصولات کشاورزی از یک طرف و توسعه شهرنشینی و فعالیت‌های صنعتی و همچنین مکان برداشت نامعلوم گیاهان دارویی در ایران، عدم نظارت و نبود مقررات ملی برای جمع‌آوری گیاهان وحشی و احتمال جمع‌آوری از مکان‌های آلوده به فلز کادمیوم و سرب می‌تواند تجمع این عناصر را در گیاهان دارویی به‌طور روزافزون افزایش دهد. به همین جهت در طی پژوهشی که بر روی، یک گیاه

1. Kulhari

2. Gasser

دارویی پر مصرف در شهرستان کرمانشاه انجام شد، مشخص شد که این گیاهان، آلودگی قابل ملاحظه‌ای به سرب و کادمیوم ندارند، انباشت بیشتر کادمیوم پس از چای کوهی^۱ (۹۰/۷ ppb) به ترتیب در گیاهان شوید (۷۳/۹ ppb)، تشنه‌داری^۲ (۷۱/۸ ppb)، شاتره^۳ (۵۷/۳ ppb) و ختمی^۴ (۴۴/۹ ppb) مشاهده گردیده است و غلظت کادمیوم در گیاهان دارویی مورد مطالعه بیشتر از حد مجاز سازمان بهداشت جهانی نبوده است (۳۰۰ میکروگرم بر کیلوگرم (کمینه و بیشینه میانگین غلظت کادمیوم به ترتیب در شیرین بیان^۵ (۱۳/۷ ppb) و چای کوهی (۹۰/۷ ppb) و کمینه و بیشینه میانگین غلظت سرب به ترتیب در گیاهان شوید (۹/۹۱ ppb) و بابونه (۲۰/۷۳ ppb) مشاهده شد و غلظت سرب در گیاهان دارویی مورد مطالعه بیشتر از حد مجاز سازمان بهداشت جهانی نبوده است (۱۰۰۰۰ میکروگرم بر کیلوگرم) بود، از طرفی مشاهده شد که تجمع سرب در گیاه بابونه با اختلاف فاحشی نسبت به سایر گیاهان قرار گرفته است که این عامل مبنی بر انباشت بیشتر سرب در این گیاه بوده است و به نظر می‌رسد که به جز گیاه بابونه که بیشترین مقدار تجمع سرب را نشان می‌دهد، سایر گیاهان مورد مطالعه با اتخاذ برخی مکانیزم‌ها از جمله تجمع فلز سنگین در ریشه‌ها و عدم ورود آن به اندام‌های گیاهی، تثبیت نمودن عنصر سنگین در خاک با ترکیبات مترشحه از ریشه، از ورود فلزات سنگین به درون گیاه جلوگیری نموده‌اند (عبدی و همکاران، ۱۳۹۵ به نقل از بیژنی و همکاران، ۲۰۱۴).

از سوی دیگر با توجه به مصرف روز افزون بابونه، این عامل در آینده می‌تواند به عنوان یکی از چالش‌های مهم مطرح گردد. بنابراین اتخاذ روش‌هایی در جهت کاهش و به حداقل رساندن این میزان ضروری است. از طرفی موضوع افزایش استفاده از کودهای شیمیایی، سموم و آفت‌کش‌های مختلف برای افزایش عملکرد محصولات کشاورزی از یک طرف و توسعه شهرنشینی و فعالیت‌های صنعتی و همچنین مکان برداشت نامعلوم گیاهان دارویی در ایران، عدم نظارت و نبود مقررات ملی برای جمع‌آوری گیاهان وحشی و احتمال جمع‌آوری از مکان‌های آلوده به فلزات سنگین (کادمیوم و سرب)، می‌تواند تجمع این عناصر را در گیاهان

1. *Stachys lavandulifolia*
2. *Scrophularia striata*
3. *Fumaria officinalis*
4. *Althaea officinalis*
5. *Glycyrrhiza glabra*

دارویی به‌طور روز افزون افزایش دهد. در همین ارتباط، اصغری و همکاران (۱۳۸۶) طی پژوهشی اعلام نمودند که غلظت فلزات سنگین در گیاهان دارویی به محیط رشد آن‌ها نوع گونه گیاهی، شرایط خشک کردن، ذخیره‌سازی، حمل و نقل و فرآوری آن‌ها بستگی دارد (اصغری و همکاران، ۲۰۰۸ و عسکری لجایر و همکاران، ۲۰۱۷).

با توجه به اینکه اکثر گیاهان دارویی مورد استفاده در طب سنتی کرمانشاه از بین گیاهان خودرو بوده و به‌صورت دم‌کرده یا جوشانده مصرف می‌شوند و مقدار گیاهان دارویی استفاده شده برای تهیه دم‌کرده و جوشانده حتی در صورت چندین بار مصرف در روز از چند گرم تجاوز نمی‌کند. لذا خطر کمی مصرف‌کنندگان این گیاهان را تهدید می‌کند، اما برخی از این گیاهان دارویی نیز مصرف تازه‌خوری دارند و در این حالت مقدار مصرف بیشتر می‌شود و به همین دلیل احتمال به خطر افتادن سلامت و ایمنی مصرف‌کنندگان وجود دارد و به علت جمع‌آوری گیاهان دارویی از مکان‌های نامعلوم از طبیعت و امکان برداشت از مکان‌های آلوده و نبود استاندارد ملی برای فلزات سنگین در گیاهان دارویی، بایستی سعی شود حتی‌الامکان از مکان‌های عاری از فلزات سنگین برداشت شوند (عبدی و همکاران، ۱۳۹۵).

در واقع استفاده از گیاهان دارویی برای دفع خاک‌های آلوده به صورتی دیده می‌شود که به عنوان یک روش مهندسی جدید و تحت عنوان گیاه پالایی در نظر گرفته می‌شود (راسیکو و نواری ایزو^۱، ۲۰۱۱). تعدادی از گیاهان برای گیاه پالایی مورد بررسی قرار گرفته است (پادوامتیا و لی^۲، ۲۰۰۷ و سارما، ۲۰۱۱) با این حال تجمع فلزات سنگین در گیاهان خوراکی و گیاهان دارویی برای جلوگیری از غلظت بالای فلزات سنگین در جهت رسیدن به مصرف‌کننده نیاز به بررسی کامل دارد (شارما و دیتز، ۲۰۰۹ و ستین کمپ^۳ و همکاران، ۲۰۰۰). منشأ فلزات سنگین و محتوای آن به عنوان رابطه متقابل احتمالی آن‌ها با خواص خاک از اهداف اولیه در نظارت بر محیط زیست است (قشلاقی و فریدمور، ۲۰۰۷). این به دلیل این واقعیت است که گذشته از منبع فلزات سنگین نیز ممکن است خواص فیزیکی و شیمیایی خاک بر

1. Rascio & Navari- Ezzo

2. Padmavathiamma & Li

3. Steen Kamp

غلظت فلزات سنگین تأثیرگذار باشد (آیدینالپ و مارینووا^۱، ۲۰۰۳ و قشلاق و فریدمور، ۲۰۰۷). تعداد زیادی از تنش‌های غیرزیستی بر عوامل در دسترس بودن فلز به گیاهان از جمله pH، دما، پتانسیل بازی تولید، ظرفیت تبادل کاتیونی و ماده آلی اثرگذار باشد (گرگور^۲، ۲۰۰۴ و گارسیا و همکاران، ۲۰۱۲). علاوه بر این، رابطه متقابل ریشه گیاهان خاکی-میکروپها نقش مهمی در تنظیم فلزات سنگین در حرکت فلزی از خاک به قسمت‌های گیاهی خوراکی بازی کند (اسلام^۳ و همکاران، ۲۰۰۷). بررسی‌های متعددی در سراسر جهان برای تعیین سطح فلزات سنگین در گیاهان دارویی انجام شده است (عنان و همکاران، ۲۰۱۰ و ابراهیم^۴ و همکاران، ۲۰۱۲). هر دو کشور توسعه یافته و در حال توسعه سطوح بالایی از فلزات سنگین سمی در محصولات موجود به عموم نشان داده‌اند (دنهولم، ۲۰۱۰ و گاروی^۵ و همکاران، ۲۰۰۱). چنین محصولاتی نه تنها از منابع محلی هستند بلکه اغلب وارد می‌شوند (سایپر^۶ و همکاران، ۲۰۰۸).

۳-۹ پالایش خاک‌های آلوده به فلزات سنگین به وسیله گیاهان دارویی

گیاه پالایی به عنوان یک روش مؤثر، کم هزینه و دوست دار محیط زیست یک گزینه ترجیحی مناسب در مناطق آلوده است (هنری^۷، ۲۰۰۰ و گوپتا و همکاران، ۲۰۱۳)، با این حال، هنوز بسیاری از چالش‌ها حل نشده است (زلجازکف و همکاران، ۲۰۰۶). گیاه پالایی یک تکنولوژی مقرون به صرفه در حال ظهور است که از گیاهان و میکروارگانیسم‌های ریزوسفر مربوط به آن‌ها برای حذف، تخریب آلاینده‌ها از کل محیط استفاده می‌کنند (اویانگ^۸، ۲۰۰۲).

حد پایین برای تجمع بیش از حد بسیاری از فلزات مانند آرسنیک، کبالت، مس، سرب،

1. Aydinalp & Marinova

2. Gregor

3. Islam

4. Ebrahim

5. Garvey

6. Saper

7. Henry

8. Ouyang

نیکل، کروم و اورانیوم^۱ ۱۰۰۰ میلی گرم در کیلوگرم به جز روی و منگنز (۱۰ میلی گرم بر کیلوگرم)، کادمیوم، سلنیوم^۲ و تیتانیوم (۱۰۰ میلی گرم بر کیلوگرم) و نقره (۱ میلی گرم بر کیلوگرم) می باشد. (شرون^۳ و همکاران، ۲۰۰۹).

یکی از ویژگی‌های گیاهان تجمع‌کننده این است که توانایی انباشته کردن غلظت‌های بالایی از فلزات مختلف و یا فلزوئیدی را در قسمت‌های هوایی دارند (چایارت و همکاران، ۲۰۱۱). فاکتور انتقال برای توضیح یک مورد استفاده شده ظرفیت گیاه برای انتقال یک عنصر از ریشه به اندام‌های هوایی می باشد، که به عنوان نسبت غلظت یک عنصر در اندام‌های هوایی برداشت شده به ریشه است (لازات^۴، ۲۰۰۰).

این چالش‌ها در کشورهایی با منابع ضعیف امکان پذیر است، زیرا دولت‌ها نمی توانند انگیزه‌ای برای تولید محصولات کشاورزی با خاک آلوده فراهم کنند و یا در واقع یک زمین کشاورزی مقرون به صرفه را تولید نماید (زلجازکاف و همکاران، ۲۰۰۸b). بنابراین، یک جایگزین قابل قبول برای گیاه پالایی فلزات سنگین در مکان‌های آلوده استفاده از گونه‌های چوبی، گیاهان با ماده خشک بالا مانند محصولات خوراکی، گیاهان دارویی و آروماتیک پیشنهاد می شود (زلجازکاف و همکاران، ۲۰۰۸a, b و استریت، ۲۰۱۲). از نظر اکولوژی، استفاده از محصولات خوراکی برای گیاه پالایی استفاده می شود، مناسب نیست، زیرا فلزات سنگین وارد زنجیره غذایی می گردند و از طریق انسان یا حیوانات مصرف می شوند (گوپتا و همکاران، ۲۰۱۳).

با این حال، گیاهان معطر، تجمع کننده فلزات سنگین پتانسیل گیاه پالایی بسیار بالایی را در مقایسه با سایر گیاهان دارند. پاک سازی برخی خاک‌های آلوده به فلز سنگین توسط گیاهان دارویی در جدول (۳-۵) ارائه شده است. با این حال، استفاده از این گیاهان به جای محصولات غیر آروماتیک خوراکی برای گیاه پالایی ممکن است مزیتی به دست دهد، زیرا شاخساره برداشت شده حاوی منبع اسانس است که محصولات قابل فروش گیاهان معطر

1. Uranium (U)
2. Selenium (Se)
3. Sheoran
4. Lasat

هستند (زلج‌آزکاف و همکاران، ۲۰۰۶ و زلج‌آزکاف و وارمن، ۲۰۰۳).

به طور کلی اسانس گیاهان معطر تقریباً از خطر تجمع فلزات سنگین در زیست توده گیاهی در امان هستند (چایارت و همکاران، ۲۰۱۱). در فرآیند استخراج اسانس به وسیله تقطیر با آب، فلزات سنگین از بافت استخراج می‌شوند و مقدار قابل تشخیص فلزات سنگین در محصولات تجاری اسانس را محدود می‌کند، در واقع فلزات سنگین عمدتاً وارد واکوئل و بافت‌ها می‌شوند، چون اسانس‌ها از روش تقطیر با آب به دست می‌آیند، فلزات سنگین نمی‌توانند وارد اسانس شوند (زلج‌آزکاف و همکاران، ۲۰۰۸b). بنابراین، مقدار قابل توجهی از فلزات سنگین می‌تواند از خاک آلوده از طریق دفع مناسب باقیمانده گیاه خارج گردد، در نتیجه اسانس‌ها عاری از فلزات سنگین می‌باشند و می‌توانند به عنوان محصول سالم در نظر گرفته شوند. (زلج‌آزکاف و همکاران، ۲۰۰۸a). در شکل (۱-۳) برخی از مزایای گیاهان معطر بیشتر از محصولات خوراکی برای اهداف گیاه پالایی نیز نشان داده شده است.

با این وجود، استفاده از این گیاهان برای گیاه پالایی ممکن است اولاً به دلیل تولیدات نهایی عاری از فلزات (متابولیت‌های ثانویه)، اقتصادی بودن تولیدات ثانویه آن‌ها، عدم وارد شدن این فلزات به زنجیره غذایی در صورت مصرف متابولیت‌های ثانویه و ثانیاً به دلیل مقاومت بالای این گیاهان به تنش فلزات سنگین به دلیل دارا بودن متابولیت‌های ثانویه و نقش این متابولیت‌ها در تحمل به تنش، بر گیاهان خوراکی و چوبی ترجیح داده می‌شوند (عسگری لجایر و همکاران، ۱۳۹۴).

جدول ۳-۵ مثال‌هایی از گیاه پالایی گیاهان دارویی در پاسخ به تنش فلزات سنگین

منابع	اثرات و پتانسیل گیاه پالایی	غلظت فلزات سنگین	عناصر سنگین	گونه گیاهی
رای و همکاران (۲۰۱۱)	تجمع As به صورت وابسته به غلظت با فاکتور انتقال ^۱ به ترتیب ۰/۹۷ و ۲/۱ در کشت هیدروپونیک و خاک A. annua می‌تواند به عنوان کاندیدای بالقوه برای کشت در خاک آلوده به As در نظر گرفته شود.	۰-۴۵۰۰ $\mu\text{g L}^{-1}$ AS	AS	<i>Artemisia annua</i> L.
میشرا و همکاران (۲۰۰۶)	افزایش محتوای فیتوهالیتین در بافت‌های برگ و ریشه. این گونه مقدار Cd بالا را تحمل می‌کند، بنابراین، به عنوان کاندید مناسب برای گیاه پالایی شناسایی شده است.	۰-۱۰۰ μM	Cd	<i>Bacopa monnieri</i> L.
لینجر ^۲ و همکاران (۲۰۰۲)	کیفیت فیبر (دوام، ظرافت و غیره) تحت تاثیر فلزات سنگین قرار نگرفت. با توجه به اینکه کف مناسب با خاک‌هایی است که غلظت پایینی از فلزات سنگین وجود داشته باشد و پتانسیل سمی بودن آن کم باشد.	۱۰۲, ۴۱۹, ۴۵۴ mg kg^{-1}	Cd, Ni, Pb	<i>Cannabis sativa</i> L.
لینجر و همکاران (۲۰۰۵)	کادمیوم اثرات زیان‌آوری روی سنتز کلروفیل، کمپلکس تجزیه آب و توزیع انرژی فتوسیستم II گذاشته است. تحت غلظت متوسط کادمیوم (۱۷mg kg^{-1}) کف می‌تواند رشد و همچنین دستگاه‌های فتوسنتزی را در برابر تنش حفظ کند. تنش فلزات سنگین و سازگاری طولانی مدت <i>C. sativa</i> به طور مداوم به تنش کادمیوم مشاهده شد.	۱۷ و ۱۹ mg kg^{-1}	Cd	<i>Cannabis sativa</i> L.
تیرینیلی و همکاران (۲۰۰۶)	افزایش تحمل به تنش کروم به وسیله‌ی بهبود بخشیدن سیستم دفاعی از طریق تولید متابولیت ثانویه به عنوان مثال هایپرسیین و شبه‌هایپرسیین	۰/۰۱, ۰/۱ μM	Cr (VI)	<i>Hypericum perforatum</i> L.
سیرا ^۳ و همکاران (۲۰۰۹)	غلظت Hg در بخش‌های قابل برداشت گیاه (ساقه، برگ و گل) کم بود ($۰/۰۳-۰/۵۵ \text{mg kg}^{-1}$) همچنین، Hg در روغن اسانس و چای نیز مشاهده شده است. این گیاهان سطح جیوه بسیار پایینی نشان دادند، کمترین حد تشخیص (کمتر از ۰/۵ میکروگرم در کیلوگرم)	۳/۸, ۱۰/۱ mg kg^{-1}	Hg	<i>Lavandula stoechas</i> var. Kew Red

1. Transfer factor
2. Linger
3. Sierra

ادامه جدول ۵-۳ مثال هایی از گیاه پالایی گیاهان دارویی در پاسخ به تنش فلزات سنگین

منابع	اثرات و پتانسیل گیاه پالایی	غلظت فلزات سنگین	عناصر سنگین	گونه گیاهی
آنجلوا ^۱ و همکاران (۲۰۱۵)	گیاهان دارویی می توانند برای تحمل به فلزات سنگین به کار برده شوند و می توانند به عنوان تجمع کننده فوق العاده سرب، جیوه و روی تلقی شوند.	سرب قابل دسترس (817 mg kg^{-1} و 49)، روی (340 mg kg^{-1} و 38) و کادمیوم (1 mg kg^{-1} و 3)	Cd, Pb, Zn	<i>Lavandula vera</i> L.
گرجتاوسکی ^۲ و همکاران (۲۰۰۸)	محتوای Pb در گل آذین (قسمت مفید) بابونه تیمار شده ۳ برابر بیشتر از گیاهان کنترل تیمار نشده است، اما کمتر از حداکثر قابل قبول سازمان بهداشت جهانی است.	50 mg kg^{-1}	Pb	<i>Matricaria chamomilla</i> L.
کوواسیک و باکر (۲۰۰۸)	Cd به طور عمده در برگ های رزت شده انباشته شده بود، در حالی که Cu به ترتیب در ریشه ها انباشته شده است. تجمع ترجیحی Cd در ریشه ها آن را به عنوان تجمع و ذخیره کننده فلزات سنگین طبقه بندی نمی کند.	120 و 3 ، $60 \mu\text{M}$	Cd, Cu	<i>Matricaria chamomilla</i> L.
ژلجازکاو و همکاران (۲۰۰۸ a)	این گونه ها دارای پتانسیل گیاه پالایی نیستند، اما رشد و کشت آنها در خاک های آلوده به فلز، امکان پذیر است.	در فواصل مختلف (3000 و 9000 متر از زغال سنگ روی و مس در نزدیکی پلودیو)	Zn, Cu	<i>Melissa officinalis</i> L., <i>Coriandrum sativum</i> L., <i>Anethum graveolens</i> L. <i>Hyssopus officinalis</i> L.
پراساد و همکاران (۲۰۱۰)	گونه های بررسی شده از نوع به عنوان تجمع کننده برای Cr و Pb نمی باشند.	60 ، 30 ، 60 mg kg^{-1}	Cr, Pb	<i>Mentha arvensis</i> L., <i>Mentha piperita</i> L., <i>Mentha Citrata</i> L.

1. Angelova
2. Grejtovsky

ادامه جدول ۳-۵ مثال‌هایی از گیاه پالایی گیاهان دارویی در پاسخ به تنش فلزات سنگین

منابع	اثرات و پتانسیل گیاه پالایی	غلظت فلزات سنگین	عناصر سنگین	گونه گیاهی
دومان و ازتورک (۲۰۱۰)	<i>N. officinale</i> می‌تواند به عنوان یک گیاه دارویی (گیاه پالایی) در مناطق آلوده متوسط تالاب‌ها در نظر گرفته شود.	$1-125 \text{ mg L}^{-1}$	Ni	<i>Nasturtium officinale</i> R. Br
چایپارات و همکاران (۲۰۱۱)	مقادیر فاکتور انتقال برای هر دو فلز Cd و $Zn < 1$ ، که نشان دهنده ضعیف بودن توانایی انتقال این فلزات از ریشه به شاخه بود. غلظت Cd در شاخه‌ها بیش از ۱۰۰ میلی گرم در کیلوگرم بود، اما $TF < 1$ که نشان داد، نمی‌توان آن را به عنوان تجمع فوق العاده فلزات سنگین در نظر گرفت.	کادمیوم ($2/5$ و 5 mg L^{-1}) و روی (10 و 20 mg L^{-1})	Cd , Zn	<i>Ocimum gratissimum</i> L.
سیدیکوی و همکاران (۲۰۱۳)	در غلظت‌های پایین As ($2-25 \mu\text{M}$) ارتفاع و بیوماس گیاه کاهش یافت، اما منجر به افزایش عملکرد اسانس و میزان ترکیبات اصلی (اوژنول، متیل چاویکول و لینالول) در هر سه گونه شد. با این حال، مقدار نا مشخص As در اسانس هر گونه مشاهده شد. در مجموع <i>Ocimum spp</i> می‌تواند به عنوان یک گیاه دارویی و در همان زمان به عنوان یک گیاه دارویی و گیاه پالایی مناسب حاوی از منبع اسانس استفاده شود.	۰٫۲۵، ۵۰ و ۱۰۰ μM	As	<i>Ocimum tenuiflorum</i> L. <i>Ocimum gratissimum</i> L. and <i>Ocimum basilicum</i> L.
تیواری و همکاران (۲۰۰۸)	هر دو گونه دارای تجمع زیاد فلزات در تمام قسمت‌های گیاهی با حداکثر مقدار در ریشه و کمترین در گل بودند. همچنین، هر دو گونه از <i>Portulaca</i> بیش از یک فلز سنگین مورد استفاده قرار گرفت، به نظر می‌رسد مناسب برای تصفیه خاک‌های آلوده به (فلز) باشد.	$3-21 \text{ mg L}^{-1}$	Fe, Zn, Cd, Cr As , ۲۱-۳ mg L^{-1}	<i>Portulaca oleracea</i> L. <i>Portulaca tuberosa</i> rox
آمر و همکاران (۲۰۱۳)	فاکتور انتقال $< 1\%$ برای هر سه فلز بود. با توجه به ساکن بودن سیستم ریشه گیاهی در سطح پالایی از فلزات، این گونه برای اهداف گیاه پالایی پیشنهاد نمی‌شود.	Pb, Ni, Zn Pb, Zn ($5, 10, 25, 50, 100 \text{ mg L}^{-1}$) and Ni ($1, 2, 5 \text{ mg L}^{-1}$)	Pb, Ni, Zn	<i>Portulaca oleracea</i> L.

ادامه جدول ۳-۵ مثال هایی از گیاه پالایی گیاهان دارویی در پاسخ به تنش فلزات سنگین

منابع	اثرات و پتانسیل گیاه پالایی	غلظت فلزات سنگین	عناصر سنگین	گونه گیاهی
کال ^۱ و همکاران (۲۰۱۵)	گیاهان می توانند تنش Cr را از طریق تجمع بیشتر پرولین و فعالیت آنزیم پراکسیداز افزایش داده و منجر به تجمع Cr در قسمت های قابل برداشت باشد. بنابراین، این گیاه به نظر می رسد که یک کاندیدای مناسب گیاه پالایی در مکان های آلوده باشد.	$10^{-1} \text{ mg L}^{-1}$	Cr	<i>Portulaca oleracea</i> L.
آنجلوا و همکاران (۲۰۰۶)	مقدار قابل توجهی از فلزات سنگین در اسانس <i>Salvia officinalis</i> مشاهده نشد. اما مقدار Cd و Pb، Cu، Zn و S. <i>sclarea</i> بیشتر از مقادیر قابل قبول و حداکثر حد مجاز اسانس های خوراکی بود. در نهایت گونه <i>Salvia officinalis</i> به عنوان یک گیاه نسبتاً قوی به فلزات سنگین معرفی شده است.	در فواصل مختلف (۱۰۰ و ۱۵۰۰ متر از فلزات غیر آهنی در نزدیکی پلودویو)	Cd, Pb, Zn, Cu	<i>Salvia officinalis</i> L. <i>Salvia sclarea</i> L.

در این قسمت، در مورد اثرات فلزات سنگین در برخی از گیاهان دارویی و کاربرد آن ها برای سمیت زدایی فلزات در مناطق آلوده بحث می گردد. بررسی تحقیقات مختلف نشان داد که گیاهان دارویی نسبت به فلزات سنگین در خاک های آلوده متحمل هستند و می توانند به عنوان یک رویکردی برای مدیریت و بهره برداری از فلزات سنگین در مناطق با آلودگی متوسط کشت شوند. با این حال، با توجه به توانایی بالایی برخی گیاهان دارویی برای جمع آوری این فلزات در بخش های خوراکی، زمانی که به منظور گیاه پالایی کشت نمی شوند، کشت این گیاهان در خاک های آلوده به ویژه برای (مصارف دارویی) باید با استفاده از قوانین بسیار جدی کنترل شوند و با حداکثر حد مجاز فلزات سنگین از طریق سازمان بهداشت جهانی (۲۰۰۵) مورد توجه قرار گیرد. با توجه به تجمع فلزات سنگین در ریشه برخی از گیاهان دارویی، اهداف پاک سازی را می توان با ریشه کن کردن کامل تسهیل کرد.

یک مطالعه‌ای به منظور بررسی محتوای فلزات سنگین در داروهای سنتی گیاهان آسیایی خریداری شده در ایالات متحده، ویتنام و چین نشان داد که در اکثر محصولات سطح فلزات سنگین قابل تشخیص است و با حدود ۷۴٪ حاوی مقادیر بیشتری از دستورالعمل‌های بهداشت عمومی توصیه شده می‌باشند (گاروی و همکاران، ۲۰۰۱). راه حل مؤثری برای واردات داروهای سنتی حاوی فلزات سنگین که به عنوان چالش بزرگی تلقی می‌شود به کار برده می‌شود (سایر و همکاران، ۲۰۰۸). انتظار می‌رود که محصولات در مقادیر کوچک با استفاده از روش‌های مختلف، از جمله از طریق خدمات پستی و مسافرت بین قاره‌ای وارد شوند (دنهولم، ۲۰۱۰).

۳-۱۰ اثر فلزات سمی بر فعالیت بیولوژیکی گیاهان دارویی

ترکیبات فنلی به دلیل خاصیت آنتی‌اکسیدانی اهمیت فراوانی در رشد و تحمل سمیت در گیاه ایفا می‌کنند (هیم^۱ و همکاران، ۲۰۰۲). به گونه‌ای که تولید رادیکال‌های آزاد را متوقف می‌کنند (گولسین^۲ و همکاران، ۲۰۱۱، گارسیا و همکاران، ۲۰۱۲). البته افزایش تولید این ترکیب‌ها تحت شرایط استرسی یا عوامل محیطی مختلف اتفاق می‌افتد (ساکیهاما و یاماساکی^۳، ۲۰۰۲).

از طرفی استفاده از گیاهان دارویی جهت درمان انواع التهاب‌ها در سرتاسر جهان بسیار متداول می‌باشد. بررسی اثرات ضد التهابی گیاهان دارویی که بر اساس اطلاعات اولیه از طب سنتی گرفته شده است مدتی است که در کشور ایران مورد توجه واقع شده است. به عنوان مثال در یک مطالعه نشان داده شده است که گیاه گشنیز دارای اثر ضد درد و ضد التهابی است (حاج‌هاشمی و همکاران، ۲۰۰۳) همچنین، در یک مطالعه دیگر نشان داده شده است که عصاره هیدروالکلی میوه کرفس^۴ دارای اثر ضد دردی و ضد التهابی است (نصری و همکاران، ۲۰۰۹).

1. Heim

2. Gulcin

3. Sakihama & Yamasaki

4. *Apium graveolens*

مطالعات اولیه که بر روی اوفوربیا^۱ و ترکیبات تری تریپنی و استروئیدی استخراج شده از این گیاه انجام شده، مشاهده شده است که این ترکیبات اثر ضد درد و ضد التهاب دارند (آپالیزبان و همکاران، ۱۳۹۴ به نقل از لاکرتی^۲ و همکاران، ۲۰۰۶ و علی بابایی و همکاران، ۲۰۱۰). التهاب به عنوان یک پاسخ محافظتی طبیعی و واکنش دفاعی بدن در برابر آسیب بافتی ناشی از ضربه فیزیکی، مواد شیمیایی خطرناک و عوامل میکروبیولوژیک است. در این شرایط مسیر اسید آراشیدونیک^۳ که حاوی ۲ مسیر متابولیکی (آنزیم سیکلواکسیژناز^۴ و لیپواکسیژناز^۵) می باشد، به عنوان یکی از سازوکارهای مهم و اساسی در التهاب شناخته می شود، فعال می گردد. در این مسیر پروستاگلاندین ها^۶ به عنوان مهم ترین واسطه های التهابی به حساب می آیند که در طی مسیر سیکلواکسیژناز توسط آنزیم های COX تولید می شوند (پالیزبان و همکاران، ۱۳۹۴ به نقل از گودوین^۷ و همکاران، ۱۹۸۰).

آنزیم سیکلواکسیژناز که به طور رسمی و در ژنتیک به نام پروستاگلاندین وپراکسید سنتاز معروف است، در سنتز ترکیباتی به نام پروستاانوئیدها^۸ که شامل پروستاگلاندین ها، پروستاسیکلین^۹ و ترومبوکسان^{۱۰} هستند نقش اساسی دارند. این آنزیم دارای دو جزء سیکلواکسیژناز و پراکسیداز می باشد، بنابراین، دو نقش را از خود به نمایش می گذارد. جزء سیکلواکسیژناز در ابتدا آراشیدونیک اسید را پروستاگلاندین^{۱۱} تبدیل می کند و سپس جزء پراکسیداز، اندوپراکسیداز (گروه پراکسید) را به الکل مربوطه خود پروستاگلاندین^{۱۲} H₂ احیا می کند که این ترکیب پیش ساز پروستاگلاندین ها، ترومبوکسان ها و پروستاسیکلین ها می باشد (هامبرگ^{۱۳} و همکاران، ۱۹۷۳).

1. Euphorbia

2. Alakurtti

3. Arachidonic acid

4. Cyclooxygenase (COX)

5. Lipoxigenases

6. Prostaglandins (PG)

7. Goodwin

8. Prostanoids

9. Prostacyclin

10. Tromboxan (Tx)

11. Prostaglandin G2 (PGG2)

12. Prostaglandin H2 (PGH2)

13. Hamberg

به خوبی مشخص شده است که آنزیم سیکلواکسیژناز دارای دو ایزوform می‌باشد. سیکلواکسیژناز-۱ (COX-۱) و سیکلواکسیژناز-۲ (COX-۲). آنزیم‌های سیکلو اکسیژناز-۱ و ۲- جزو آنزیم‌های گروه اکسیدوردوکتازها می‌باشد. آنزیم سیکلو اکسیژناز-۱ در انواع سلول‌ها یافت می‌شود و در تنظیم عملکرد طبیعی مخاط معده، پلاکت‌های خونی و جریان خون کلیدی درگیر می‌باشد، در حالی‌که آنزیم سیکلواکسیژناز-۲ برخلاف سیکلو اکسیژناز-۱ در شرایط فیزیولوژیکی در انواع سلول‌ها یافت نمی‌شود، ولی در شرایط التهابی و استرس تب و درد فعال می‌شود (فیتس پاتریک، ۲۰۰۴).

نتایج پالیزبان و همکاران (۱۳۹۴) حاکی از آن است که اثر مهارکنندگی ترکیبات تری ترپنی نوع سیکلو آرتان استخراج شده از گیاه فرفیون بر فعالیت آنزیم سیکلواکسیژناز-۱ نشان می‌دهد که از این گیاه و ترکیبات تری ترپنی استخراج شده از آن، که در غلظت کم اثری بر سلول‌های طبیعی ندارند، ممکن است بتوان در درمان بیماری‌هایی که مرتبط با افزایش فعالیت این آنزیم است مورد استفاده قرار گیرند.

بین محققان نیز بحث‌های متعددی وجود دارد که آیا غربال‌گری گیاهان دارویی با استفاده از آزمایشات این ویترو^۱ مؤثرترین روش برای اعتبارسنجی و کیفیت گیاهان دارویی هستند (ورپورت^۲، ۱۹۹۸ و گارسیا و همکاران، ۲۰۱۲) هر چند، که در آفریقا، ترکیبات فعال چندین گیاه دارویی موجود شناسایی شده است و با استفاده از تست‌های بیولوژیکی به سادگی غربال‌گری عصاره‌های گیاهی دارویی مشخص شده است (جاگر و وان‌استادن^۳، ۲۰۰۵). با این وجود گزارش فعالیت بیولوژیکی عصاره خام گیاهان بدون ایزوله و شناسایی یک ترکیب فعال باعث افزایش نگرانی می‌شود، ضمن اینکه این فعالیت ممکن است ناشی از حضور مواد سمی باشد (الگوراشی^۴ و همکاران، ۲۰۰۴). اخیراً بررسی‌هایی بر روی اثر غلظت کادمیوم و اثر آن بر ایزوform‌های سیکلواکسیژناز انجام گردیده است. طیف فعالیت عصاره‌های گونه‌های مختلف، بازتابی از توانایی آن‌ها در فعالیت و عدم فعالیت هر دو ایزوform (COX-۱) و

1. In vitro

2. Verpoorte

3. Jager & Vanstaden

4. Elgorashi

(COX-۲) (آنزیم سیکلو اکسیژناز) است.

(COX-۱) و (COX-۲) توسط گونه‌های مختلف *Eucomis autumnalis* و *Eucomis humilis* بررسی شده است (استریت و همکاران، ۲۰۰۹). هنگامی که عصاره *E. humilis* با کادمیوم ۲ میلی گرم بر لیتر تیمار می‌گردد، فعالیت بازدارنده کمتری نسبت به کنترل برای هر دو ایزوform نشان داده شده است، در حالی که عصاره *E. autumnalis* دارای فعالیت COX-۱ بیشتری نسبت به کنترل در سرکوب کردن فعالیت COX-۲ را دارا می‌باشد. این مطالعه به محققان هشدار داده است که آلاینده‌های محیطی فعالیت بیولوژیکی و عصاره‌های گیاهی را تحت تأثیر قرار می‌دهند. واضح است که فلزات سنگین باعث تحریک فعالیت دارویی می‌شود و گیاهان به شدت تحت تأثیر چندین جنبه از جمله مرحله رشد گیاه، غلظت، مدت زمان تیمار و محیط رشد قرار می‌گیرند (نسیم و دهیر^۱، ۲۰۱۰). به عنوان یک نتیجه بهینه‌سازی عرضه مواد مغذی یک عامل کلیدی در کیفیت گیاهان دارویی بوده است و پیشنهاد می‌شود که برخی از گیاهان دارویی که در خاک آلوده رشد می‌کنند، از عملکرد متابولیت ثانویه بالاتری برخوردارند (رای^۲ و همکاران، ۲۰۰۴، ۲۰۱۱) با این وجود، این بستگی به قسمت گیاهی مصرف کننده دارد.

اکم و همکاران (۲۰۱۴) گزارش نمودند، از ۲۲ نمونه آزمایش شده، تنها ۸ مورد فعالیت آنتی‌باکتریال قوی علیه *E. coli* در مقایسه با ۱۴ نمونه که فعالیت خوبی علیه *S. aureus* دارند مشاهده شد. به‌طور کلی، نمونه‌های گیاهی با سطوح بالای فلزات باعث افزایش فعالیت ضد باکتری شدند. نوری و همکاران (۲۰۱۲) گزارش کردند که عصاره گل ماهور تماشایی^۳ از خاک‌های آلوده به فلزات سنگین دارای فعالیت ضد باکتری قوی علیه *Salmonella Paratyphi* در غلظت‌های مختلف بود. هنگامی که یک گیاه در معرض تنش فلزات سنگین قرار می‌گیرد، چندین فرایند بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی برای بقا انجام می‌دهد، اما این تا حدی به نفع تولید متابولیت‌های ثانویه است. یکی از دلایل فعالیت ضد میکروبی بالا در این مطالعه برای گیاهان با سطوح بالای فلزات سنگین باشد به دلیل تولید متابولیت‌های ثانویه

1. Nasim & Dhir

2. Rai

3. *Verbosum speciosum* Schard

بالایی است که در این شرایط تولید می‌گردد. نتایج حاصل از فعالیت آنتی باکتریایی گیاه *Bulinus natalensis* و *Clavatum L.* نشان داد که با وجود داشتن غلظت بالایی از فلزات سنگین، دارای فعالیت ضد باکتری ضعیفی بودند. این نتیجه دلالت بر این موضوع می‌کند که فعالیت ضد باکتری لزوماً یک شاخص و معیار مناسبی برای غلظت‌های بالای فلزات سنگین نیست. استفاده از آزمایش‌های زیستی همچنین در تعیین کیفیت محصولات گیاهی یک روش قابل قبول برای غربال‌گری است.

استریت و همکاران (۲۰۰۹) گزارش کردند که فعالیت ضد میکروبی در گیاهان *Merwillaplumbea* تحت تیمار با غلظت بالای کادمیوم افزایش یافته است. نمونه‌هایی از *Clathrus transvaalensis* و *Bulbine natalensis* به دست آمده از محیط کشت موراшиگ و اسکوگ (MS) نشان داده شده است که محتوای فنول و فلاونوئید بالاتری بدست آمده است. این نمونه‌ها فعالیت ضد باکتری خوبی را در برابر *E. coli* یا *S. aureus* نشان دادند. در مجموع اکم و همکاران (۲۰۱۴) نشان دادند که ارزیابی کیفیت و صحت گیاهان محصولات با استفاده از غربال‌گری فیتوشیمیایی، یک روش قابل قبول در کنترل کیفیت محصولات گیاهی دارویی است.

۳-۱۱ اثر تیمار کادمیوم و آلومینیوم بر فعالیت ضد باکتریایی

مقادیر حداقل غلظت بازدارندگی $MIC \leq 1$ میلی‌گرم در میلی‌لیتر به عنوان فعالیت ضد باکتری بسیار خوب تلقی می‌گردد (جیبنس^۲، ۲۰۰۵ و اکم و همکاران، ۲۰۱۵)، شایان ذکر است، گیاهانی که در معرض پایین‌ترین غلظت کادمیوم و آلومینیوم قرار می‌گیرند، دارای فعالیت ضد باکتری مناسبی بودند که مشابه با شرایط کنترل است. افزایش غلظت کادمیوم و آلومینیوم تأثیر منفی بر فعالیت آنتی باکتریال دارد که با افزایش آن مقادیر MIC مواجه شد، تلفیق مقدار کادمیوم و آلومینیوم بالاترین مقادیر MIC ثبت شده در عصاره گیاهان را در برداشت.

1. Minim Iminhibitory Concentration

2. Gibbons

با افزایش غلظت تیمارهای کادمیوم و آلومینیوم به طور مداوم بیوسنتز متابولیت‌های ثانویه (فنول‌ها و فلاونوئیدها) در *D.elata* کاهش یافته است. فلاونوئید و ترکیبات فنلی دارای بسیاری از خواص دارویی مانند آنتی‌اکسیدان، ضد میکروبی و فعالیت‌های ضد التهابی هستند (گالاتی و اُبرین^۱، ۲۰۰۴). *D.elata* برای درمان بیماری‌های مختلف از جمله بیماری‌های عفونی مورد استفاده قرار می‌گیرد. فعالیت ضد میکروبی ضعیف علیه *E.coli* و *S.aureus* در اکثر روش‌های تیماری نگران‌کننده است، با توجه به اینکه این دو میکروارگانیسم در میان شایع‌ترین عوامل اتیولوژیک بیماری‌های عفونی می‌باشند. محتوای متابولیت‌های ثانویه در فلزات سنگین تأکید می‌کند که گیاهان می‌توانند فعالیت ضعیف ضد باکتری را در مطالعه حاضر ثبت کنند. بنابراین قرار گرفتن در معرض تنش فلز سنگین منجر به آلوده شدن خاک می‌گردد و می‌تواند به طور بالقوه عملکرد گیاهی را کاهش دهد. نیاز فوری برای کشت پایدار و برداشت محصول گیاهان دارویی وجود دارد که به شدت مورد استفاده قرار می‌گیرند. از جمله در خصوص گیاه *D.elata* با تشویق در بخش کشاورزی کوچک و سپس کاربرد آن در صنعت این امر را امکان‌پذیر می‌کند (اسپارگ^۲ و همکاران، ۲۰۰۵ و اکم و همکاران، ۲۰۱۵). به ویژه در نزدیکی مناطق شهری و مکان‌هایی که تقاضای زیادی برای گیاهان دارویی وجود دارد. با این وجود، انتخاب مکان مناسب برای اطمینان از نیاز به خاک‌های غیراشباع باید دقیقاً تحت کنترل باشد و ایمنی و کارایی گیاهان کشت شده نیز باید ارزیابی شود.

1. Galati & O'Brien

2. Sparg

فهرست منابع

اسپنانی، آ و فلاح، س. ۱۳۹۵. اثر تنش کادمیوم بر ویژگی‌های جوانه‌زنی بذرهای تعدادی از گیاهان دارویی در شرایط آزمایشگاه. دوماهنامه علمی- پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۳۲ (۳): ۵۴۲-۵۲۷.

اصغری، غ.، پالیزبان، ع.، طلوع قمری، ز و عادل، ف. ۱۳۸۶. آلودگی سرب، جیوه و کادمیوم در داروهای گیاهی ایران. فصلنامه علوم دارویی. شماره بهار. ۸-۱.

پالیزبان، ع.، قنادیان، س. م.، صادقی، ح. و قیصری، ب. ۱۳۹۴. مطالعه برون تنی اثر مهارکنندگی تری ترین‌های استخراجی گیاه فریون بر فعالیت آنزیم سیکلواکسیژناز-۱ و بررسی سایتوتوکسیسیتی بر رده سلولی ال-۹۲۹. مجله دانشگاه علوم پزشکی رفسنجان. ۶۷۸-۱۴: ۶۶۵

تبریزی، ل.، محمدی، س.، دلشاد، م و متشعرزاده، ب. ۱۳۹۴ تأثیر قارچ میکوریزا بر رشد و عملکرد گیاه دارویی رزماری (*Rosmarinus officinalis* L.). فصلنامه علوم محیطی. ۱۳ (۲): ۴۸-۳۷.

حیدری، ط.، اسرار، ز و نصیبی، ف. ۱۳۹۳. مقادیر مختلف نیکل بر برخی پارامترهای فیزیولوژیکی و سنتز ترکیب‌های ثانویه در گیاه بنگ دانه (*Hyoscyamus niger* L.). دوماهنامه علمی- پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۳۰ (۳): ۴۱۳-۴۰۲.

دولت‌آبادیان، آ. ۱۳۸۶. اثر محلول‌پاشی ویتامین ث بر صفات مرفولوژیک، فیزیولوژیک ذرت دانه‌ای در شرایط تنش کم آبی. پایان‌نامه دانشگاه تربیت مدرس، تهران.

زارع ده‌آبادی، س.، اسرار، زهرا.، نمکی شوشتری، ع. ح و مهربانی، م. ۱۳۹۴. محتوای ترکیب‌های فنلی و فعالیت آنزیم‌های PAL و PPO گیاه ریحان سبز *Ocimum basilicum* L. با پیش‌تیمار کروناتین تحت سمیت آرسنیک. دوماهنامه علمی- پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۳۱ (۱): ۶۲-۵۲.

صدیق‌آرا، پ.، علی اصفهانی، ط.، جعفری، م.، ضیائی، آ و فرخنده، ط. ۱۳۸۹.

ارزیابی میزان سمیت سه گیاه تاج خروس، بندواش و بابا ادم با استفاده از آزمون ارتمیا سالیانا. فصلنامه دانش و تندرستی. ۲ و ۳ و ۴-۱.

عبدی، س.، شمس، ک و کبرایی، س. ۱۳۹۵. بررسی غلظت فلزات سنگین سرب و کادمیوم در ده گیاه دارویی پر مصرف در شهرستان کرمانشاه. بیولوژی کاربردی. ۶ (۴): ۴۳-۵۰.

عسگری لجایر، ح.، نجفی، ن.، و مقیسه. ۱. ۱۳۹۴. کشت برخی گیاهان دارویی در خاک‌های آلوده به فلزات سنگین: راهکاری برای مدیریت اراضی آلوده. نشریه مدیریت اراضی. جلد ۳. شماره ۲. ۱۱۸-۱۰۸.

قربانلی، م.، کیاپور، ع. ۱۳۹۱. بررسی اثر غلظت‌های مختلف مس بر رنگیزه‌ها و فعالیت سیستم‌های دفاعی غیر آنزیمی و آنزیمی در گیاه دارویی خرفه (*Portulaca oleracea* L.). دوماهنامه علمی- پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۳۰ (۱): ۸۳-۶۳.

قربانلی، م و کیاپور، ع. ۱۳۹۳. اثرات غلظت‌های مختلف سرب و مس بر مقدار مالون دی آلدئید، پرولین و فعالیت آنزیم‌های پراکسیداز کاتالاز در گیاه دارویی خرفه (*Portulaca oleracea* L.). دوماهنامه علمی- پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۲۸ (۲): ۲۴۷-۲۳۵.

کریمی، ن.، خان احمدی، م و مرادی، ب. ۱۳۹۲. اثر غلظت‌های مختلف سرب بر برخی پارامترهای فیزیولوژیکی گیاه کنگر فرنگی. مجله پژوهش‌های تولید گیاهی. ۲۰ (۱): ۴۹-۶۲.

محمدی، س. ف.، تبریزی، ل.، دلشاد، م و متشروع زاده، ب. ۱۳۹۲. بررسی رشد و عملکرد گیاه دارویی همیشه بهار (*Calendula officinalis* L.) در شرایط همزیستی با قارچ میکوریزا آربسکولار و تنش فلزهای سنگین. مجله بوم شناختی کشاورزی. ۲ (۳): ۵۹-۴۸.

هاشمی، س. پ.، رشیدی پور، م.، رحیمی، ا.، غیاثوند، ع. ر. و حسینی، ف. ۱۳۹۳. بررسی آلودگی فلزات سنگین در ده گیاه دارویی پر مصرف در خرم‌آباد. مجله علوم

پزشکی زانکو، دانشگاه علوم پزشکی کردستان. صص ۲۵-۱۷.

یعقوبیان، ی.، سیادت، س. ع.، مرادی تلاوت، م و پیردشتی، ه. ا. ۱۳۹۵.
 کمی‌سازی پاسخ رشد رویشی و مؤلفه‌های فلورسانس کلروفیل گیاه دارویی بادرنبویه
 (*Melissa officinalis* L.) به غلظت کادمیوم در خاک. نشریه پژوهش‌های تولید گیاهی.
 ۲۳ (۲): ۱۳.

Euphorbia helioscopia on acetic acid-induced abdominal constrictions in Balb/c mice. Journal of Shahrekord University of Medical Sciences. 11: 9-14.

AL-Ghamdi, A., Jais, H and Khogali, A. 2012. Relationship between the status of arbuscular mycorrhizal colonization in the roots and heavy metal and flavonoid Incubation contents in the leaves of *Juniperus procera*. Journal of Ecology and the Natural Environment. 4: 212-218.

Ali, M. B., Singh, N., Shohael, A. M and Hahn, E. J. 2006. Phenolics metabolism and lignin synthesis in root suspension cultures of *Panax ginseng* in response to copper stress. Plant science. 171(1): 147-154.

Alloway, B. J. 2010. Heavy metals in soil (Third edition), John Wiley and Sons, Inc, New Yurk, USA.

Almeida, A. F., Valle, A. A., Mielke, M. S., Gomes, F. P and Braz, J. 2007. Tolerance and prospection of phytoremediator woody species of Cd, Pb, Cu and Cr. Plant Physiology. 19: 83-98.

Amer, N., Chami, Z. A., Bitar, L. A., Mondelli, D. and Dumontet, S. 2013. Evaluation of *Atriplex halimus*, *Medicago lupulina* and *Portulaca oleracea* for phytoremediation of Ni, Pb, and Zn. International Journal of Phytoremediation. 15 (5): 498-512.

Angelova, V. R., Grekov, D. F., Kisyov, V. K and Ivanov, K. I. 2015. Potential of lavender (*Lavandula vera* L.) for phytoremediation of soils contaminated with heavy metals. International Journal of Biological, Biomolecular and Agricultural. Food Biotechnology and Engineering. 9 (5): 479-486.

Angelova, V., Ivanov, K and Ivanova, R. 2006. Heavy metal content in plants from family Lamiaceae cultivated in an industrially polluted region. *Journal of Herbs Spices & Medicinal Plants*. 11 (4): 37–46.

Annan, K., Dickson, R. A., Amponsah, I. K and Nooni, I. 2013. The heavy metal contents of some selected medicinal plants sampled from different geographical locations. *Pharmacognosy research*. 5:103-108.

Annan, K., Kojo, A. I., Cindy, A., Samuel, A. N and Tunkumgnen, B. M. 2010. Profile of heavy metals in some medicinal plants from Ghana commonly used as components of herbal formulations. *Pharmacognosy research*. 2(1): 41.

Apel, K and Hirt, H. 2004. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress and signal transduction. *Annual review of plant biology*. 55: 373-399.

Arpadjan, S., Çelik, G., Taskesen, S and Güçer, S. 2008. Arsenic, cadmium and lead in medicinal herbs and their fractionation. *Food and Chemical Toxicology*. 46: 2871-2875.

Asgari Lajayer, B., Ghorbanpou, M and Nikabadi, S. 2017. Heavy metals in contaminated environment: Destiny of secondary metabolite biosynthesis, oxidative status and phytoextraction in medicinal plants. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 145:377-390.

Asghari, Gh. R., Palizban, A. A., Toloue Ghamari, Z and Adeli, F. 2008. Contamination of cadmium, lead and mercury. *Herbal Medicine in Iran*. 14(1): 1-8. (In Persian).

Aydinalp, C and Marinova, S. 2003. Distribution and forms of heavy metals in some agricultural soils. *Polish Journal of Environmental Studies*. 12: 629–633.

Azarm, A., Mohajer, A and Azarm, H. 2012. Lead and cadmium contamination in the city of groceries herbs. *Medicinal Plants Congress. Student Research Committee.College of Pharmacy. Shiraz University of Medical Sciences, Shiraz, IR*. 5(8)61-66.

Baker, A and Brooks, R. 1989. Terrestrial higher plants which hyperaccumulate metallic elements. A review of their distribution, ecology and phytochemistry. *Biorecov*. 1: 81-126.

Baker, A. J. M., McGrath, S. P., Sidoli, C. M. D and Reeves, R. D. 1994. The possibility of in situ heavy metal decontamination of soils using crops of metal-accumulating plants. *Resources, Conservation and Recycling*. 11: 41-49.

Baker, N. R. 2008. Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo. *Annual Review of Plant Biology*. 59: 89-113.

Bakhshandeh, E., Soltani, A., Zeinali, E., and Kallate-Arabi, M. 2012. Prediction of plant height by allometric relationships in field-grown wheat. *Cereal Research Communications*. 40: 487-496

Balestrasse, K. B., Gallego, S. M., Benavides, M. P and Tomaro, M. L. 2005. Polyamines and proline Soil. are affected by cadmium stress in nodules and roots of soybean plants. 270: 343-353.

Baye, H and Hymete, A. 2010. Lead and cadmium accumulation in medicinal plants collected from environmentally different sites. *Bulletin of environmental contamination and toxicology*. 84(2): 197-201.

Benavides, M. P., Gallego, S. M and Tomaro, M. L. 2005. Cadmium toxicity in plants. *Brazilian Journal of Plant Physiology*. 17(1): 21-34.

BenSaad, R., Ben Hsouna, A., Saibi, W., Ben Hamed, K., Brini, F and Ghneim-Herrera, T. 2018. A stress-associated protein, LmSAP, from the halophyte *Lobularia maritima* provides tolerance to heavy metals in tobacco through increased ROS scavenging and metal detoxification processes. *Journal of Plant Physiology*. 231:234-243.

Berni, R., Luyckx, M., Xu, x., Legay, S., Sergeant, K., Hausman, S. L., Cai, G and Guerriero, G. 2018. Reactive Oxygen Species and heavy metal stress in plants: impact on the cell wall and secondary metabolism. *Environmental and Experimental Botany*. Accepted manuscript.

Bizhani, M., Asgharipor, M and SirousMehr, A. 2014. Effect of differentmycorrhiza species and phosphorus on toxicity of arsenic and fenugreek growth in soils contaminate. Ms. thesis, University of Zabol. P: 96.

Blokhina, O., Virolainen, E and Fagerstedt, K. V. 2003. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Annals of Botany*. 91 (2): 179-194.

Bolouri Moghaddam, E., Hemmati, Kh., Bashiri Sadr, Z and Mashayekhi, K. 2009. Effect of harvest time and root diameter on Glycyrrhizin content in *Glycyrrhiza glabra*. Journal of Plant Production Research. 16(2): 29-45.

Caldas, E and Machado, L. 2004. Cadmium, mercury and lead in medicinal herbs in Brazil. Food and chemical toxicology. 42(4): 599-603.

Cao, X., Ma, L. Q and Tu, C. 2004. Antioxidative responses to arsenic in the arsenic hyperaccumulator Chinese brake fern (*Pteris vittata* L.). Environmental Pollution. 128: 317-325.

Chaiyarat, R., Suebsima, R., Putwattana, N., Kruatrachue, M and Pokethitiyook, P. 2011. Effects of soil amendments on growth and metal uptake by *Ocimum gratissimum* grown in Cd/Zn-contaminated soil. Water, Air, & Soil Pollution. 214(1-4): 383-392.

Chan, K. 2003. Some aspects of toxic contaminants in herbal medicines. Chemosphere. 52(9): 1361-1371.

Cheikh-Rouhoua, S., Besbesa, S., Lognayb, G., Bleckerc, C., Deroannec, C and Attia, H. 2007. Chemical composition and lipid fraction characteristics of aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) seed cultivated in Tunisia. Food Science and Technology International. 15(5): 407-416.

Chen, C., Huang, D and Liu, J. 2009. Functions and toxicity of nickel in plants: recent advances and future prospects. Clean-Soil, Air, Water. 37(4-5): 304-313.

Cheng, Y and Zhou, Q. X. 2002. Ecological toxicity of reactive X-3B red dye and cadmium acting on wheat (*Triticum aestivum*). Journal of Environmental Sciences. 14(1): 136-140.

Choudhary, M., Jetley, U. K., Khan, M. A., Zutshi, S and Fatma, T. 2007. Effect of heavy metal stress on proline, malondialdehyde, and superoxide dismutase activity in the cyanobacterium *Spirulina platensis*-S5. Ecotoxicology and Environmental Safety. 66(2): 204-209.

Collin, V. C., Eymery, F., Genty, B., Rey, P and Havaux, M. 2008. Vitamin E is essential for the tolerance of *Arabidopsis thaliana* to metal induced oxidative stress. Plant Cell & Environment. 31 (2): 244-257.

Cortés-Eslava, J., Gómez-Arroyo, S., Risueño, M. C., Testillano, P. S. 2018. The effects of organophosphorus insecticides and heavy metals on

DNA damage and programmed cell death in two plant models. *Environmental Pollution*. 240:77-86.

Dai, L. P., Xiong, Z. T., Huang, Y and Li, M. J. 2006. Cadmium-induced changes in pigments, total phenolics, and phenylalanine ammonialyase activity in fronds of *Azolla imbricate*. *Environmental Toxicology*. 21(5): 505-512.

Dawooda, M., Khand, M. I., Zaffar, M., Cheemad, S. A., Tonga, X. H and Zhua, S. 2009. Cadmium-induced ultramorphological and physiological changes in leaves of two transgenic cotton cultivars and their wild relative. *Journal of Hazardous Materials*. 168: 614-625.

De, D and De, B. 2011. Elicitation of diosgenin production in *Trigonella foenum-graecum* L. seedling by heavy metals and signaling molecule. *Acta Physiologiae Plantarum*. 33 (5): 1585–1590.

Deepa, R., Senthilkumar, P., Sivakumar, S., Duraisamy, P and Raam, C. V. 2006. Copper availability and accumulation by *Portulaca oleracea* L. *Environmental Monitoring and Assessment*. 116(1-3): 185-195.

Delavar, M., Asghari, Gh. R., Amiri, F and Abdollahi, M. 2011. The study of toxic metals contamination (Pb, Cd, As, Al) on medicinal plants cultivated near arak industrial manufactures. *Iran. Journal of Toxicological*. 5(14): 482-487.

Denholm, J. 2010. Complementary medicine and heavy metal toxicity in Australia. *WebmedCentral*. 1: 1–6.

Dey, S. K., Dey, J., Patra, S and Pothal, D. 2007. Changes in the antioxidative enzyme activities and lipid peroxidation in wheat seedlings exposed to cadmium and lead stress. *Brazilian Journal of Plant Physiology*. 19: 53–60.

Di Cagno, R., Guidi, L., De Gra, L and Soldatini, G. F. 2001. Combined cadmium and ozone treatments affects photosynthesis and ascorbate-dependent defenses in sunflower. *New Phytologist*. 151: 627–636.

Duan, C., Fang, L., Yang, C., Chen, W., Xing, Y and Li, S. 2018. Reveal the response of enzyme activities to heavy metals through in situ zymography. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 156:106-115.

Duman, F and Ozturk, F. 2010. Nickel accumulation and its effect on biomass, protein content and antioxidative enzymes in roots and leaves of

watercress (*Nasturtium officinale* R. Br.). Journal of Environmental Science. 22 (4): 526–532.

Ebrahim, A. M., Eltayeb, M. H., Khalid, H., Mohamed, H., Abdalla, W., Grill, P and Micalke, B. 2012. Study on selected trace elements and heavy metals in some popular medicinal plants from Sudan. Journal of Natural Medicine. 66: 671–679.

Elgorashi, E. E., Stafford, G. I., Mulholland, D and Van Staden, J. 2004. Isolation of captan from *Cyranthus suaveolens*: the effect of pesticides on the quality and safety of traditional medicine. South African Journal of Botany. 70: 512–514.

Elzaawely, A. A., Xuan, T. D and Tawata, S. 2007. Changes in essential oil, kava pyrones and total phenolics of *Alpinia zerumbet* (Pers.) BL Burtt. & RM Sm. leaves exposed to copper sulphate. Environmental and Experimental Botany. 59 (3): 347–353.

Emami Bistgani, Z., Siadat, A., Bakhshandeh, M., Ghasemi Pirbaloutu, A and Hashemi, M., 2017. Morpho-physiological and phytochemical traits of (*Thymus daenensis* Celak.) in response to deficit irrigation and chitosan application. Acta Physiologiae Plantarum. 39: 231.

Ernst, E and Coon, J. T. 2001. Heavy metals in traditional Chinese medicines: a systematic review. Clinical Pharmacology & Therapeutics. 70(6): 497-504.

Fitzpatrick F. A. 2004. Cyclooxygenase enzymes: regulation and function. Current Pharmaceutical Design. 10: 577-88.

Galati, G and O'Brien, P. J. 2004. Potential toxicity of flavonoids and other dietary phenolics: significance for their chemopreventive and anticancer properties. Free Radical Biology and Medicine. 37: 287–303.

Gall, J. E., Boyd, R. S., Rajakaruna, N. 2015. Transfer of heavy metals through terrestrial food webs: a review. Environmental Monitoring and Assessment. 187:201.

Gao, S., Yan, R., Cao, M., Yang, W., Wang, S and Chen, F. 2008. Effects of copper on growth, antioxidant enzymes and phenylalanine ammonia-lyase activities in *Jatropha curcas* L. seedling. Plant Soil and Environment. 54 (3): 117–122.

García, B. M., Fernández-Recamales, M., Córdoba, F. 2012. Effects of Cadmium on Phenolic Composition and Antioxidant Activities of *Erica andevalensis*. Journal of Botany. 2012:1-6.

Garcia-Rico, L., Leyva-Perez, J and Jara-Marini, M. E. 2007. Content and daily intake of copper, zinc, lead, cadmium, and mercury from dietary supplements in Mexico. Food and chemical toxicology. 45 (9): 1599-1605.

Garg, N and Singla, P. 2011. Arsenic toxicity in crop plants: physiological effects and tolerance mechanisms. Environmental Chemistry Letters. 9(3): 303-321.

Garland, T. 2018. 1. Arsenic. Veterinary Toxicology (Third Edition). Chapter 23.

Garvey, G. J., Hahn, G., Lee, R. V and Harbison, R. D. 2001. Heavy metal hazards of Asian traditional remedies. International Journal of Environmental Health Research. 11: 63–71.

Gasser, U., Klier, B., Kuhn, A. V and Steinhoff, B. 2009. Current findings on the heavy metal content in herbal drugs. Pharmeuropa Bio & Scientific Notes. 9(1):170-175.

Gharineh, M. H., Haydari, M and Nadian, H. 2011. Interactive Effects of Salinity and Mycorrhizal Colonization on Some Heavy Metals Uptake by Saffron Plant (*Crocus sativus* L.). International Conference on Agriculture. Chemical and Environmental Sciences. 103-106.

Ghiyasi, S., Karbassi, A., Moattar, F., Modabberi, S and Sadough, M. B. 2010. Origin and concentrations of heavy metals in agricultural land around aluminium industrial complex. Journal of Food, Agriculture & Environment8. 1237–1240.

Gibbons, S. 2005. Plants as a source of bacterial resistance modulators and anti-infective agents. Phytochemistry Reviews. 4: 63–78.

Gogtay, N., Bhatt, H. A., Dalvi, S. S and Kshirsagar, N. A. 2002. the use and safety of nonallopathic Indian medicines. Drug safety. 25(14): 1005-1019.

Goodwin T. W. 1980. Biosynthesis of Isoprenoid Compounds. Wiley. New York. (Porter, J W and Spurgeon S L. eds) 1:443-80.

Gregor, M. 2004. Metal availability, uptake, transport and accumulation

in plants. In: Prasad, M.N.V. (Ed.), Heavy metal stress in plants — from biomolecules to ecosystems. Springer-verlag. Berlin. Pp: 1–27.

Grejtovský, A., Markušová, K and Nováková, L. 2008. Lead uptake by *Matricaria chamomilla* L. Plant Soil and Environment. 54 (2): 47–54.

Groppa, M. D., Zawoznik, M. S., Tomaro, M. L and Benavides, M. P. 2008. Inhibition of root growth and polyamine metabolism in sunflower (*Helianthus annuus*) seedlings under cadmium and copper stress. Biological Trace Element Research. 126(1-3): 246-256.

Gülçin, I., Topal, F., Cakmakcı, R., Bilsel, M., Gören, A. C and Erdogan, U. 2011. Pomological features, nutritional quality, polyphenol content analysis and antioxidant properties of domesticated and three wild ecotype forms of raspberries (*Rubus idaeus* L.). Journal of Food Science. 76(4): C585-C593.

Gupta, A. K., Verma, S. K., Khan, K and Verma, R. K. 2013. Phytoremediation using aromatic plants: a sustainable approach for remediation of heavy metals polluted sites. Environmental Science & Technology. 47 (18): 10115–10116.

Gupta, M., Sharma, P., Sarin, N. B and Sinha, A. K. 2009. Differential response of arsenic stress in two varieties of *Brassica juncea* L. Chemosphere. 74(9): 1201-1208.

Habibi, D., and Sadeghi-shoae, M. 2016. Phytoremediation. Lap. LAMBERT Academic publishing.

Haj-Hashemi V, Ghanadi A, and Sharif B. 2003. Anti inflammatory and analgesic effects of *Coriandrum sativum* L. in animal models. Journal of shahrekord university of Medical Sciences. 5: 8-15.

Hall, J. L. 2002. Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance. Journal of Experimental Botany. 53(366): 1-11.

Hamberg, M and Samuelsson B. 1973. Detection and isolation of an endoperoxide intermediate in prostaglandin biosynthesis. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 70: 899-903.

Heim, K. E., Tagliaffero, A. R and Bobilya, D. J. 2002. Flavonoid antioxidants: chemistry, metabolism and structure- activity relationships.

The journal of nutritional Biochemistry. 13: 572-585.

Henry, J. R. 2000. Overview of the Phytoremediation of Lead and Mercury Overview of the Phytoremediation of Lead and Mercury: U.S. Environmental Protection Agency, Office of Solid Waste and Emergency Response, Technology Innovation office, Washington. D. C., p1-51. <http://clu-in.org>.

Hussain, A., Ali, S., Rizwan, M., Zia ur Rehman, M., Muhammad Rizwan Javed, M., Shahid Chatha, A and Rashid, N. 2018. Zinc oxide nanoparticles alter the wheat physiological response and reduce the cadmium uptake by plants. Environmental Pollution. 242:1518-1526.

Hyun, H., Chang, A. C., Parker, D. R and Page, A. L. 1998. Cadmium solubility and phytoavailability in sludge treated soils: effect of soil organic carbon. Journal of Environmental Quality. 27: 329-334.

Ikic, I., Maric evic, M., Tomasovic, S., Gunjaca, J., Satovic, Z and Sarcevic, H. 2012. The effect of germination temperature on seed dormancy in Croatian-grown winter wheat. Euphytica. 188(1): 25-34.

Islam, E. U., Yang, X., He, Z and Mahmood, Q. 2007. Assessing potential dietary toxicity of heavy metals in selected vegetables and food crops. Journal of Zhejiang University Science. B 8: 1-13.

Jaakola, L., Maatta, K., Pirttila, A. M., Torronen, R., Karenlampi, S and Hohtola, A., 2002. Expression of genes involved in anthocyanin biosynthesis in relation to anthocyanin, proanthocyanidin, and flavonol levels during bilberry fruit development. Plant Physiology. 130(2): 729-739.

Jäger, A. K and Van Staden, J. 2005. Cyclooxygenase inhibitory activity of South African plants used against inflammation. Phytochemistry Reviews. 4: 39-46.

Jansen, S., Broadley, M. R., Robbrecht, E and Smets, E. 2002. Aluminium hyperaccumulation in angiosperms: a review of its phylogenetic significance. The Botanical Review. 68: 235-269.

Jouili, H and El Feriani, E. 2003. Changes in antioxidant and lignifying enzyme activities in sunflower roots (*Helianthus annuus* L.) stressed with copper excess. Comptes Rendus Biologies. 326(7): 639-644.

Kale, R. A., Lokhande, V. H and Ade, A. B. 2015. Investigation of

chromium phytoremediation and tolerance capacity of a weed, *Portulaca oleracea* L. in a hydroponic system. *Water and Environment Journal*. 29 (2): 236–242.

Kalny, P., Fijałek, Z., Daszczuk, A and Ostapczuk, P. 2007. Determination of selected microelements in polish herbs and their infusions. *Science of the Total Environment*. 381 (1): 99-104.

Khatibi, M., Rashed, M. H., Ganjeali, A and Lahooti, M. 2008. The effects of different nickel concentration on some morpho-physiological characteristics of parsely. *Iran. Journal of Field Crops Research*. 2: 295-302.

Khatun, S., Babar Ali, M., Hahn, E. J and Paek, K. Y. 2008. Copper toxicity in *Withania somnifera*: growth and antioxidant enzymes responses of in vitro grown plants. *Environmental and Experimental Botany*. 64: 279–285.

Khudsar, T., Uzzafar, M., Soh, W. Y and Iqbal, M. 2000. Morphological and anatomical variations of *Cajanus cajan* (Linn. Huth) raised in cadmium-rich soil. *Journal of Plant Biology*. 43: 149-157.

Kim, D. I., Pedersen, H and Chin, C. K. 1991. Stimulation of berberine production in *Thalictrum rugosum* suspension cultures in response to addition of cupric sulfate. *Biotechnol. Lett*. 13 (3): 213–216.

Kintlová, M., Blavet, N., Cegan, R., Hobza, R. 2017. Transcriptome of barley under three different heavy metal stress reaction. *Genomics Data*. 13:15-17.

Koh, H. L and Woo, S. 2000. Chinese proprietary medicine in Singapore: regulatory control of toxic heavy metals and undeclared drugs. *Drug safety*. 23(5): 351-362.

Kovacik, J and Backor, M. 2007. Phenylalanine ammonia-lyase and phenolic compounds in chamomile tolerance to cadmium and copper excess. *Water Air Soil Pollut*. 185 (1–4): 185–193.

Kovacik, J and Backor, M. 2008. Oxidative status of *Matricaria chamomilla* plants related to cadmium and copper uptake. *Ecotoxicology*. 17 (6): 471–479.

Kovacik, J., Klejdus, B and Backor, M. 2009b. Phenolic metabolism of *Matricaria chamomilla* plants exposed to nickel. *Journal of Plant Physiology*. 166: 1460–1464.

Kovacik, J., Klejdus, B., Hedbavny, J., Stork, F and Backor, M. 2009a. Comparison of cadmium and copper effect on phenolic metabolism, mineral nutrients and stress-related parameters in *Matricaria chamomilla* plants. Plant and Soil. 320 (1–2): 231–242.

Kováčik, J., Rotková, G., Bujdoš, M., Petr, B., Viera, B., Ková, P and Matúš, P. 2017. Ascorbic acid protects *Coccothraux subellipsoidea* against metal toxicity through modulation of ROS/NO balance and metal uptake. Journal of Hazardous Materials. 339:200–207.

Kovacik, J., Tomko, J., Backor, M and Repcak, M. 2006. *Matricaria chamomilla* is not a hyperaccumulator, but tolerant to cadmium stress. Plant Growth Regulation. 50 (2–3): 239–247.

Kramer, D. M., Johnson, G., Kiirats, O and Edwards, G. E. 2004. New fluorescence parameters for the determination of QA redox state and excitation energy fluxes. Photosynth. Research. 79: 209–218.

Kulhari, A., Sheorayan, A., Bajar, S., Sarkar, S., Chaudhury, A and Kalia, R. K. 2013. Investigation of heavy metals in frequently utilized medicinal plants collected from environmentally diverse locations of north western India. Springer Plus. 2: 676–681.

Lasat, M. M. 2000. Phytoextraction of metals from contaminated soil: a review of plant/ soil/metals interaction and assessment of pertinent agronomic issues. Journal of Hazardous Research. 2: 1–23.

Lee, C. S. I., Li, X., Shi, W., Cheung, S. C. N and Thornton, I. 2006. Metal contamination in urban, suburban, and country park soils of Hong Kong: A study based on GIS and multivariate statistics. Science of the Total Environment. 356(1): 45–61.

Li, Q. M., Liu, B. B., Wu, Y and Zou, Zh. R. 2008. Interactive effects of drought stresses and elevated CO₂ concentration on photochemistry efficiency of cucumber Seedlings. Journal of Integrative Plant Biology. 50(10): 1307–1317.

Li, S., Yang, W., Yang, T., Chen, W and Ni, Y. 2015. Effects of cadmium stress on leaf chlorophyll fluorescence and photosynthesis of *Elsholtzia argyi*— A cadmium accumulating plant, International Journal of Phytoremediation. 17(1): 85–92.

Li, W. X., Chen, T. B., Huang, Z. C., Lei, M and Liao, X. Y. 2006. Effect

of arsenic on chloroplast ultrastructure and calcium distribution in arsenic hyperaccumulator *Pteris vittata* L. Chemosphere. 62(5): 803-809.

Linger, P., Müssig, J., Fischer, H and Kobert, J. 2002. Industrial hemp (*Cannabis sativa* L.) growing on heavy metal contaminated soil: fiber quality and phytoremediation potential. Industrial Crops and Products. 16 (1): 33-42.

Linger, P., Ostwald, A and Haensler, J. 2005. *Cannabis sativa* L. growing on heavy metal contaminated soil: growth, cadmium uptake and photosynthesis. Biologia Plantarum. 49 (4): 567-576.

Liu, D., Jiang, W and Hou, W. 2001. Uptake and accumulation of copper by roots and shoots of maize. Journal of Environmental Sciences. 13: 228-232.

Liu, S., Yang, C., Xie, W., Xia, C and Fan, P. 2012. The Effects of Cadmium on Germination and Seedling Growth of *Suaeda salsa*. Procedia Environmental Sciences. 16:293-298.

Liu, T.T., Wu, P., Wang, L.H. and Zhou, Q., 2011. Response of soybean seed germination to cadmium and acid rain. Biological Trace Element Research, 144(1-3): 1186-1196

Liu, Z., Chen, W and He, X. 2011. Cadmium-induced changes in growth and antioxidative mechanisms of a medicine plant (*Lonicera japonica* Thunb.). Journal of Medicinal Plants Research. 5 (8): 1411.

Lombardii, L and Sebastiani, L. 2005. Copper toxicity in *Prunus cerasifera*: growth and antioxidant enzymes responses of in vitro grown plant. Plant Science. 168(3): 797-802.

Lopez-Millan, A. F., Sagardoy, R., Solanas, M., Abadia, A and Abadia, J. 2009. Cadmium toxicity in tomato (*Lycopersicon esculentum*) plants grown in hydroponics. Environmental and Experimental Botany. 65: 376-385.

Luna, C. M., Gonzalez, C. A and Trippi, V. S. 1994. Oxidative damage caused by an excess of copper in oat leaves. Plant and Cell Physiology. 35(1): 11-15.

MacFarlane, G. R and Burchett, M. D. 2001. Photosynthetic pigments and peroxidase activity as indicators of heavy metal stress in the gray mangrove. *Avicennia marina* (Forsk) Vierh. Marine Pollution Bulletin. 42(3): 233-240.

Macri, L. 2016. The Presence and Transmission of Heavy Metals in Plant Fertilizers. Total farm operation solutions.

Maksymiec, W. 2007. Signaling responses in plants to heavy metal stress. *Acta Physiologiae Plantarum*. 29(3): 177-187.

Maleki, M., Ghorbanpour, M and Kariman, kh. 2017. Physiological and antioxidative responses of medicinal plants exposed to heavy metals stress. *Plant Gene*. doi: 10.1016/j.plgene.2017.04.006.

Marschner, P., Godbold, D. L and Justchhe, G. 1996. Dynamics of lead accumulation in mycorrhizal and non-mycorrhizal Norway spruce (*Picea abies* L. Kars). *Plant and soil*. 178: 239-245.

Maxwell, K and Johnson, G. N. 2000. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *Journal of Experimental Botany*. 51(345): 659-668.

Michalak, A. 2006. Phenolic compounds and their antioxidant activity in plants growing under heavy acids and anthocyanins in protoplasts. *Plant Physiology*. 64: 88-93.

Mirzaee, A., Mohammadi, G., Mirzaee, N and Mirzaee, M. 2011. Evaluation of the antioxidant and total polyphenol extract hydroalcoll of *Sisymbrium sophia*, *Plantago major* L., *Carum copticum*, *Coriandrum sativum* and *Trigonella foenum*. *Fasa University of Medical Sciences*. 3: 104.

Mishra, S., Srivastava, S., Tripathi, R. D., Govindarajan, R., Kuriakose, S. V and Prasad, M. N. V. 2006. Phytochelatin synthesis and response of antioxidants during cadmium stress in *Bacopa monnieri* L. *Plant Physiology and Biochemistry*. 44: 25-37.

Miteva E., Hristova, D., Nenova, V and Maneva, S. 2005. Arsenic as a factor affecting virus infection in tomato plants: changes in plant growth, peroxidase activity and chloroplast pigments. *Scientia Horticulturae*. 105(3): 343-358.

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

Morshedloo, M. R., Salami, A., Nazeri, V and Craker, L. E. 2017. Prolonged Water Stress on Growth and Constituency of Iranian of Oregano (*Origanum vulgare* L.). *Journal of Medicinally Active Plants*. 5:1-4.

Murch, S. J., Haq, K., Rupasinghe, H. Q and Saxena, P. K. 2003. Nickel

contamination affects growth and secondary metabolite composition of St. John's wort (*Hypericum perforatum* L.). Environmental and Experimental Botany. 49 (3): 251–257.

Mustafa, GH and Komatsu, S. 2016. Toxicity of heavy metals and metal-containing nanoparticles on plants. Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Proteins and Proteomics. 1864: 932-944

Muszyńska, E., Labudda, M., Róžańska, E., Hanus-Fajerska, E and Znojek, E. 2018. Heavy metal tolerance in contrasting ecotypes of *Alyssum montanum*. Ecotoxicology and Environmental Safety. 161:305-317.

Narula, A., Kumar, A and Srivastava, P. S. 2005. Abiotic metal stress enhances diosgenin yield in *Dioscorea bulbifera* L. cultures. Plant Cell Reports. 24: 250–254.

Nas, F. S and Ali, M. 2018. The effect of lead on plants in terms of growing and biochemical parameters: a review. MOJ Ecology & Environmental Sciences. 3:4-2018.

Nasim S. A and Dhir, B. 2010. Heavy metals alter the potency of medicinal plants. Reviews of environmental contamination and toxicology. Springer: 139-149.

Nasri S, Ramazani M, and Yasa N. 2009. Antinociceptive and anti-inflammatory effects of hydro-alcoholic extract of *Apium graveolens*. Journal of shahrekord university of Medical Sciences. 10:25-31.

Noori, M., Malayeri, B., Moosaei, M., Pakzad, R and Piriye, M. H. 2012. Effects of heavy metals on the antibacterial properties of *Verbascum speciosum* Schard. Revista Cientifica UDO Agricola. 12: 463–471.

Obi, E., Akunyili, D. N., Ekpo, B and Orisakwe, O. E. 2006. Heavy metal hazards of Nigerian herbal remedies. Science of the Total Environment. 369(1): 35-41.

Ogbomida, T., Omofonmwan, K., Aganmwonyi, I., Fasipea, I. P., Enunekuc, A and Ezemonyed, L. I. N. 2018. Bioactive profiling and therapeutic potential of mushroom (*Pleurotus tuberregium*) extract on Wistar albino rats (*Ratus norvegicus*) exposed to arsenic and chromium toxicity. Toxicology Reports. 5:401-410.

Okem, A., Southway, C., Stirk, W. A., Street, R. A., Finnie, J. F and Van

Staden, J. 2015. Effect of cadmium and aluminum on growth, metabolite content and biological activity in *Drimys elata* (Jacq.) Hyacinthaceae. South African Journal of Botany. 98: 142–147.

Okem, A., Southway, C., Stirk, W. A., Street, R. A., Finnie, J. F and Van Staden, J. 2014. Heavy metals in South African medicinal plants: phytochemical compositions and antibacterial activity as quality control and safety measures. South African Journal of Botany. 93: 125–130.

Ouyang, Y. 2002. Phytoremediation: modeling plant uptake and contaminant transport in the soil–plant–atmosphere continuum. Journal of Hydrology. 266 (1): 66–82.

Padmavathiamma, P. K and Li, L. Y. 2007. Phytoremediation technology: hyperaccumulation metals in plants. Water, Air, and Soil Pollution. 184: 105–126.

Palma, J. M., Gómez, M., Yáñez, J and del Río, L. A. 1987. Increased levels of peroxisomal active oxygen-related enzymes in copper-tolerant pea plants. Plant Physiology. 85(2): 570–574.

Panda, S. K., Chaudhury, I and Khan, M. H. 2003. Heavy metal induced lipid peroxidation affects antioxidants in wheat leaves. Biologiae Plantarum. 46(2): 289–294.

Pandey, N., Pathak, G. C., Pandey, D. K and Pandey, R. 2009. Heavy metals, Co, Ni, Cu, Zn and Cd produce oxidative damage and evoke differential antioxidant responses in Spinach. Brazilian Journal of Plant Physiology. 21(2): 103–111.

Pavlovkin, J., Luxová, M., Mistríková, I and Mistrík, I. 2006. Short-and long-term effects of cadmium on transmembrane electric potential (Em) in maize roots. Biologia. 61(1): 109–114.

Perveen, S., Anis, M and Aref, I. M. 2012. In vitro morphogenic response and metal accumulation in *Albizia lebbek* (L.) cultures grown under metal stress. European Journal of Forest Research. 131: 669–681.

Pitta-Alvarez, S. I., Spollansky, T. C and Giullietti, A. M. 2000. the influence of different biotic and abiotic elicitors on the production and profile of tropane alkaloids in hairy root cultures of *Brugmansia candida*. Enzyme and Microbial Technology. 26 (252–8).

Posmyk, M. M., Dobranowska, A and Janas, K. M. 2005. Role of anthocyanins in red cabbage seedlings response to copper stress. *Ecological Chemistry and Engineering*. 12(10): 1107-1112.

Posmyk, M. M., Kontek, R and Janas, K. M. 2007. Effect of anthocyanin-rich red cabbage extract on cytological injury induced by copper stress in plant and animal tissues. *Environmental Protection of Natural Soures*. 33: 50-56.

Posmyk, M. M., Kontek, R and Janas, K. M. 2009. Antioxidant Enzymes activity and phenolic compounds content in red cabbage seedlings exposed to copper stress. *Ecotoxicology and Environmental safety*. 72(2): 596-602.

Poulik, Z. 1999. Influence of nickel contaminated soils on lettuce and tomatoes. *Scientiae Horticultural*. 81(3): 243-250.

Prasad, A., Kumar, S., Khaliq, A and Pandey, A. 2011. Heavy metals and arbuscular mycorrhizal (AM) fungi can alter the yield and chemical composition of volatile oil of sweet basil (*Ocimum basilicum* L.). *Biology and Fertility of Soils Journal*. 47(8): 853-861.

Prasad, A., Singh, A. K., Chand, S., Chanotiya, C and Patra, D. 2010. Effect of chromium and lead on yield, chemical composition of essential oil, and accumulation of heavy metals of mint species. *Commun. Soil Science and Plant*. 41 (18): 2170–2186.

Prasad, M. N. V. 2005. Cadmium toxicity and tolerance in vascular plants. *Environmental and Experimental Botany*. 35: 525–545.

Qadir, S., Qureshi, M. I., Javed, S and Abdin, M. Z. 2004. Genotypic variation in phytoremediation potential of *Brassica juncea* cultivars exposed to Cd stress. *Plant Science*. 167(5): 1171-1181.

Qishlaqi, A and Farid Moore, F. 2007. Statistical analysis of accumulation and sources of heavy metals occurrence in agricultural soils of Khoshk River banks, Shiraz, Iran. *American Eurasian Journal of Agriculture & Environmental Science*. 2: 565–573.

Rai, R., Pandey, S and Rai, S. P. 2011. Arsenic-induced changes in morphological, physiological, and biochemical attributes and artemisinin biosynthesis in *Artemisia annua*, an antimalarial plant. *Ecotoxicology*. 20: 1900–1913.

Rai, V., Khatoon, S., Bisht, S and Mehrotra, S. 2005. Effect of cadmi-

um on growth, ultramorphology of leaf and secondary metabolites of *Phyllanthus amarus* Schum. Thonn. Chemosphere. 61 (11): 1644–1650.

Rai, V., Vajpayee, P., Singh, S. N and Mehrotra, S. 2004. Effect of chromium accumulation on photosynthetic pigments, oxidative stress defense system, nitrate reduction, proline level and eugenol content of *Ocimum tenuiflorum* L. Plant Science. 167: 1159–1169.

Rajesh, M., Nagarajan, A., Perumal S and Sellamuthu, M. 2008. The antioxidant activity and free radical scavenging potential of two different solvent extracts of *Camellia sinensis*, *Ficus bengalensis* and *Ficus racemosa*. Food Chemistry. 107:1000-1007.

Rama Devi, S and Prasad, M. N. V. 1998. Copper toxicity in *Ceratophyllum demersum* L. (Coontail). a free floating macrophyte: response of antioxidant enzymes and antioxidants. Plant Science. 138(2): 157-165.

Rascio, N and Navari-Izzo, F. 2011. Heavy metal hyperaccumulating plants: how and why do they do it? And what makes them so interesting? Plant Science. 180: 169–181.

Rivera-Becerril, F., Calantzis, C., Turnau, K., Caussanel, J. P., Belimov, A. A., Gianinazzi, S., Strasser, R. J and Gianinazzi-Pearson, V. 2002. Cadmium accumulation and buffering of cadmium-induced stress by arbuscular mycorrhiza in three *Pisum sativum* L. genotypes. Journal of Experimental Botany. 53(371): 1177-85.

Rubio, C., Lucas, J. R. D., Gutiérrez, A. J., Glez-Weller, D., Pérez Marrero, B., Caballero, J. M., Revert, C and Hardisson, A. 2012. Evaluation of metal concentrations in mentha herbal teas (*Mentha piperita* L. *Mentha pulegium* L. and *Mentha species*) by inductively coupled plasma spectrometry. Journal of pharmaceutical and biomedical analysis. 71: 11-17.

Sá, R. A., Sá, R. A., Alberton, O., Gazim, Z. C., Laverde Jr, A., Caetano, J., Amorin, A. C. and Dragunski, D. C. 2015. Phytoaccumulation and effect of lead on yield and chemical composition of *Mentha crispata* essential oil. Desalination and Water Treatment. 53 (11): 3007–3017.

Sakihama, Y and Yamasaki, H. 2002. Lipid peroxidation induces by phenolics in conjunction with aluminium ions. Biologia Plantarum. 45(2): 249-254.

Saper, R. B., Phillips, R. S., Sehgal, A., Khouri, N., Davis, R. B., Paquin,

J., Thuppil, V., Stefanos, N and Kales, S. N. 2008. Lead, mercury, and arsenic in US- and Indian-manufactured ayurvedic medicines sold via the internet. JAMA : The Journal of the American Medical Association. 300: 915–923.

Sarma, H. 2011. Metal hyperaccumulation in plants: a review focusing on phytoremediation technology. Journal of Environmental Science and Technology. 4: 118–138.

Sarma, H., Deka, S., Deka, H and Saikia, R. R. 2011. Accumulation of heavy metals in selected medicinal plants. Reviews of environmental contamination and toxicology. Springer: 63-86.

Schutzenhubel, A and Polle, A. 2002. Plant responses to abiotic stresses: heavy metal induced oxidative stress and protection by mycorrhization. Journal of Experimental Botany. 53(372): 1351-1365.

Sebastiani, L., Scebba, F and Tognetti, R. 2004. Heavy metal accumulation and growth responses in poplar clones Eridano (*Populus deltoides maximowiczii*) and I-214 (*P. euramericana*) exposed to industrial waste. Environmental and Experimental Botany. 52(1): 79-88.

Senthil Kumar, C., Moorthi, C., Prabhu, P. C., Benoto Jonson, B and Venkatnarayan, R. 2011. Standardization of anti-arthritic herbo-mineral preparation. Research Journal of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences. 2: 679-684.

Seregin, I. V and Ivanov, V. B. 2001. Physiological aspects of cadmium and lead toxic effects on higher plants. Russian Journal of Plant Physiology. 48(4): 523-544.

Seregin, I. V and Kozhevnikova, A. D. 2005. Physiological role of nickel and its toxic effect on higher plants. Russian Journal of Plant Physiology. 53(2): 257-277.

Shamsi, I. H., Wei, K., Jilani, G and Zhang, G. P. 2007. Interaction of cadmium and aluminium toxicity in their effect on growth and physiological parameters in soybean. Journal of Zhejiang University Science B. 8: 181–188.

Sharma, P and Dubey, R. S. H. 2005. Lead toxicity in Plants. Plant Physiology. 17: 35–52.

Sharma, S. S and Dietz, K. J. 2009. The relationship between metal toxicity and cellular redox imbalance. *Trends in Plant Science*. 14 (1): 43–50.

Sheoran, V., Sheoran, A. S and Poonia, P. 2009. Phytomining: a review. *Minerals Engineering*. 22: 1007–1019.

Shri, M., Kumar, S., Chakrabarty, D., Trivedi, P. K., Mallick, S., Misra, P., Shukla, D., Mishra, S., Srivastava, S., Tripathi, R. D and Tuli, R. 2009. Effect of arsenic on growth, oxidative stress, and antioxidant system in rice seedlings. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 72(4): 1102–1110.

Siddiqui, F., Krishna, S. K., Tandon, P and Srivastava, S. 2013. Arsenic accumulation in *Ocimum spp.* and its effect on growth and oil constituents. *Acta Physiologiae Plantarum*. 35 (4): 1071–1079.

Sierra, M., Millán, R and Esteban, E. 2009. Mercury uptake and distribution in *Lavandula stoechas* plants grown in soil from Almadén mining district (Spain). *Food and Chemical Toxicology*. 47 (11): 2761–2767.

Sinha, S. and Saxena, R. 2006. Effect of iron on lipid peroxidation, and enzymatic and non enzymatic antioxidants and bacodise-A content in medicinal plant *Bacopa monnieri* L. *Chemosphere*. 62: 1340–1350.

Sinha, S., Sinam, G., Mishra, R. K and Mallick, S. 2010. Metal accumulation, growth, antioxidants and oil yield of *Brassica juncea* L. exposed to different metals. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 73: 1352–1361.

Soltani, F., Ghorbanli, M and Manouchehri-kalantari, K. H. 2006. Effect of cadmium on photosynthetic pigments, sugars and malonaldehyde content in *Brassica napus* L. *Iran. Journal of Biological*. 2: 136–145.

Sparg, S. G., Jager, A. K., Magwa, M. L and Van Staden, J. 2005. Cultivation of medicinal plant *Merwillia natalensis* as a crop: a small-scale farming approach. *Outlook on Agriculture*. 34: 116–120.

Steenkamp, V., Von arb, M and Stewart, M. J. 2000. Metal concentrations in plants and urine from patients treated with traditional remedies. *Forensic Science International*. 114: 89–95.

Strauch, S. M., Richter, P. R., Haag, W. M., Krüger, M., Krüger, J., Azizullah, A., Breiter, R and Lebert, M. 2016. Delayed fluorescence, steady state fluorescence, photosystem II quantum yield as endpoints for toxicity evaluation of Cu^{2+} and Ag^{+} . *Environmental and Experimental*

Botany. 130:174-180.

Street, R. A. 2012. Heavy metals in medicinal plant products — An African perspective. *Sought African Journal of Botany*. 82: 67-74.

Street, R. A., Kulkarni, M. G., Stirk, W. A., Southway, C., Abdillahi, H. S., Chinsamy, M and Van Staden, J. 2009. Effect of cadmium uptake and accumulation on growth and antibacterial activity of *Merwillia pumbea* — an extensively used medicinal plant in South Africa. *South African Journal of Botany*. 75: 611–616.

Street, R., Kulkarni, M.G., Stirk, W.A., Southway, C and Van Staden, J. 2008. Variation in heavy metals and microelements in South African medicinal plants obtained from street markets. *Food additives and contaminants*. 25(8): 953-960.

Subramanian, R., Gayathri, S., Rathnavel, C and Raj, V. 2012. Analysis of mineral and heavy metals in some medicinal plants collected from local market, *Asian Pacific Journal of Tropical Biomedicine*. 12:74-78.

Sudhakar, C., Lakshmi, A and Giridarakumar, S. 2001. Changes in the antioxidant enzyme efficacy in two high yielding genotypes of mulberry (*Morus alba* L.) under NaCl salinity. *Plant Science*. 161(3): 613-619.

Sun, X., Xu, Y., Zhang, Q., Li, X and Yan, Z. 2018. Combined effect of water inundation and heavy metals on the photosynthesis and physiology of *Spartina alterniflora*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 153:248-258.

Šuran, J., Prišč, M., Rašić, D., Srebočan, E., Crnić, A. P. 2013. Malondialdehyde and heavy metal concentrations in tissues of wild boar (*Sus scrofa* L.) from central Croatia. *Journal of Environmental Science and Health*. 48: 147-52

Teisseire, H and Guy, V. 2000. Copper-induced changes in antioxidant enzymes activities in fronds of duckweed (*Lemna minor*). *Plant Science*. 153: 65-72.

Tian, B., Z., Zhang, L., Li, H and Pei, Y. 2016. Hydrogen sulfide and proline cooperate to alleviate cadmium stress in foxtail millet seedlings. *Plant Physiology and Biochemistry*. 109:293-299.

Tirillini, B., Ricci, A., Pintore, G., Chessa, M and Sighinolfi, S. 2006. In-

duction of hypericins in *Hypericum perforatum* L. in response to chromium. *Fitoterapia*. 77 (3): 164–170.

Tiwari, K. K., Deviweri, S., Mishra, S., Srivastava, S., Tripathy, R. D., Singh, N. K and Chakraborty, S. 2008. Phytoremediation efficiency of *Portulaca tuberosa rox* and *Portulaca oleracea* L. naturally growing in an change in salinity. *Canadian Journal of Botany*. 67: 1959-1965.

Upadhyaya, H., Dutta, B. K and Panda, S. K. 2013. Zinc modulates drought-induced biochemical damages in tea [*Camellia sinensis* (L) O Kuntze]. *Journal of Agricultural Food Chemistry*. 61 (27): 6660–6670.

Vajravel, S and Saravanan, P. 2013. Accumulation of chromium and its effects on physiological and biochemical parameters of *Alternanthera philoxeroides* seedlings. *Journal of Pharmacy Research*. 7:633-639.

Verpoorte, R. 1998. Exploration of nature's chemodiversity: the role of secondary metabolites as leads in drug development. *Drug Discovery Today* 3. 232–238.

Vijayaragavan, M., Prabhahar, C., Sureshkumar, J., Natarajan, A., Vijayarangan, P. and Sharavanan, S. 2011. Toxic effect of cadmium on seed germination, growth and biochemical contents of cowpea (*Vigna unguiculata* L.) plants. *International Multidisciplinary Research Journal*, 1(5): 01-06

Vosoughi, N., Gomarian, M., Ghasemi Pirbalouti, A., Khaghani, S and Malekpoor, F. 2018. Essential oil composition and total phenolic, flavonoid contents, and antioxidant activity of sage (*Salvia officinalis* L.) extract under chitosan application and irrigation frequencies. *Industrial Crops and Products*. 117:366-374.

Wang, M. E and Zhou, Q. X. 2005. Single and joint toxicity of chlorimuronethyl, cadmium, and copper acting on wheat *Triticum aestivum*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 60(2): 169-175.

Wang, S. H., Yang, Z. M., Yang, H., Lu, B., Li, S. Q and Lu, Y. P. 2004. Copper-induced stress and antioxidative responses in roots of *Brassica juncea* L. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*. 45: 203-212.

Weckx, J. E. J and Clijsters, H. M. M. 1996. Oxidative damage and defense mechanisms in primary leaves of *Phaseolus vulgaris* as a result of root assimilation of toxic amounts of copper. *Physiologia Plantarum*. 96(3): 506-512.

WHO, 2005. National policy on traditional medicine and regulations of herbal Geneva. medicines. Geneva.

WHO, 2007. guidelines for assessing quality of herbal medicines with reference to contaminants and residues, World Health Organization.

Wojcik, M., Skorzynska-Polit, E and Tukiendorf, A. 2006. Organic acids accumulation and antioxidant enzyme activities in *Thlaspi caerulescens* under Zn and Cd stress. Plant Growth Regulation. 48(2): 145-155.

Xiong, Z. T., Liu, C. and Geng, B. 2006. Phytotoxic effects of copper on nitrogen metabolism and plant growth in *Brasica pekinensis* Rupr. Ecotoxicology and Environmental Safety. 64(3): 273-280.

Yaghoubian, Y., Siadat, S. A. Moradi Telavat, M. R and Pirdashti, H. 2016. Quantify the Response of Purslane Plant Growth, Photosynthesis Pigments and Photosystem II Photochemistry to Cadmium Concentration Gradients in the Soil. Russian Journal of Plant Physiology. 63: 77-84

Yamasaki, H. 1997. A function of color. Trends in Plant Science. 2: 7-8.

Yamet, O., Gausla, Y., Solhaug, K. A. 2015. Monitoring with lichens – Conductivity methods assess salt and heavy metal damage more efficiently than chlorophyll fluorescence. Ecological Indicators. 55:59-64.

Yruela, I. 2005. Copper in plants. Brazilian Journal of Plant Physiology. 17: 145-156.

Zare, M. 2012. Measurement of heavy metals in herbal medicines iran. Medicinal Plants Congress. Student Research Committee, College of Pharmacy, Shiraz University of Medical Sciences, Shiraz, IR. 5(10): 24- 30.

Zhang, X., Li, M., Yang, H., Li, M and Cui, Zhaojie. 2018. Physiological responses of Suaeda glauca and Arabidopsis thaliana in phytoremediation of heavy metals. Journal of Environmental Management. 223:132-139.

Zhao, L. J., Xie, J., Zhang, H., Wang, Z., Jinjiang, H and Gao, S. L. 2018. Enzymatic activity and chlorophyll fluorescence imaging of maize seedlings (*Zea mays* L.) after exposure to low doses of chlorsulfuron and cadmium. Journal of Integrative Agriculture. 17:826-823.

Zheljaskov, V. D and Warman, P. R. 2003. Application of high Cu compost to Swiss chard and basil. Science of the Total Environment. 302: 13-26.

Zheljazkov, V. D., Craker, L. E and Xing, B. 2006. Effects of Cd, Pb, and Cu on growth and essential oil contents in dill, peppermint, and basil. *Environmental and Experimental Botany*. 58 (1): 9–16.

Zheljazkov, V. D., Craker, L. E., Xing, B., Nielsen, N. E and Wilcox, A. 2008. Aromatic plant production on metal contaminated soils. *Science of the Total Environment*. 395 (2): 51–62.

Zheljazkov, V. D., Jeliaskova, E. A., Kovacheva, N and Dzhurmanski, A. 2008b. Metal uptake by medicinal plant species grown in soils contaminated by a smelter. *Environmental and Experimental Botany*. 64: 207–216.

فصل چهارم :

تنش نوری

از محرک‌هایی که می‌توانند بر ترکیبات شیمیایی گیاهان تأثیر بگذارند، محرک‌های نوری^۱ را می‌توان نام برد. در کل محرک‌ها می‌توانند آغازگر مسیرهای متابولیکی در کشت سلول گیاهی باشند و باعث القاء و تحریک سلول گیاهی شوند (دُرنبرگ^۲، ۲۰۰۸ و کیم^۳ و همکاران، ۲۰۱۴). تناوب روشنایی و تاریکی نیز بر فرآیندهای مختلف گیاه از جمله تولید متابولیت‌های ثانویه تأثیر می‌گذارد (مردانی و همکاران، ۲۰۱۵). کیفیت یا طول موج نور، یکی از ویژگی‌هایی است که در فرآیند فتوسنتز و فتومورفوژنز^۴ گیاه، نقش اساسی دارد. بین خصوصیات مختلف نور (کمیت، کیفیت، تداوم و تولید متابولیت‌های ثانویه گیاهان ارتباط نزدیکی وجود دارد. نور در جوانه زدن بذرهای برخی گیاهان نقش مهمی دارد. تناوب روشنایی و تاریکی نیز بر فرآیندهای مختلف گیاه از جمله تولید متابولیت‌های ثانویه تأثیر می‌گذارد (بختیاری و همکاران، ۱۳۹۵ به نقل از مردانی و همکاران، ۲۰۱۵).

علاوه بر تأثیرات شدت و زمان تابش، طول موج و نوع نوری که دریافت می‌شود، بر گیاه تأثیرات متفاوتی دارد. برای مثال اثر طیف مرئی بر فتوسنتز نسبت به اشعه ایکس^۵ و گاما^۶ متفاوت است. در واقع اشعه ایکس شکلی از پرتوهای الکترومغناطیس است که انرژی زیادی دارد و هر فوتون آن می‌تواند صدها یا هزاران بار پراثری‌تر از فوتون نور مرئی باشد، بنابراین تأثیر زیادی در ایجاد جهش‌ها و تحریک‌های سلولی دارد (بختیاری و همکاران، ۱۳۹۵ به نقل از ولمان^۷، ۱۹۷۵).

میزان نور و نوع آن می‌تواند بر هر یک از ترکیبات شیمیایی گیاهان اثرگذار باشد. به عنوان مثال، کاهش شدت روشنایی از ۱۶۰۰۰ به ۱۰۰۰۰ لوکس، استروئیدهای غیرقندی موجود در گیاه تاجریزی^۸ را تا ۲۵٪ کاهش می‌دهد و یا گلیکوزیدهای گل انگستانه^۹ با شدت روشنایی، افزایش

-
1. Light stimulator
 2. Dornenburg
 3. Kim
 4. Photomorphogenesis
 5. X-ray
 6. Gamma ray
 7. Wellmann
 8. *Solanum laciniatum*
 9. *Digitalis lanata*

می‌یابند. در گیاه بابونه ارتباط نزدیکی بین سنتز اسانس این گیاه، به‌ویژه ماده مؤثره کامازولن در آن، با شدت روشنایی است. کاهش نور در طول رویش گیاه بابونه سبب کاهش تعداد گل، اندازه گل‌ها و در نهایت کاهش مقدار اسانس موجود در آن شده است (میتینگر^۱ و همکاران، ۲۰۱۵).

۲-۴ کیفیت نور

برخی از گیاهان به پرتوهای با طول موج کوتاه مانند فرابنفش واکنش نشان می‌دهند. بررسی‌ها نشان داده است تولید آلكالوئیدها در گیاهان توتون^۲، شایبک^۳ و نوعی تاتوره^۴ رابطه مثبتی با پرتوهای فرابنفش دارد. نور آبی هم که در مقایسه با فرابنفش طول موج بلندتری دارد، باعث افزایش ترکیبات آلكالوئیدی در بعضی از گیاهان مانند تاجریزی دارویی و تاجریزی ایرانی^۵، (۴۴۶ تا ۵۰۰ میلی میکرون) می‌شود. نورهای با طول موج کوتاه همچنین می‌توانند باعث کاهش مقادیر و کیفیت اسانس‌های فرار گیاهان شوند (وهابی، ۱۳۸۰).

شدت روشنایی بر روی گیاهان دارویی و صنعتی نیز اثر مهمی دارد. به‌طوری‌که با کاهش شدت روشنایی (از ۱۶۰۰۰ به ۱۰۰۰۰ لوکس) میزان استروئیدهای آگلیکن در گیاه تاجریزی دارویی تا سطح يك چهارم میزان قبلی آن کاهش یافته است. در شرایطی که بر روی گونه دیگر تاجریزی که گونه سایه‌پسندی است، تغییر مشخصی ایجاد نشده است (وهابی، ۱۳۸۰).

افزایش شدت نور باعث افزایش مقادیر گلیکوزیدها در گل انگستانه، همچنین افزایش ترکیبات آلكالوئیدی در گونه پیچ تلگرافی معمولی^۶ می‌گردد. افزایش شدت روشنایی در تشکیل آلكالوئیدهای خشخاش نقش مؤثری دارد، به‌طوری‌که باعث افزایش مقادیر آلكالوئیدهای مورفین و کدئین می‌شود. البته تأثیر شدت روشنایی با توجه به ارقام مختلف گونه‌ی خشخاش، بر روی سرعت تشکیل ترکیبات آلكالوئیدی مورفین و کدئین متفاوت می‌باشد (وهابی، ۱۳۸۰).

1. Meitinger
2. *Nicotina tobacum*
3. *Atropa caucosica*
4. *Datura.spp*
5. *Solanum dulcamera*
6. *Vinca minor*

۴-۳ مدت روشنایی

مقدار تابش نور در سنتز ماده مؤثره گیاهان می تواند مؤثر باشد. بررسی های انجام گرفته نشان می دهد که در مناطق استوایی که طول روز به طور معمول ثابت است، آن دسته از گیاهانی که به روشنایی زیادی نیاز دارند (بیش از يك روز معمولی - ۱۲ ساعت)، یا قادر به رویش در این مناطق نیستند و یا اگر بتوانند رشد کنند، مواد مؤثره بسیار کمی تولید می کنند. به طور کلی مقدار روشنایی که در اختیار گیاهان قرار می گیرد در میزان تولید ماده مؤثره گیاهان اثر مستقیم دارد. در نوعی تاتوره^۱ زمانی که این گیاه در معرض ۱۶ ساعت روشنایی قرار می گیرد (به عبارتی، دریافت ۱۲ تا ۱۴ هزار لوکس)، مقادیر آلکالوئیدهای آسکوپولامین موجود در اندام های رویشی آن در مرحله تولید گل افزایش می یابد. در بعضی از گونه های این جنس ترکیبات آلکالوئیدی هیوسامین زمانی افزایش می یابد که گیاه در حدود ۱۹ ساعت تحت تأثیر روشنایی قرار گیرد. مطالعات همچنین نشان داده است که با طولانی شدن طول روز مقادیر ترکیبات هیوسامین در گیاه بذربنچ^۲ به طور قابل ملاحظه ای افزایش می یابد. مقادیر اسانس موجود در گیاهان اسانس دار نیز در شرایط روزهای بلند در برخی گیاهان مانند، مریم گلی باغی و نعنای فلفلی افزایش می یابد (وهابی، ۱۳۸۰).

۴-۴ اثر نور بر جوانه زنی

تحقیقات نشان داده است که بذر بسیاری از گیاهان برای شکستن خواب بذر، نیاز به نور دارد و توانمندی واکنش با جذب آب توسط بذر در ارتباط است. دانه ها را از نظر عکس العمل رویش نسبت به نور به سه دسته: فتوبلاستیک مثبت (محتاج به نور)، فتوبلاستیک منفی (بی نیاز از نور) و غیر فتوبلاستیک (بی تفاوت نسبت به نور) تقسیم می کنند (تایز و زایگر، ۲۰۰۶).

تأثیر اولیه نور در رویش دانه توسط فیتوکروم کنترل می شود و وضعیت فیتوکروم موجود در

1. *Datura innoxia*

2. *Hyoscyamus niger*

داخل دانه می‌تواند توسط کمیت و کیفیت تابش تغییر کند. تغییرات نسبت Pfr به Pr، مسئول طرح‌های مختلف تأثیر متقابل نور و رویش نسبت به یکدیگر دارند (تایز و زیگر، ۲۰۰۶).

در بررسی‌هایی در ارتباط با نور نشان داده شد که اثر تیمار نور بر درصد جوانه‌زنی بذر گونه مریم‌گلی^۱ در سطح یک درصد معنی‌دار شد. بذر این گونه برای جوانه‌زنی نیاز به نور دارد. بذرهای تیمار شده در تاریکی، به ندرت جوانه می‌زنند و بذرهای تیمار شده با نور، با تفاوت قابل توجهی نسبت به تاریکی جوانه زدند. بذرهای قرار گرفته در معرض نور دائم، نسبت به بذرهای قرار گرفته در روشنایی/تاریکی، کمتر جوانه می‌زنند، ولی می‌توان نتیجه گرفت نور برای جوانه‌زنی بذرهای *hypoleuca Salvia* ضروری است. به هر حال به نظر می‌رسد بذر اغلب گیاهان در حضور نور بهتر از تاریکی جوانه می‌زنند و این نشان دهنده نقش مهم نور در مرحله جوانه‌زنی گیاه می‌باشد (طهماسبی گوجکی، ۱۳۹۳ به نقل از پانس^۲، ۱۹۹۱). همچنین نور در برخی از گونه‌های گیاهی باعث از بین بردن نوعی خواب در بذر می‌شود. افزایش سنتز جیبرلین در حضور نور باعث آغاز جوانه‌زنی می‌شود. فعال‌کننده ژن‌های برخی آنزیم‌های هیدرولیتیکی و در نتیجه افزایش سرعت ساخت آنزیم‌های لازم برای جوانه‌زنی در حضور نور فیتوکروم، نور را دریافت کرده و باعث افزایش نفوذپذیری غشای سلول، چون فیتوکروم در غشاهای سلولی قرار دارد (طهماسبی گوجکی، ۱۳۹۳ به نقل از داک^۳ و همکاران، ۱۹۹۷).

۴-۵ نقش محرک‌های نوری در صفات مورفولوژی و فیزیولوژی

نتایج فدیله^۴ و همکاران (۲۰۱۶) نشان داد، صفات مورفولوژیک گیاه مورد (*Myrtus communis* L.) در مکان‌های سایه‌انداز ارتفاع بین مقادیر ۲۰۰-۱۴۶ سانتی‌متر، طول برگ^۵ ۳/۲۵-۴/۵ سانتی‌متر، عرض برگ^۶ ۱/۰۱-۱/۵۸ سانتی‌متر و ضخامت برگ^۷

1. *Salvia hypoleuca*
2. Pons
3. Duke
4. Fadill
5. leaf length
6. Leaf width
7. Leaf thickness

۲۱۵-۱۸۹ میکرومتر به دست آمد. در مورد مکان‌هایی که در معرض تابش نوری قرار داشتند، صفات مورفولوژیک به ترتیب برای ارتفاع ۱۳۰-۶۷ سانتی متر، طول برگ ۰/۵-۴/۸۱ سانتی متر، عرض برگ ۰/۸-۱/۶۵ و ضخامت برگ، ۴۱۲-۳۷۴ میکرومتر بود.

همان طور که در بالا ذکر گردید، قرار گرفتن در معرض مستقیم تابش نوری آفتاب اثر منفی بر خصوصیات مورفولوژیک بوته به جز ضخامت برگ داشته است. با این وجود، در خصوص عملکرد اسانس، نتایج نشان داد که یک افزایش قابل توجهی در گیاهان در معرض تابش مستقیم نور در مقایسه با گیاهانی که در سایه بودند مشاهده گردید، که حاکی از آن دارد که یک همبستگی مثبتی بین عملکرد اسانس و ضخامت برگ وجود دارد. علاوه بر این، آنالیز یک طرفه در این پژوهش، وجود تفاوت معنی داری بین عملکرد اسانس و صفات مورفولوژیکی موجود در هر دو تیمار را تأیید می‌کند، که در واقع این تفاوت به شرایط نور و سایه در هر دو مکان مورد مطالعه نسبت داده شد (فدیل و همکاران ۲۰۱۶).

نور به عنوان یک فاکتور محیطی (زیگویی^۱ و همکاران ۲۰۱۵) یکی از عوامل مهمی است که بر رشد و توسعه گیاه تأثیر می‌گذارد (گومز-آپاریسیو^۲ و همکاران، ۲۰۰۶). علاوه بر این، تحت شرایط طبیعی تنش ناشی از تابش شدید نور خورشید به ندرت یک پدیده جداگانه است، که این فرایند با افزایش دما همراه است (بران^۳ و همکاران، ۲۰۰۲). علاوه بر این، ممکن است، تنش خشکی ناشی از کمبود آب به وجود آمده باشد، که معمولاً با افزایش درجه حرارت بالا و تابش نور خورشید همراه است (ایکسو^۴ و همکاران، ۲۰۱۴). در واقع، اگر برگ تابش را دریافت کند، متعاقباً دمای آن افزایش می‌یابد و تعرق در برگ نیز افزایش می‌یابد (جونز^۵، ۲۰۱۴).

در مطالعه فدیل و همکاران (۲۰۱۶) نشان داده شد که، تغییرات شرایط آب و هوایی به عنوان عامل کلیدی به علت تغییر در شرایط نور سبب ایجاد اختلاف در بین افراد جامعه *Myrtus communis* در مکان‌های مورد مطالعه تابش نوری و سایه‌انداز شده است. صفات

1. Rzigui
2. Gomez- Aparicio
3. Braun
4. Xu
5. Jones

مورفولوژی تحت شرایط سایه‌انداز بیشتر بوده و تحت تابش مستقیم نور کمتر است به استثنای ضخامت برگ، که نتایج عکس نشان داد.

به‌طور کلی، انتظار می‌رود که رشد گیاه با افزایش شدت تابش افزایش می‌یابد (دان^۱ و همکاران ۲۰۰۵). با این حال، کاهش رشد گیاه نیز در شرایط تابش مستقیم نور نیز مشاهده می‌گردد (کورنر^۲، ۱۹۹۱). در نتیجه ی یک تابش مشخص، گونه‌ها ممکن است در میزان رشد نسبی^۳ خود متفاوت باشند (پورتر^۴، ۱۹۹۹). به‌طور کلی شدت تابش نور (RGR)، سرعت جذب خالص^۵ (NAR) میزان تولید ماده خشک در واحد سطح برگ و نسبت سطح برگ^۶ (LAR)، را تحت تأثیر قرار می‌دهد (بلام^۷، ۲۰۱۱).

از آنجایی که برگ عمده ترین اندام فتوسنتز کننده گیاه می‌باشد، لذا گاهی اوقات بیان رشد بر اساس سطح برگ مطلوب‌تر می‌باشد. سرعت تجمع ماده خشک در واحد سطح برگ در زمان معین را سرعت جذب خالص می‌نامند، که معمولاً به صورت گرم در متر مربع (سطح برگ) در روز بیان می‌گردد. NAR معیاری از مدل کارایی فتوسنتز برگ‌ها در یک جامعه ی گیاهی می‌باشد. موقعی که گیاهان کوچک باشند و اغلب برگ‌ها در معرض نور مستقیم خورشید قرار می‌گیرند، NAR در بالاترین سطح خود قرار می‌گیرد. همزمان با رشد گیاه و افزایش LAI برگ‌های بیشتری در سایه قرار می‌گیرند و این امر باعث کاهش NAR در طول یک فصل رویش می‌گردد (کوچکی و سرمدنی، ۱۳۸۴).

نسبت سطح برگ^۸ (LAR) بیان کننده نسبت بین سطح پهنک یا بافت‌های فتوسنتز کننده به کل بافت‌های تنفس کننده یا وزن کل گیاه است و نشان دهنده ی پربری یک گیاه می‌باشد و در واقع میزان سرمایه گذاری گیاه را در برگ‌ها نشان می‌دهد (کوچکی و سرمدنی، ۱۳۸۴).

1. Duan

2. Korner

3. Relative growth rate (RGR)

4. Poorter

5. Net assimilation rate (NAR)

6. leaf area ratio (LAR)

7. Blum

8. Specific leaf area (SLA)

سطح ویژه برگ عبارتست از نسبت سطح برگ به وزن خشک برگ، که در واقع نشان‌دهنده‌ی ضخامت برگ است. به طوری که هر چه SLA بزرگتر باشد برگ نازکتر و هر چه SLA کوچک‌تر باشد در نتیجه برگ ضخیم‌تر است و در واقع غلظت کلروپلاست، کلروفیل و تعداد سلول‌های مزوفیل آن بیشتر می‌باشد، لذا پرت نوری یا نوری که از آن عبور می‌کند کمتر است، بنابراین توان فتوسنتزی آن بیشتر است (جیمز و درنووسکی^۱، ۲۰۰۷، ایکسو و همکاران، ۲۰۰۹؛ مانز^۲ و همکاران، ۲۰۱۸؛ پوپما و بونگرس^۳، ۱۹۸۸، سلیمانی، ۲۰۱۸، پیرسی و سیمز^۴، ۱۹۹۴، نینمتز^۵ و همکاران، ۱۹۹۹ و تائو^۶ و همکاران، ۲۰۱۸).

علاوه بر این، گیاهان تحت سایه دارای ارتفاع بوته بالاتری هستند که در واقع این رخداد رشد ارتفاع بوته را به گونه‌ای افزایش می‌دهند که فرار از محیط کم نور را تسهیل می‌کند (ساساکی و موری^۷، ۱۹۸۱ و امامی بیستگانی و همکاران، ۲۰۱۲). این فرایند به طور کلی با نتایج فدیله و همکاران، (۲۰۱۶) مطابقت دارد، که گزارش آنها حاکی از آن است که گیاهان موجود در سایه دارای ارتفاع بالاتری نسبت به تابش مستقیم بودند. در مقابل، به همین دلیل است که برگ‌هایی که در معرض تابش مستقیم خورشید معمولاً به منظور کاهش میزان تبخیر و تعرق، استراتژی افزایش تثبیت کربن از طریق کاهش اندازه برگ و افزایش ضخامت برگ اتخاذ می‌کنند (مندس^۸ و همکاران، ۲۰۰۱ و تائو و همکاران، ۲۰۱۸).

مقایسه میانگین کلون‌های نعنای فلفلی مورد مطالعه در آزمایش حیدری‌زاده و همکاران (۱۳۹۳) نشان داد که اختلاف آماری معنی‌داری بین کلون‌ها از نظر وزن تر گیاه وجود داشت. بدین ترتیب که عملکرد کلون اصفهان نسبت به هر دو کلون طبس و قزوین بیشتر بود. از نظر منبع نور (محیط) نیز بیشترین وزن تر گیاه در محیط ترکیب نور قرمز^۹ و آبی^{۱۰} LED

1. James & Drenovsky

2. Munz

3. Popma & Bongers

4. Percy & Sims

5. Niinemets

6. Tao

7. Sasaki & Mori

8. Mendes

9. Red light

10. Blue light

و مزرعه حاصل شد. کمترین وزن تر گیاه در محیط انکوباتور دارای نور فلورسنت^۱ به‌دست آمد. از نظر تئوری و از نظر فیزیولوژیکی، محققین معتقد هستند که عملکرد فوتونی نور قرمز و آبی به تنهایی برای رشد گیاهان کافی است (کیم^۲ و همکاران، ۲۰۰۴). به عبارت دیگر در صورتی که گیاه تنها در یکی از محیط‌های خالص نوری قرمز یا آبی و نه هر دو قرار گیرد، امکان رشد کامل گیاه فراهم می‌شود. البته برخی هم اعتقاد دارند که در صورت استفاده از نور قرمز، درصد کمی نور آبی حتی در حد ۱۰ درصد برای رشد کامل گیاه لازم است (یوریو^۳ و همکاران، ۲۰۰۱ و مسا^۴ و همکاران، ۲۰۰۸).

در آزمایش حیدری‌زاده و همکاران (۱۳۹۳) همچنین نشان داده شد، نور قرمز نسبت به نور آبی منجر به وزن تر بیشتر گردید، با این حال، عملکرد گیاه نعنای در ترکیب نور قرمز و آبی بیشتر از قرمز به تنهایی بود که احتمالاً نشان دهنده تأثیر تکمیلی نور آبی بر بهبود رشد گیاه نعنای است. البته تأثیر تکمیلی نور آبی به ژنوتیپ گیاهی هم بستگی دارد، به‌طوری که اثر متقابل کلون نعنای و محیط نشان داد که با وجود اینکه تحت ترکیب نور قرمز و آبی، وزن تر هر سه کلون افزایش داشته است ولی این افزایش در کلون اصفهان نسبت به دو کلون دیگر بیشتر بود. وجود اثر متقابل بین کلون‌های نعنای و محیط نوری نشان می‌دهد که کلون‌ها ممکن است، واکنش متفاوتی در نورهای خالص و یا ترکیبی نشان دهند. به همین جهت ارزیابی تعداد قابل توجهی ژنوتیپ گیاهی در آزمایش‌هایی که تحت محیط‌های متفاوت به ویژه از نظر نوری بررسی می‌شوند، توصیه می‌گردد. این در حالی است که بیشتر مطالعه‌های صورت گرفته روی گیاهان تحت نور LED غالباً با یک ژنوتیپ بوده است. کمترین میزان رشد گیاه نعنای نیز در انکوباتور تحت نور فلورسنت به‌دست آمد. با وجود اینکه شرایط نوری انکوباتورها طوری انتخاب شد که شدت نور تقریباً یکسانی در همه انکوباتورها وجود داشته باشد، با این حال کیفیت نور در انکوباتورهای LED و فلورسنت متفاوت است. لامپ‌های فلورسنت ترکیب ضعیف و رقیقی از انواع طول موج‌های مختلف را تابش می‌کنند که حاوی

1. Fluorescent

2. Kim

3. Yorio

4. Massa

مقادیری نور فرابنفش نیز می‌باشد که علاوه بر مضر بودن برای گیاه می‌تواند تولید و عملکرد گیاه را کاهش دهد و به همین دلیل گیاهان در انکوباتورهای فلورسنت رشد مناسبی ندارند (ساگر و امسی‌فرلان^۱، ۱۹۹۷).

همچنین شرایط نوری انکوباتور با شرایط نوری مزرعه متفاوت است. در مزرعه زاویه تابش نوری و طول دوره نوری (طول روز متغیر) می‌تواند بر رشد گیاه نفع مؤثر باشد، ضمن اینکه ابری بودن هوا و جریانات هوایی می‌تواند رشد گیاه را تغییر دهد. به نظر می‌رسد که عوامل احتمالی ذکر شده بر رشد نفع تأثیر منفی نداشته‌اند، چون عملکرد وزن تر گیاه در مزرعه با شرایط نور قرمز و آبی یکسان بود (امیلی^۲ و همکاران، ۲۰۱۴). تابش نور یک عامل کلیدی برای رشد و توسعه گیاه است و همچنین برای تأمین انرژی برای فتوسنتز، سیگنال‌هایی که تنظیم‌کننده رشد و توسعه هستند با انتقال جذب در میان اندام‌های گیاهی مختلف است تولید می‌کند (امیلی و همکاران، ۲۰۱۴).

تولید ریشه بیشتر توسط گیاه *Varronia curassavica* تحت تابش شدیدتر، توسط پالیلو^۳ و همکاران (۲۰۱۰) تأیید شده است. در شرایط مشابه، به جذب آب و مواد غذایی بیشتر کمک می‌کند و افزایش توانایی مقاومت در برابر سرعت تعرق را دارا است. از طرف دیگر، گیاهان *V. curassavica* که در شرایط سایه رشد کرده از سطح برگ بیشتری به عنوان یک استراتژی انطباق برای افزایش سطح جذب نور برخوردار بوده، در حالی که سطح برگ گیاهانی که در محیط با شدت نور زیاد رشد می‌کنند، می‌توانند با کاهش تبخیر آب تعرق را کاهش دهند (امیلی و همکاران، ۲۰۱۴).

در آزمایش زینامین^۴ و همکاران (۲۰۰۵) تفاوت در مورفولوژی گیاه و همچنین وزن تر و خشک گیاه ریحان پس از دو هفته از اعمال تیمار سایه مشاهده شد. تابش نور کم یک عامل محدودکننده‌ای برای تولید گل آذین در محیط با سطوح پایین شدت جریان فوتون فتوسنتزی^۵

1. Sager & McFarlane

2. Emily

3. Paulilo

4. Xianmin

5. Photosynthetic photon flux density (PPFD)

همراه بود. تغییرات در پراکندگی ماده خشک بین ریشه و ساقه یک واکنش مشترک گیاه ریحان^۱ به تغییرات شدت تابش نور در طول رشد است (والادارس و نینمتر^۲، ۲۰۰۸). افزایش نسبت ریشه به ساقه در پاسخ به افزایش شدت تابش نور یک پاسخ سازگاری است که باعث جذب بیشتر آب و مواد مغذی می‌شود، اتخاذ چنین استراتژی احتمالاً به گیاهان این اجازه را می‌دهد که برای دستیابی به فتوسنتز بیشتر و نرخ تعرق کمتر عمل کنند (کلاسن^۳، ۱۹۹۶).

با توجه به نظریه مورلی و رابرتی^۴ (۲۰۰۰)، پاسخ گیاه به شدت تابش نور متفاوت است، تحریک رشد ارتفاع بوته یکی از سریع‌ترین واکنش‌ها به محیط‌های سایه‌انداز است. گونه دارویی (*Bacchar iстрimera*) و آلوئه‌ورا^۵ (سیلوا^۶ و همکاران، ۲۰۰۶ و پائز^۷ و همکاران، ۲۰۰۰) نیز رشد بیشتر ارتفاع را در هنگام رشد در محیط‌های تحت سایه نشان داده است. افزایش ارتفاع گیاه به عنوان یک نتیجه کاهش در دسترس بودن نور مربوط به مریستم انتهایی است که تسلط ناشی از افزایش سطح اکسین^۸ در پایه ساقه را نشان می‌دهد (فریمل و وانستی^۹، ۲۰۰۹).

افزایش نسبت وزن خشک برگ به سطح برگ^{۱۰} با افزایش در دسترس بودن نور احتمالاً نتیجه بیشتر شدن ضخامت برگ در این تیمارها می‌باشد. ساختار تغییرات برگ مانند توده برگ خاص به عنوان مکانیسم‌های اصلی ساگازی به شرایط محیطی مختلف است (آراند^{۱۱} و همکاران، ۲۰۰۴) و افزایش آن‌ها به‌طور مستقیم به ضخامت برگ بستگی دارد (کاسترو-دیز^{۱۲} و همکاران، ۲۰۰۰). علاوه بر این، در تابش نور، ضخامت برگ‌ها از برگ‌های موجود در سایه بیشتر می‌باشد (لامبرس^{۱۳} و همکاران، ۲۰۰۸).

1. *Ocimum gratissimum*
2. Valladares & Niinemets
3. Claussen
4. Morelli & Ruberti
5. Aloe vera
6. Silva
7. Paez
8. Auxin (IAA)
9. Friml & Vanneste
10. Leaf mass per area (LMA)
11. Aranda
12. Castro- Diez
13. Lambers

با افزایش سطح تابش روند افزایشی در تعداد برگ گیاه ریحان وجود دارد، در حالی که سطح برگ با افزایش شدت تابش افزایش یافته است و در نهایت جذب نور بیشتر شده و منجر به افزایش فتوسنتز می‌گردد. (لامبرس و همکاران، ۲۰۰۸ و امامی بیستگانی و همکاران، ۲۰۱۲). کاهش معنی‌داری سطح برگ در *Gallesia integrifolia* و *terebinthifolius* در معرض سایه مشاهده گردید و میزان جذب کربن برای تولید جدید بافت‌های فتوسنتزی کاهش یافت (فیجو^۱ و همکاران، ۲۰۰۹).

افزایش تراکم کرک‌های گونه ریحان (*Ocimum gratissimum*) با افزایش شدت تابش نور می‌تواند یک استراتژی سازگار برای کاهش سرعت تعرق، افزایش بازتاب نور و کاهش دمای برگ باشد (فیجو و همکاران، ۲۰۰۹). رفتار مشابهی همچنین در گونه سنجد^۲ مشاهده شد، که در واقع تحت شرایط مختلف سایه‌انداز، تراکم کرک‌های موجود در برگ، کاهش یافته است (کلیچ^۳، ۲۰۰۰).

بالاترین میزان تولید بیوماس ماده خشک تحت تابش نور شدیدتر به دست آمد که گویای این موضوع است که شدت نور کم ممکن است رشد گیاهان *O. gratissimum* را محدود کند. کاهش ماده خشک ساقه در محیط‌هایی با شدت نور بالاتر دیده می‌شود، اما پیشنهاد شده است که انتقال کربن به تولید اندام‌های جدید تولیدمثل منجر می‌شود (فرناندس^۴ و همکاران، ۲۰۱۳).

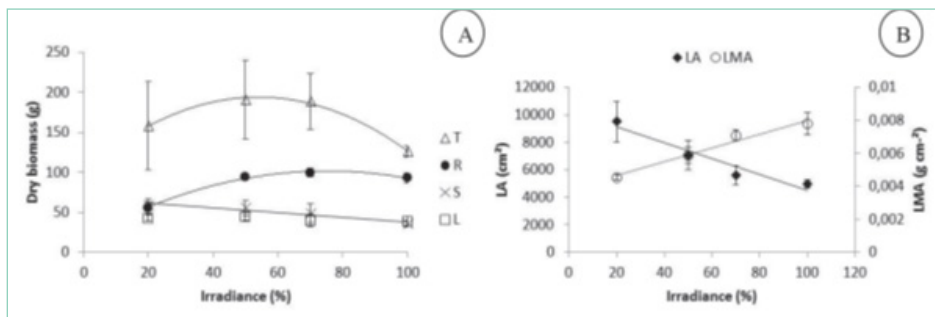
در آزمایش امیلی و همکاران (۲۰۱۴)، تجمع ماده خشک اندام‌های مختلف *Varro-nia curassavica* Jacq، پاسخ‌های متفاوتی را به سطوح مختلف تابش نشان داد (شکل A-۱). کل ماده خشک یک رابطه خطی درجه دوم، با حداکثر تولید ۱۹۳/۹۶ گرم در ۵۴٪ تابش نور نشان داد، در حالی که ماده خشک ساقه به‌طور خطی با شدت تابش نور کاهش یافت و به دنبال آن ماده خشک ریشه با یک رابطه خطی درجه دوم، (۱۰۱/۷۳ گرم) در تابش ۷۵٪ از تولید بیشتری برخوردار شد. با وجود اینکه تولید برگ‌ها تحت تأثیر تابش نوری قرار نگرفت (شکل A-۱)، سطح برگ همراه با افزایش LMA به شدت کاهش یافت (شکل B-۱-۴).

1. Feijo

2. *Elaeagnus angustifolia*

3. Klich

4. Fernandes



شکل ۴-۱ A: ماده خشک گیاه *Varronia curassavica* تحت شدت تابش‌های نوری مختلف.

ماده خشک کل: $\hat{y}(T) = -0.031661 \times 2 + 3.418059 \times x + 101.717582$ ($R^2 = 0.99$);

ماده خشک ساقه: $\hat{y}(S) = -0.0291 \times x + 67.2407$ ($R^2 = 0.93$);

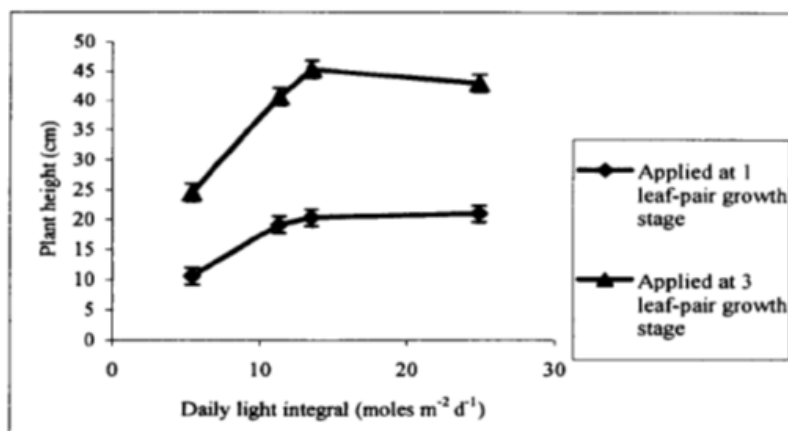
ماده خشک برگ، $\hat{y}(L) = 45.553$. B)

سطح برگ گیاه *Varronia curassavica* (LA) که تحت شدت تابش‌های مختلف رشد می‌کند.

$\hat{y}(LA) = -57.6277 \times x + 10259$ ($R^2 = 0.91$) و (ماده خشک برگ *Varronia curassavica* تحت شدت

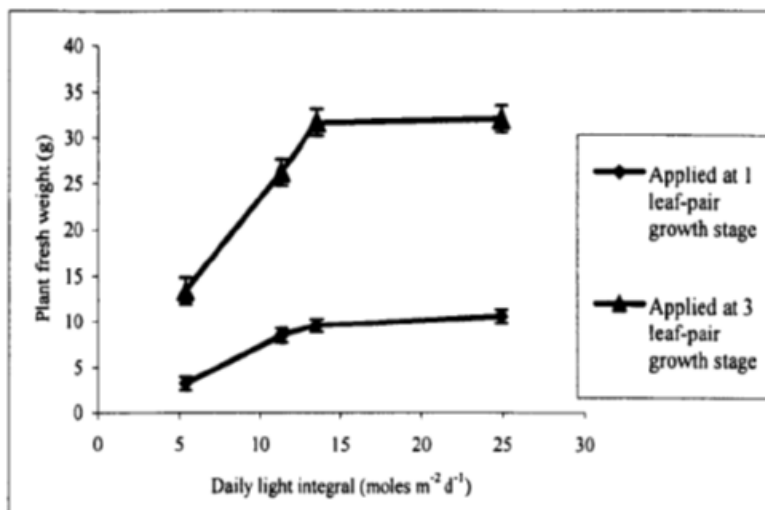
تابش‌های مختلف $\hat{y}(LMA) = 0.000042 \times x + 0.003817$ ($R^2 = 0.97$). اقتباس از امیلی و همکاران (۲۰۱۴)

در خصوص ارتفاع بوته ریحان (*Ocimum basilicum*) نیز، تحت شدت جریان فوتون فعال فتوسنتزی ۵/۴ و ۱۱/۳ (مول بر متر مربع بر روز) در اولین و سومین مراحل جفت برگ افزایش یافت (شکل ۴-۲). با افزایش شدت جریان فوتون فعال فتوسنتزی بیشتر از ۱۱/۳ (مول بر متر مربع بر روز) در اولین مرحله رشد جفت برگ و ۱۳/۵ (مول بر متر مربع بر روز) در اولین مرحله رشد جفت برگ تغییری مشاهده نشد، که به نظر می‌رسد یک پاسخ اشباع نوری در این سطح وجود دارد.

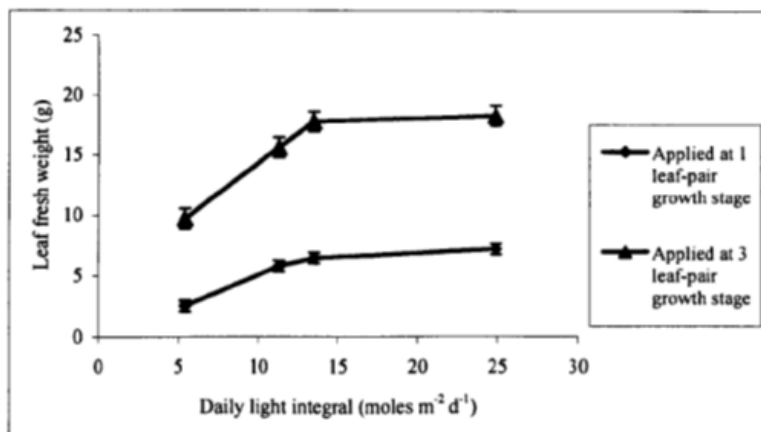


شکل ۲-۴ ارتفاع بوته پس از دو هفته از اعمال تیمار سایه‌اندازی اعمال شده در اولین و سومین مراحل رشد جفت برگ، اقتباس از زینامین و همکاران (۲۰۰۵)

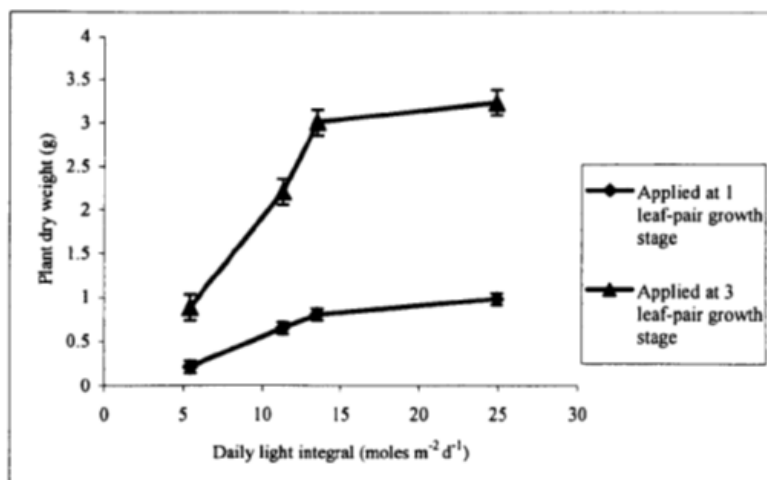
در آزمایش زینامین و همکاران (۲۰۰۵) وزن تر و خشک کل گیاه و برگ به‌طور معنی‌داری با افزایش در شدت جریان فوتون فتوسنتزی به مدت دو هفته در هر دو مرحله رشد گیاهان افزایش یافت (شکل ۳-۴ تا ۴-۶). با این حال، تفاوت معنی‌داری بین تیمار کنترل و ۲۵٪ سایه‌اندازی مشاهده نشد، به نظر می‌رسد این سطح اشباع نوری می‌باشد. که در واقع نقطه توازن شدت نوری است که در آن مقدار دی‌اکسیدکربن جذب شده برای فتوسنتز با مقدار دی‌اکسیدکربن دفع شده از طریق تنفس برابر است. در مقایسه با تیمارهای مورد استفاده در اولین مرحله رشد جفت برگ، تفاوت در تأثیرات شدت جریان فوتون فتوسنتزی ۱۱/۳ و ۱۳/۵ (مول بر متر مربع بر روز) اعمال شده در سومین مرحله رشد جفت برگ معنی‌دار بود.



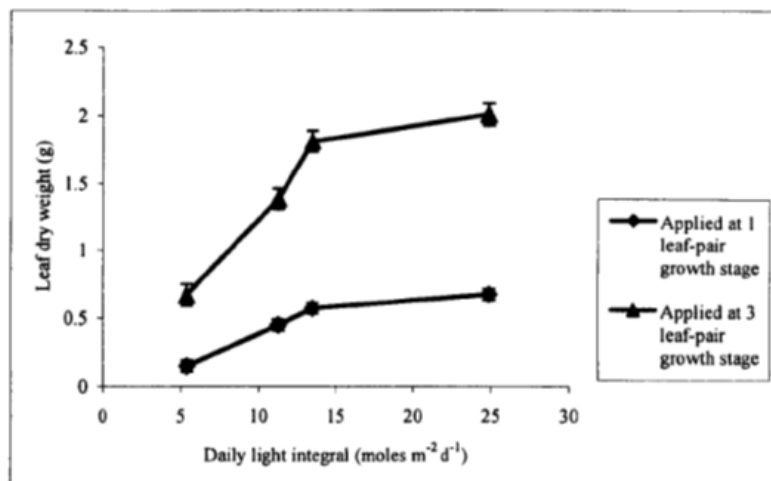
شکل ۳-۴ وزن تر بوته پس از دو هفته از اعمال تیمار سایه‌اندازی در اولین و سومین مراحل رشد جفت برگ، اقتباس از زینامین و همکاران (۲۰۰۵)



شکل ۴-۴ وزن تر برگ پس از دو هفته از اعمال تیمار سایه‌اندازی در اولین و سومین مراحل رشد جفت برگ، اقتباس از زینامین و همکاران (۲۰۰۵)

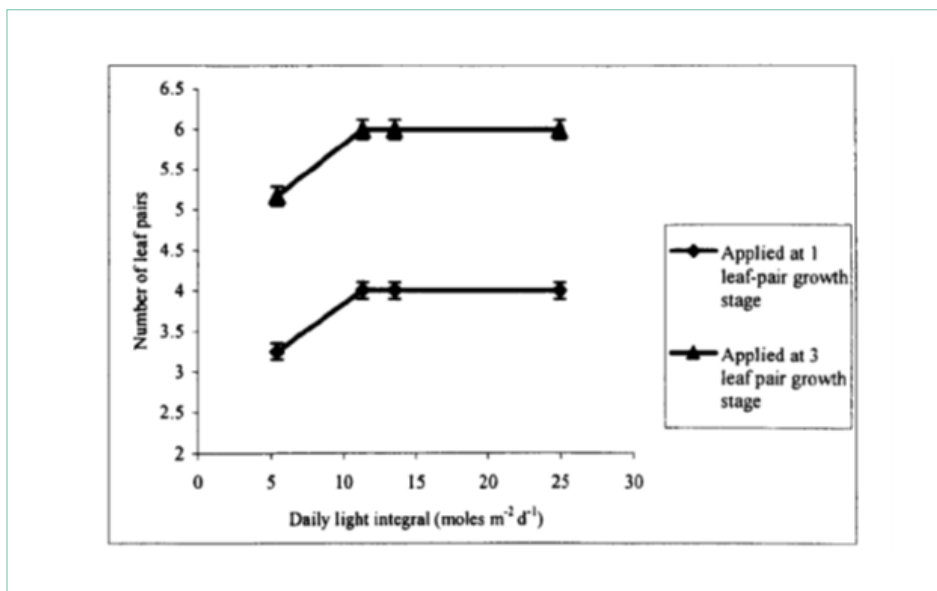


شکل ۴-۵ وزن خشک بوته پس از دو هفته از اعمال تیمار سایه‌اندازی در اولین و سومین مراحل رشد جفت برگ، اقتباس از زینامین و همکاران (۲۰۰۵)



شکل ۴-۶ وزن خشک برگ پس از دو هفته از اعمال تیمار سایه‌اندازی در اولین و سومین مراحل رشد جفت برگ، اقتباس از زینامین و همکاران (۲۰۰۵)

در آزمایش زینامین و همکاران (۲۰۰۵)، تعداد برگ‌ها در ساقه اصلی گیاه ریحان (*Ocimum basilicum*) با افزایش در شدت جریان فوتون فتوسنتزی از ۱۱/۳-۲۴/۹ (مول بر متر مربع بر روز) تغییراتی نشان نداد اما تفاوت بین تعداد برگ‌ها بین ۵/۴-۱۱/۳ (مول بر متر مربع بر روز) معنی‌دار بود (شکل ۷-۴). در تیمار ۵/۴ (مول بر متر مربع بر روز) تعداد جفت برگ در ساقه‌های اصلی در مقایسه با افزایش شدت جریان فوتون فتوسنتزی کمتر بود

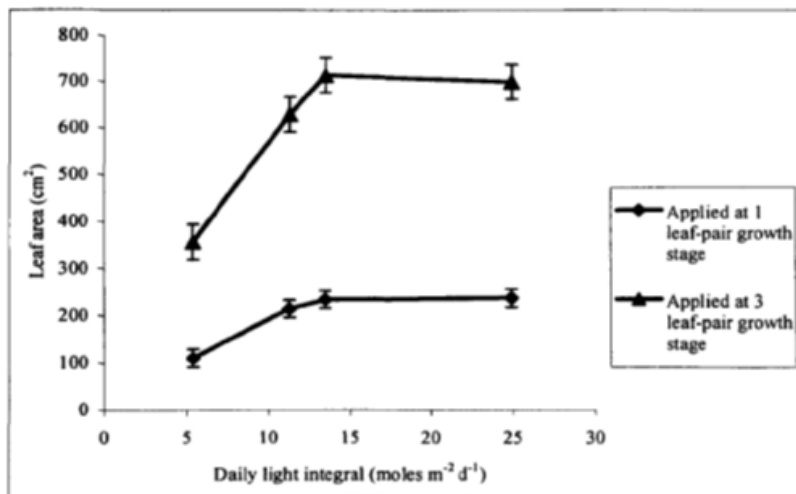


شکل ۷-۴ تعداد برگ روی ساقه اصلی پس از دو هفته از اعمال تیمار سایه‌اندازی در اولین و سومین مراحل رشد جفت برگ، اقتباس از زینامین و همکاران (۲۰۰۵)

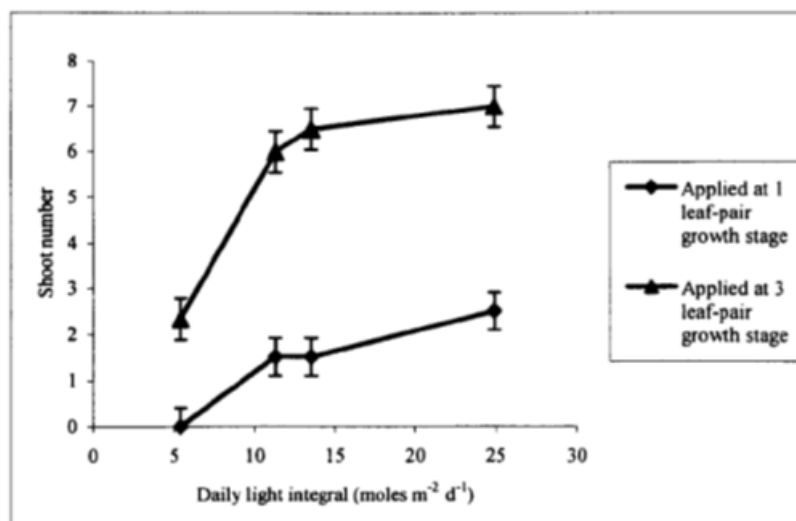
همچنین در آزمایش زینامین و همکاران (۲۰۰۵)، مشخص شد که اختلاف معنی‌داری در میانگین کل سطح برگ بین شرایط شدت جریان فوتون فتوسنتزی مختلف مشاهده شد (شکل ۸-۴). محدوده آن‌ها از ۱۱۰ به ۲۳۷ سانتی‌متر مربع و ۳۵۶ تا ۷۱۴ سانتی‌متر مربع در اولین و سومین رشد جفت برگ به ترتیب می‌باشد. با این حال، هیچ تفاوتی بین آن‌ها در شدت جریان فوتون فتوسنتزی ۱۳/۵ و ۲۴/۹ (مول بر متر مربع بر روز) وجود نداشت. اگر چه تعداد جفت برگ در ساقه‌های اصلی در تیمارهای ۱۱/۳ و ۲۴/۹ (مول بر متر مربع بر روز)، مشابه بودند، اما در تعداد ساقه متفاوت بود (شکل ۹-۴). اندازه برگ‌های منفرد منجر به اختلاف

در کل سطح برگ در شدت جریان فوتون فتوسنتزی $11/3$ و $13/5$ (مول بر متر مربع بر روز) گردید، به ویژه هنگامی که در سومین مرحله رشد جفت برگ تیمار شدند. سطح برگ‌های منفرد به شدت تحت تأثیر تیمار سایه قرار گرفته بودند، البته این امر به زمانی که تیمار اعمال شد وابسته بود. برای تیمار اعمال شده در اولین مرحله رشد جفت برگ، اختلاف معنی‌داری از اولین تا چهارمین جفت برگ مشاهده شد، در واقع این موضوع موید این مطلب است که اولین جفت برگ هنوز گسترش نیافته است، اما زمانی که تحت تابش نوری مختلف قرار گرفت، سطح برگ به خوبی گسترش یافته است. هنگامی که تیمارها در سومین مرحله رشد جفت برگ اعمال شد، سومین مرحله جفت برگ به‌طور کامل گسترش یافت، همان‌طور که انتظار می‌رفت، تفاوت بین مراحل سومین، چهارمین و پنجمین جفت برگ قابل توجه بود.

در آزمایش زینامین و همکاران (۲۰۰۵)، تعداد محورهای ساقه در گیاه با افزایش شدت جریان فوتون فتوسنتزی (شکل ۹-۴) افزایش یافت. این تعداد زمانی که تیمار اعمال شد، بین ۰ تا $2/5$ در اولین مرحله رشد جفت برگ بود زمانی که تیمار در مرحله سومین رشد جفت برگ اعمال شد، از $2/3$ تا 7 افزایش یافت. پس از دو هفته از اعمال تیمار سایه‌اندازی، تعداد ساقه در گیاهان (تحت سایه‌انداز) در مقایسه با گیاهان بدون سایه‌انداز 75% کمتر بود، زمانی که تیمار در مرحله سومین رشد جفت برگ مورد استفاده قرار گرفت، تفاوت بین تیمار کنترل (بدون سایه) 25 و 50% سایه‌اندازی، معنی‌دار نبودند. به‌طور کلی به نظر می‌رسد، محورهای ساقه تنها پس از اینکه گیاهان در سومین مرحله جفت برگ قرار گرفتند، کاهش پیدا کرد.



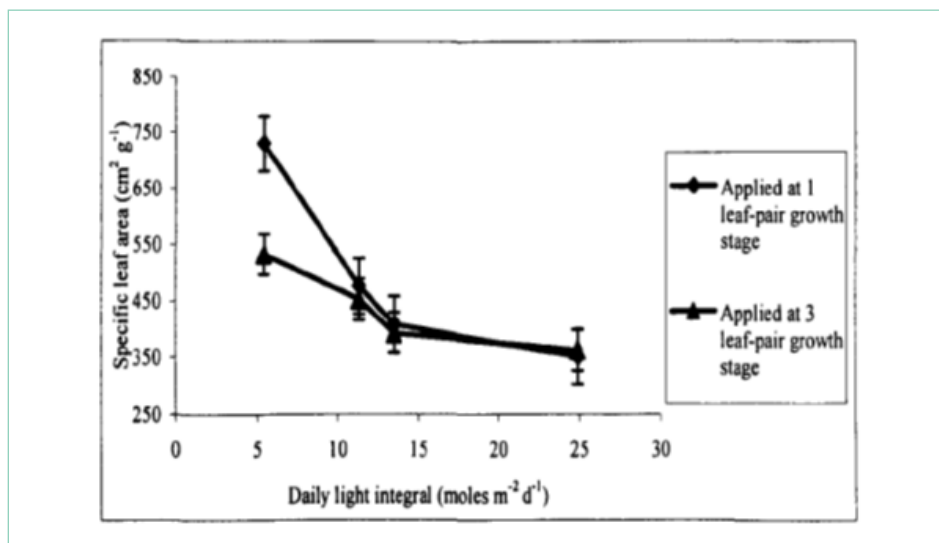
شکل ۸-۴ میانگین کل سطح برگ پس از دو هفته از اعمال تیمار سایه‌اندازی در اولین و سومین مراحل رشد جفت برگ، اقتباس از زینامین و همکاران (۲۰۰۵)



شکل ۹-۴ میانگین تعداد ساقه پس از دو هفته از اعمال تیمار سایه‌اندازی در اولین و سومین مراحل رشد جفت برگ، اقتباس از زینامین و همکاران (۲۰۰۵)

سطح ویژه برگ به وسیله تقسیم سطح کل برگ به وزن خشک کل برگ محاسبه می‌شود. برای تیمارهای مورد استفاده در اولین مرحله رشد جفت برگ، میانگین سطح ویژه برگ از $731 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ با ۷۵٪ سایه‌اندازی به $351 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ بدون سایه‌اندازی رسید (شکل ۴-۱۰). با این حال، تفاوتی بین تیمار ۲۵٪ سایه‌اندازی و بدون سایه‌اندازی و بین سایه‌های ۲۵٪ و ۵۰٪ وجود نداشت.

برای تیمارهای مورد استفاده در هر سه مرحله رشد جفت برگ، میانگین سطح ویژه برگ از $533/7$ سانتی‌متر مربع در ۷۵٪ سایه‌اندازی به $363/15 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ در تیمار بدون سایه‌اندازی رسید و تفاوت معنی‌داری مشاهده شد. روند مشابهی با تیمارهای موجود در اولین مرحله رشد جفت برگ گیاه مشاهده شد، اما تغییرات کمتر بود. اگر چه گیاهان در مراحل رشد مختلف، از نظر سطح ویژه برگ در شرایط بدون سایه بسیار مشابه بود، با این حال، تفاوت معنی‌داری تحت تیمار سایه‌اندازی ۷۵٪ مشاهده شد، که این موضوع نشان می‌دهد از لحاظ سطح ویژه برگ گیاهان جوان نسبت به گیاهان مسن‌تر به شدت جریان فوتون فتوسنتزی در گیاه ریحان بیشتر حساس بودند (زینامین و همکاران، ۲۰۰۵).



شکل ۴-۱۰ میانگین سطح ویژه برگ پس از دو هفته از اعمال تیمار سایه‌اندازی اولین و سومین مراحل رشد جفت برگ، اقتباس از زینامین و همکاران (۲۰۰۵)

تفاوت معنی‌داری در صفات رشد گیاهان ریحان در شدت جریان فوتون فتوستنتزی از ۱۳/۵ (۲۵٪ سایه‌اندازی) تا ۲۴/۹ (مول بر متر مربع بر روز) (بدون سایه) مشاهده نشد. اگرچه تفاوت معنی‌داری بین ارتفاع بوته، وزن بوته، تعداد ساقه، وزن برگ و سطح برگ وجود نداشت، اما این موضوع موید این مطلب است که گیاهان ریحان تحت ۲۵٪ سایه‌اندازی یک کارایی تبدیل بیشتری برای استفاده از نور برای افزایش اندازه گیاه و ماده خشک دارند.

تیمار ۵۰٪ و ۷۵٪ سایه‌اندازی به شدت سبب کاهش اندازه و وزن گیاهان ریحان جوان و مسن شد. همان‌طور که انتظار می‌رفت، ارتفاع بوته، ماده خشک و سطح برگ با افزایش شدت جریان فوتون فعال فتوستنتزی در بین ۵/۴ (۷۵٪ سایه‌اندازی)، ۱۱/۳ (۵۰٪ سایه‌اندازی) و ۱۳/۵ (۲۵٪ سایه‌اندازی) مول بر متر مربع بر روز، افزایش یافت. به‌طور کلی، پاسخ گیاه به شدت نور شامل تعدادی از سازگاری‌های فتوستنتزی و بیوشیمیایی است که منجر به تغییرات رشد و ساختار گیاه می‌شوند (پرالتا^۱ و همکاران، ۲۰۰۲). همچنین، کاهش میزان اشعه منجر به کاهش میزان فتوستنتز و در نتیجه کاهش نرخ رشد آن می‌شود (کری^۲، ۱۹۸۳).

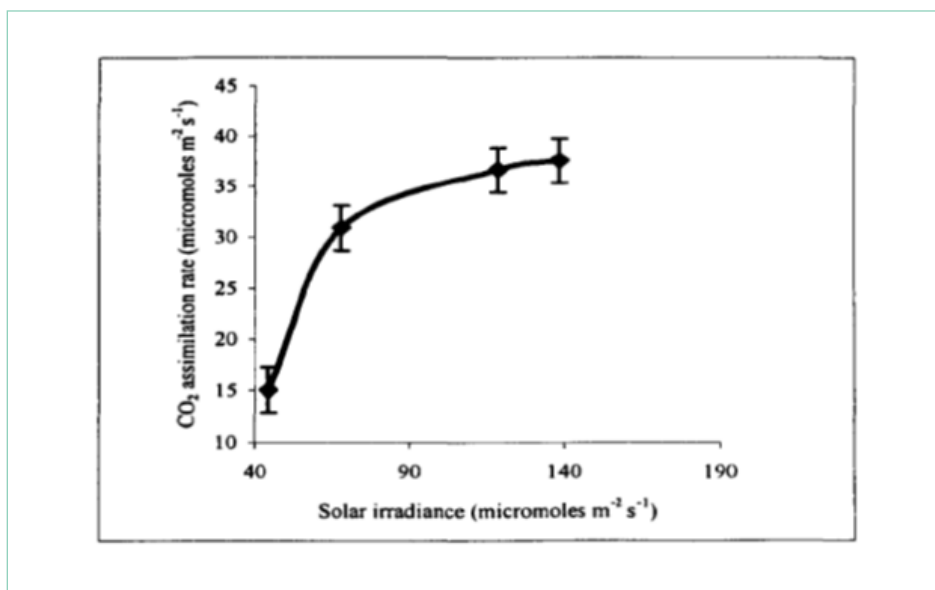
نتایج نشان داد، اگرچه ریحان در شرایط تابش نوری به خوبی رشد می‌کند، اما قادر نیست سایه‌اندازی سنگین را تحمل نماید. سطح برگ ویژه تحت شدت جریان فوتون فتوستنتزی به میزان ۱۳/۵ (مول بر متر مربع بر روز) افزایش یافت و پس از آن ثابت باقی ماند. این موضوع را می‌توان به عنوان ویژگی سازگاری با شدت تابش نور نسبت داد. کاهش ضخامت برگ در شرایط سایه ممکن است با کوچکتر شدن حجم سلول همراه باشد (پاتیوسکی و گالامبوسی^۳، ۱۹۹۹ و وانگ و همکاران، ۲۰۱۴).

۴-۶ اثر محرک‌های نوری بر سرعت فتوستنتز

فتوستنتز به شدت توسط تیمار سایه‌اندازی در گیاه ریحان کاهش یافت، سرعت جذب دی‌اکسیدکربن از ۱۵/۱ به ۳۷/۷ (میکرو مول بر متر مربع بر ثانیه) به ترتیب در ۷۵٪ سایه‌اندازی

1. Peralta
2. Corree
3. Putievsky & Galambosi

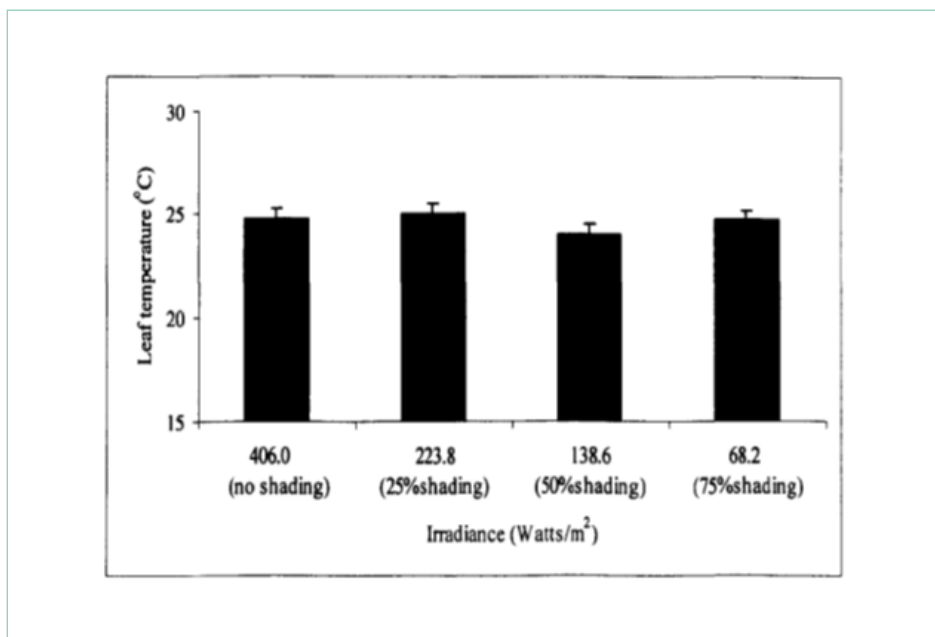
و بدون سایه‌اندازی رسید (شکل ۱۱-۴). تفاوت معنی‌داری بین تیمار سایه‌اندازی (۲۵٪) و تیمار بدون سایه‌اندازی وجود نداشت. میزان جذب به میزان قابل توجهی با افزایش شدت تابش از پایین‌ترین سطح افزایش پیدا کرده است، اما این میزان افزایش در سطوح بالاتر تابش کاهش یافته است. همان‌طور که انتظار می‌رفت، فتوسنتز در گیاهان ریحان با افزایش تابش نور افزایش می‌یابد. بخش اولیه منحنی پاسخ نور خطی است، زیرا نور مهم‌ترین عامل محدودکننده رشد می‌باشد. با رسیدن به سطح اشباع نوری، (منحنی به خط افقی) به دلیل عوامل محدودکننده منابعی غیر از نور، سرعت فتوسنتز کاهش می‌یابد (نیلسن و ارکوتی^۱، ۱۹۹۶، گاتی^۲ و همکاران، ۲۰۱۱). در مطالعه زینامین و همکاران (۲۰۰۵)، اختلاف معنی‌داری بین ۱۱۸/۷ (۲۵٪ سایه‌اندازی) و ۱۳۸/۷ (بدون سایه) مول بر متر مربع بر روز وجود نداشت، پیشنهاد می‌شود که در این سطح پاسخ فتوسنتز به حد اشباع رسیده است.



شکل ۱۱-۴ سرعت جذب دی‌اکسیدکربن (میکرومول بر مترمربع بر ثانیه) پس از دو هفته از اعمال تیمار سایه‌اندازی در اولین و سومین مراحل رشد جفت برگ، اقتباس از زینامین و همکاران (۲۰۰۵)

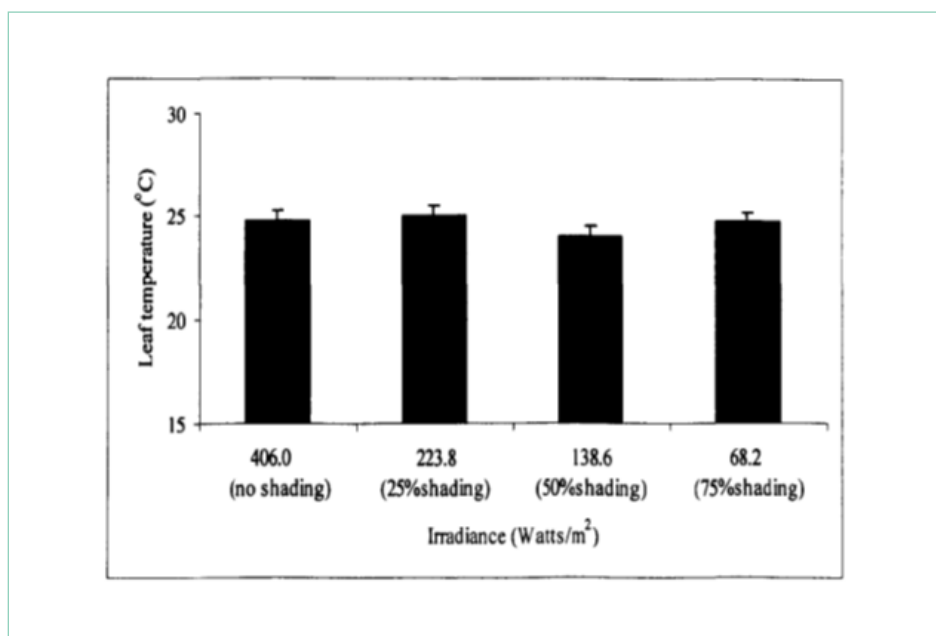
۴-۷ اثر محرک‌های نوری بر دمای برگ

در آزمایش زینامین و همکاران (۲۰۰۵) با افزایش تابش و دمای هوا، درجه حرارت برگ گیاه ریحان افزایش یافت و بیشتر از دمای هوا بود. از آنجایی که بالاترین دمای هوا در گلخانه در ۱۶ و ۲۲ آوریل ۲۰۰۳ کمتر از ۳۰ درجه سانتی‌گراد بود، تغییرات دمای برگ تحت تیمارهای سایه‌اندازی متفاوت، با داده‌های میزان دما در تاریخ ۱۵ ژوئیه ۲۰۰۳ قبل از ساعت ۲:۰۰ بعدازظهر مشابه بود، به همین ترتیب روند برای دمای برگ در زمان‌های مختلف و در سایه‌اندازی‌های مختلف در تاریخ ۹ ژوئیه ۲۰۰۳، همانند ۱۵ ژوئیه ۲۰۰۳ بود. بنابراین داده‌های ۱۵ ژوئیه ۲۰۰۳ در این بخش ارائه شده است. میانگین دمای هوا در صبح (۱۹/۴ درجه سانتی‌گراد)، (از ۹ تا ۱۰ صبح) و دمای برگ در ساعت ۱۰ صبح اندازه‌گیری شد. تفاوت معنی‌داری در دمای برگ بین تیمارهای سایه‌اندازی وجود نداشت (شکل ۱۲-۴).



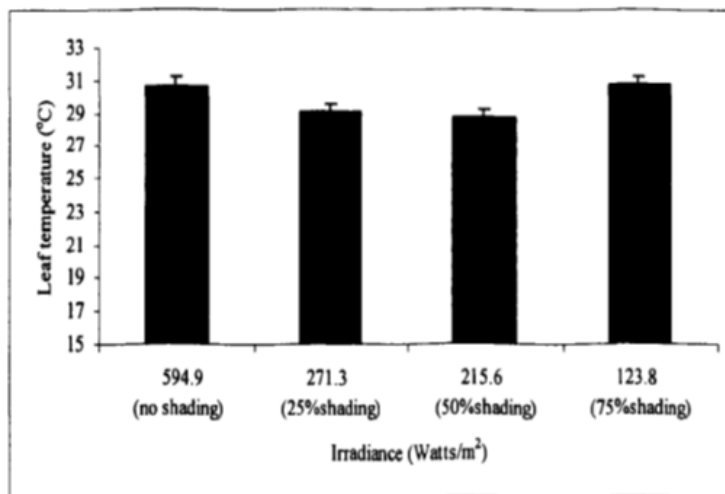
شکل ۴-۱۲ درجه حرارت برگ در دمای ۱۹/۴ درجه سانتی‌گراد (در ساعت ۱۰:۰۰ صبح) تحت شرایط مختلف سایه‌اندازی، اقتباس از زینامین و همکاران (۲۰۰۵)

هنگامی که درجه حرارت برگ در ساعت ۲ بعدازظهر اندازه‌گیری شد، در این زمان، میانگین درجه حرارت هوا (بیرون از گیاه) $30/3$ درجه سانتی‌گراد بود (از $1:00$ تا $2:00$ بعدازظهر)، مشاهده شد که با افزایش تابش، دمای برگ افزایش یافت و تفاوت بین تیمارهای سایه‌اندازی مشاهده شد (شکل ۴-۱۳).



شکل ۴-۱۳- دمای برگ در دمای $30/3$ درجه سانتی‌گراد (در ساعت $2:00$ بعدازظهر) تحت شرایط مختلف تیمار سایه‌اندازی، اقتباس از زینامین و همکاران (۲۰۰۵)

همچنین در ساعت $4:00$ بعدازظهر، زمانی که میانگین دمای هوا 36 درجه سانتی‌گراد بود (از $3:00$ تا $4:00$ بعدازظهر)، تفاوت معنی‌داری در دمای برگ تحت تیمارهای مختلف سایه در گیاه ریحان مشاهده شد (شکل ۴-۱۴).



شکل ۱۴-۴ دمای برگ در دمای ۳۶ درجه سانتی‌گراد (در ساعت ۴:۰۰ بعدازظهر) تحت تیمارهای مختلف سایه‌اندازی، اقتباس از زینامین و همکاران (۲۰۰۵)

در مقایسه با دمای برگ در (۳۰/۳ درجه سانتی‌گراد، با دمای هوا)، در دمای ۳۶ درجه سانتی‌گراد تحت شرایط مختلف سایه‌اندازی متفاوت بود. داده‌های قبلی نشان داد که دمای برگ ریحان توسط سایه‌اندازی کاهش می‌یابد و با بیشتر شدن مقدار سایه، دما کاهش بیشتری می‌یابد. اما در دمای ۳۶ درجه سانتی‌گراد و ۷۵٪ سایه‌اندازی، دمای برگ افزایش قابل توجهی در مقایسه با ۲۵٪ و ۵۰٪ سایه‌اندازی دارد. تفاوت معنی‌داری نیز بین تیمارهای ۷۵٪ سایه‌اندازی و بدون سایه‌اندازی مشاهده نشد. در دمای پایین‌تر، دمای برگ بالاتر از دمای هوا بود، اما در دمای هوای بالاتر، دمای برگ پایین‌تر از دمای هوا بود، هرچند دمای برگ با افزایش دمای هوا افزایش می‌یابد. تحت برخی شرایط دمای بالاتر از (۳۰ درجه سانتی‌گراد)، سایه‌اندازی به‌طور مؤثری دمای برگ را کاهش می‌دهد، اما در درجه حرارت هوای بالاتر از (۳۶ درجه سانتی‌گراد)، سایه‌اندازی سنگین نمی‌تواند درجه حرارت برگ را کاهش دهد. به‌طور کلی زمانی که درجه حرارت هوا در ساعت ۱۰ صبح ۱۹/۴ درجه سانتی‌گراد بود، درجه حرارت برگ بیش از دمای هوا بود که به میزان ۴/۶ تا ۵/۷ درجه‌ی سانتی‌گراد

افزایش یافت، زیرا در طی دوره‌های تابش شدید و یا جذب بافتی تابش بالا، دمای بافت می‌تواند در مقایسه با دمای هوا به‌طور چشمگیری افزایش یابد (نیلسن و ارکوتی، ۱۹۹۶ و فیلا و سارسوراتو^۱، ۲۰۱۱).

در مجموع از نتایج تحقیقات زینامین و همکاران (۲۰۰۵) به نظر می‌رسد با افزایش دمای هوا به ۳۰/۳ درجه سانتی‌گراد در ساعت ۲ بعدازظهر، دمای برگ به دلیل افزایش شدت نور افزایش می‌یابد. هنگامی که درجه حرارت هوا به ۳۶ درجه سانتی‌گراد رسید، در ۲۵٪ و ۵۰٪ سایه‌اندازی به‌طور قابل توجهی درجه حرارت برگ را در مقایسه با بدون سایه‌اندازی کاهش داد، اما تیمار سایه‌اندازی (۷۵٪) منجر به افزایش دمای برگ شد. به‌طور کلی به نظر می‌رسد در طول این دوره، با افزایش تابش، درجه حرارت برگ افزایش یافت و سایه‌اندازی سبب کاهش دمای برگ‌ها از طریق کاهش نور شد، اما سایه‌اندازی سنگین (۷۵٪)، تبادل جریان هوا را با توجه به سایه خالص نفوذی کمتر در اطراف گیاهان، کاهش هدایت گرما و گاز در لایه مرزی برگ منجر به افزایش دمای برگ گردید. چنین شرایط دمای بحرانی، با این حال، در طول فصل رشد در انگلستان متداول نیست. گیاهان تحت تیمار ۷۵٪ سایه‌اندازی رشد کمتری را به علت کاهش تابش و همچنین به علت محدودیت جریان هوا، تبادل گرما و گاز بین برگ و هوا داشتند (نیلسن و ارکوتی، ۱۹۹۶ و وانگ و همکاران، ۲۰۱۴).

در تحقیق ابراهیمی و همکاران، (۱۳۹۶) بر روی گیاه استویا^۲، نور تأثیر معنی‌دار بر طول شاخه اصلی، شاخه فرعی و میانگره داشته و بیشترین طول شاخه در سطح نوری حدود ۵۵ (میکرو مول بر متر مربع بر ثانیه) مشاهده گردید. این نتایج با یافته‌های قبلی مبنی بر نیل به بالاترین درصد اندام‌زایی (۸۵٪) استویا در محیط کشت موراشیگ و اسکوک (MS) حاوی ۱/۵ میلی‌گرم در لیتر ۶-بنزیلامینوپورین^۳ و ۰/۱ میلی‌گرم در لیتر نفتالین استیک اسید^۴ در شرایط نوری ۵۵ (مول بر متر مربع بر ثانیه) نیز مطابقت دارد (میرنیام و همکاران، ۲۰۱۳).

در ریز ازدیادی استویا، از سطح نور ۱۸/۵، ۳۷ و ۵۵ (میکرو مول بر متر مربع بر ثانیه) و

1. Fila & Sartorato

2. *Stevia rebaudiana* Bertoni

3. 6-Benzylaminopurine (BAP)

4. Naphthaleneacetic acid (NAA)

سه رژیم دمایی (۳۰، ۲۵، ۲۰ درجه سانتی‌گراد) استفاده گردید. نتایج حکایت از آن داشت که شدت نور ۵۵ (میکرو مول بر متر مربع) بر ثانیه در دمای ۲۰ درجه سانتی‌گراد تحت دوره نوری ۱۶/۸ منجر به تولید بالاترین تعداد (۳۵) شاخه در هر ریز نمونه شده است. محیط کشت موراشیگ و اسکوگ (MS) حاوی ۰/۵ میلی‌گرم در لیتر BAP تحت این شرایط نور و دما، بهترین تعداد شاخه را در مرحله تکثیر باعث گردیده است (مباراک^۱، ۲۰۰۸).

۴-۸ نقش محرک‌های نوری در فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی

مقایسه محیط‌های نوری مورد استفاده در آزمایش حیدری‌زاده و همکاران (۱۳۹۳) نیز نشان داد که نور آبی بیشترین تأثیر را بر افزایش فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، گلوکاتایون ردوکتاز و آسکوربات پرکسیداز در گیاه نعنای فلفلی داشت. بیشترین فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در محیط انکوباتور حاوی لامپ فلورسنت ملاحظه شد. کمترین فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و گلوکاتایون ردوکتاز به ترتیب در گیاهان رشد یافته در مزرعه و نور سفید^۲ (LED) به همراه شرایط مزرعه و کمترین فعالیت آنزیم‌های آسکوربات پرکسیداز و سوپراکسید دیسموتاز در گیاهان رشد یافته در ترکیب نور قرمز و آبی مشاهده گردید. بررسی اثر متقابل کلون و محیط نور نشان داد که تنوع بیشتری بین کلون‌های مورد مطالعه از نظر فعالیت دو آنزیم کاتالاز و گلوکاتایون ردوکتاز در مقایسه با آنزیم‌های دیگر در واکنش به محیط نور وجود داشت.

به‌طوری که نتایج حیدری‌زاده و همکاران (۱۳۹۳) نشان می‌دهد فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و گلوکاتایون ردوکتاز تحت نور آبی LED در کلون اصفهان بیشتر از سایر کلون‌ها بود ولی تحت نور قرمز LED، کلون قزوین از نظر فعالیت دو آنزیم مذکور به صورت معنی‌داری از نعنای فلفلی کلون اصفهان پیشی گرفته است. در حالی که در ترکیب نور قرمز و آبی، این آنزیم‌ها در هر دو کلون اصفهان و قزوین کاهش شدیدی نشان دادند و به جای آن ژنوتیپ طبس از نظر فعالیت آنتی‌اکسیدانی در مکان بسیار بالاتری قرار گرفت. نتایج بررسی فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان نشان می‌دهد که با وجود اینکه به نظر می‌رسد نور آبی می‌تواند احتمالاً

1. Mubarak

2. White Light

منجر به افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی در گیاه گردد، ولی این تأثیر به شدت به ژنوتیپ گیاه بستگی دارد. این مطلب می‌تواند به دلیل محتوای ژنتیکی گیاه و همچنین آثار متقابل این محتوای ژنتیکی با نورهای آبی و قرمز باشد. از آنجا که نورهای شدید قرمز و آبی برای گیاه نفع فلفلی می‌تواند نوعی تنش محسوب شود، احتمالاً افزایش محتوای آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان گیاه نفع می‌تواند در جلوگیری از تولید و تجمع رادیکال‌های آزاد اکسیژن نقش مؤثری داشته باشد.

برخلاف نتایج حاصل از مطالعه حیدری‌زاده و همکاران (۱۳۹۳)، بیشتر گزارش‌ها نشان می‌دهد که نور قرمز منجر به افزایش بیشتر قابلیت احیاء‌کنندگی عصاره گیاه از طریق بالا بردن قابلیت آنتی‌اکسیدانی شده است. به همین دلیل پیش‌بینی می‌شود که احتمالاً در سایر گیاهان نیز افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی در شرایط نور LED تحت تأثیر ژنوتیپ گیاه قرار گیرد. به همین ترتیب در مطالعه حیدری‌زاده و همکاران (۱۳۹۳)، نیز کلون نفع فلفلی قزوین فعالیت آنتی‌اکسیدانی بیشتری در نور قرمز نشان داد در حالی که در کلون اصفهان، فعالیت آنتی‌اکسیدانی در نور آبی بیشتر بود. اینکه چه سازوکاری موجب می‌شود که ترکیبات ثانویه گیاهی در برخی کلون‌ها با نور قرمز و در برخی دیگر با نور آبی القاء شده و تجمع‌کننده هنوز به درستی مشخص نیست، ولی به نظر می‌رسد احتمالاً این طول موج‌ها با فعالسازی برخی ژن‌های گیاهی مرتبط هستند که مسئول نهایی افزایش متابولیت‌های ثانویه گیاهی محسوب می‌شوند (سبزعلیان و همکاران، ۲۰۱۴).

۹-۴ نقش محرک‌های نوری در تولید فلاوونوئیدها

فنول‌ها احتمالاً بزرگترین گروه متابولیت‌های ثانویه گیاهی را تشکیل می‌دهند. ترکیب‌های فنولی پراکندگی زیادی در طبیعت داشته و در اغلب دسته‌های ترکیب‌های طبیعی که در ساختمان خود دارای واحدهای آروماتیک هستند، یافت می‌شوند. فنول‌ها اجزای مهم موجود در برخی گیاهان دارویی بوده و در صنایع غذایی از آن‌ها به عنوان عوامل رنگ‌کننده،

طعم‌دهنده، خوش‌بوکننده و آنتی‌اکسیدان استفاده می‌گردد (دینگ^۱ و همکاران، ۲۰۱۰ و وثوقی و همکاران، ۲۰۱۸).

فلاوونوئیدها که به شکل آزاد و گلیکوزیدی یافت می‌شوند، بزرگترین فنول‌های موجود در طبیعت را تشکیل می‌دهند و تاکنون بیش از ۲۰۰۰ ترکیب فلاوونوئیدی شناسایی شده است که تقریباً ۵۰۰ عدد از آن‌ها به حالت آزاد وجود دارند. این ترکیب‌ها از سه واحد استات و یک واحد فیل پروپان^۲ تشکیل می‌گردد و براساس موقعیت اکسیژن‌ها روی واحد C₃، یعنی روی کربن ۲، ۳ و ۴ مشخص می‌شوند. فلاوونوئیدها به حالت آزاد و گلیکوزید و آن هم بیشتر به صورت O-گلیکوزیدی وجود دارند، ولی تعداد قابل توجهی از آن‌ها به شکل C-گلیکوزید شناسایی شده‌اند. در واقع فلاوونوئیدها یک اصطلاح عمومی برای دسته بزرگی از پیگمان‌های گیاهی می‌باشند که تقریباً محلول در آب بوده و مسئول رنگ گل‌ها، میوه‌ها و برخی مواقع برگ‌ها هستند. بیش از ۴۰۰۰ نوع فلاوونوئید در گیاهان یافت شده است (کاریو^۳ و همکاران، ۲۰۱۳).

فلاوونوئیدها از ترکیب‌های فیتوشیمیایی هستند که برای دفاع و مقابله با شرایط نامساعد محیطی مانند نور شدید، پرتوها، کم‌آبی و آلاینده‌ها، همچنین کاهش آسیب در برخی گیاهان ساخته شده و یا دچار تغییر می‌شوند. تغییرات فیتوشیمیایی فلاوونوئیدها به عنوان یکی از ساز و کارها و واکنش‌های دفاعی گیاهان برای مقابله و یا سازش در برابر تنش‌های محیطی شناخته شده است. در بررسی آزمایش بختیاری و همکاران، (۱۳۹۵) استفاده از تابش‌های نوری ۱۰۰۰، ۲۰۰۰ و ۳۰۰۰ لوکس در گیاه درمنه کوهی نشان داده شد که به غیر از تیمار تحت تابش ۲۰۰۰ لوکس بقیه تیمارها با شاهد اختلاف معنی‌دار نشان دادند. این تیمارها با همدیگر نیز اختلاف معنی‌دار داشتند. کمترین میزان فلاوونوئید در تیمار تحت تاریکی دیده شد و بیشترین آن در تیمار تحت تابش شدت نور ۳۰۰۰ لوکس، چون در تیمار تحت تابش ۱۰۰۰ لوکس میزان فلاوونوئید کمتر از شاهد و در تیمار تحت تابش ۳۰۰۰ لوکس بیشتر از شاهد بود، از این‌رو طبق نتایج بختیاری و همکاران، (۱۳۹۵) نمی‌توان نتیجه‌گیری کلی مبنی بر تأثیر مثبت نور بر میزان فلاوونوئید گرفت، ولی با توجه به اینکه در تیمار تحت

1. Ding
2. Phenylpropane
3. Carew

تاریکی کمترین میزان درصد فلاونوئید گزارش شده است، می توان گفت نبودن نور بر میزان فلاونوئید موجود در گیاه درمنه کوهی اثرگذار بوده است. در مقایسات بین کالوس ها بین تمام تیمارها، با شاهد و بقیه تیمارها اختلاف معنی دار مشاهده شد. البته در کالوس ها وضعیت کاملاً متفاوت بود و تیمار تحت تاریکی بیشترین درصد میزان فلاونوئید را نشان داد و تیمار تحت تابش ۳۰۰۰ لوکس کمترین میزان فلاونوئید را نشان داد. در کالوس ها اشعه UV بر تولید فلاونوئید تأثیر داشت و باعث تغییر و افزایش نسبت به تیمار شاهد در میزان آن شد. براساس نتایج حاصل تغییرات متفاوتی در میزان درصد فلاونوئیدها دیده می شد، ولی چگونگی تغییر و افزایش و کاهش میزان درصد فلاونوئید گیاه با توجه به شدت نور و اشعه UV، قابل بررسی و پیش بینی نبود. البته در مطالعات قبلی، افزایش میزان فلاونوئیدها در اسفناج^۱، اطلسی^۲ و توس^۳ تحت تأثیر اشعه UV گزارش شده است (لاولا^۴، ۱۹۹۸). همچنین در مطالعه ای که بر روی علف چای^۵ انجام شده بود، افزایش فلاونوئیدها نیز تحت تأثیر اشعه UV-B گزارش شده بود (جرم^۶ و همکاران، ۲۰۱۰).

۴-۱۰ نقش محرک های نوری در تولید فنول کل

ترکیب های فنولی، گروه متابولیت های ثانویه آروماتیک گیاهی هستند که به طور گسترده در سراسر گیاه پخش شده اند و تأثیرات بیولوژیکی متعددی مانند فعالیت آنتی اکسیدانی و ضدباکتریایی دارند (امامی بیستگانی و همکاران، ۲۰۱۷ و قاسمی پیربلوطی و همکاران، ۲۰۱۴). فعالیت آنتی اکسیدانی ترکیب های فنولی عمدتاً به علت ویژگی های اکسایش-کاهش و ساختار شیمیایی آنها است که نقش مهمی در خنثی کردن رادیکال های آزاد، احاطه کردن فلزات انتقالی و فرو نشانیدن مولکول های اکسیژن تکی و سه تایی از طریق تغییر مکان یا تجزیه پراکسیدها دارند. این ویژگی ها با تأثیرات مفید آنتی اکسیدان های فنولیک روی سلامت

1. *Spinacia oleracea*

2. *Petunia x hybrida*

3. *Betula alba*

4. *Lavola*

5. *Hypericum perforatum*

6. Germ

در ارتباط است که به دلیل تأثیرات بازدارندگی این ترکیب‌ها در مقابل پیشرفت بسیاری از بیماری‌های وابسته به تنش مانند بیماری‌های قلبی عروقی، سندرم روده التهابی و بیماری آلزایمر است (فضلی و ابراهیم‌زاده، ۲۰۱۳).

به‌طور طبیعی بیش از ۸۰۰۰ ترکیب فنولی مختلف با تأثیراتی از قبیل دخالت در ساخت دیواره سلولی، سازوکار دفاعی گیاه و خصوصیات میوه مانند رنگ، عطر و طعم و مزه در گیاه وجود دارد. همچنین ترکیب‌های فنولی به‌عنوان شاخص‌هایی برای مراحل فیزیولوژیکی در طول رشد گیاه نیز در نظر گرفته می‌شوند (مچیکس^۱ و همکاران، ۱۹۹۰، باسانتا^۲ و همکاران، ۲۰۱۸). ساخته شدن ترکیب‌های فنولی در گیاهان از طریق جدا شدن عامل آمینی از فنیل آلانین و توسط آنزیم‌های مربوط انجام می‌شود (سیمون^۳ و همکاران، ۱۹۸۸ و چی تانگدی^۴ و همکاران، ۲۰۱۹). از سوی دیگر فعالیت آنتی‌اکسیدانی گیاهان متناسب با پلی‌فنول‌های موجود در آن‌هاست. گیاهانی که ترکیب‌های فنولی بالاتری دارند، فعالیت ضد رادیکال‌های آزاد بالاتری را نشان می‌دهند (جمشیدی و همکاران، ۲۰۱۰ و قاسمی پیربلوطی و همکاران، ۲۰۱۴).

تحقیقات نشان می‌دهد، منبع دریافت فنول‌ها و فلاوونوئیدها در نقاط مختلف جهان متفاوت بوده و به نوع رژیم غذایی مردم منطقه وابسته است. در واقع منطقه و محل زندگی بر تولید ترکیب‌های فنولی و فلاوونوئیدی در گیاهان تأثیر می‌گذارد، چنانچه در تحقیقی نیز با نمونه‌برداری از گیاه لرگ^۵ در شیب‌های مختلف جغرافیایی نشان داده شد که برگ‌های گیاه در عرض جغرافیایی بالاتر، از ترکیب‌های فنولی و فلاوونوئید و همچنین فعالیت آنتی‌اکسیدانی بیشتری نسبت به گیاهان رشد کرده در عرض جغرافیایی پایین‌تر برخوردارند (نادری و همکاران، ۲۰۱۳). همچنین براساس مطالعات قبلی اثبات شده که میزان فنول و خواص آنتی‌اکسیدانی گیاهان هر منطقه بستگی به پارامترهای زیادی از جمله آب و هوا، ارتفاع و

1. Mechix

2. Simon

3. Cheetangdee

4. *Pterocarya fraxinifolia* Lam

5. Burk

گونه‌های مختلف گیاه دارد (بارک^۱ و همکاران، ۲۰۱۰).

این مسئله نشان می‌دهد که عوامل محیطی تأثیر زیادی بر تولید ترکیب‌های شیمیایی گیاه دارند که یکی از این عوامل نور می‌باشد. طبق نتایج آزمایش ابراهیمی و همکاران (۱۳۹۶) نور بر روی کالوس‌ها بی‌تأثیر بود و میزان درصد ترکیب‌های فنولی تحت تأثیر تابش‌های مورد مطالعه در کالوس‌ها تغییری نداشت و بین تیمارهای نوری مختلف این آزمایش و تیمار شاهد اختلاف معنی‌داری دیده نشد. اما در گیاهچه‌ها تأثیر نور متفاوت و غیرقابل پیش‌بینی بود و با توجه به درصد میزان فنول موجود در تیمار تحت تاریکی، مشخص شد که تابش نور تأثیر مثبت بر درصد ترکیب‌های فنولی دارد. چنانچه در آزمایشی که بر روی گیاه زنجبیل^۲ انجام شده بود، این مسئله نیز قابل تأیید بود (قاسم‌زاده و همکاران، ۲۰۱۰).

از سویی در آزمایش دیگری که بر روی چهار گیاه *Acacia pennata*، *Cynometra leonensis*، *Diopyros thomasii* و *Trema guineensis*، موجود در جنگل‌های آفریقا انجام گردید، نشان داده شد که نور می‌تواند بر سطوح فنولی موجود در گیاهان تأثیر گذاشته و با افزایش شدت تابش نور میزان این ترکیبات افزایش یابد (مول^۳ و همکاران، ۱۹۸۸). همچنین نتایج مطالعه بر صنوبر^۴ و زغال اخته^۵ که در آمریکا انجام شد، تأثیر نور بر افزایش فنول را تأیید می‌کند. از سویی براساس نتایج حاصل و آنالیز داده‌ها بیشترین میزان درصد ترکیبات فنولی، چه در گیاهچه‌ها و چه در کالوس‌ها، در تیمار تحت تابش اشعه UV دیده شد. از این رو به نظر می‌رسد، تابش اشعه UV باعث تحریک گیاه و کالوس برای تولید ترکیب‌های فنولی شده باشد. براساس یافته‌های آزمایش‌های مختلف، اثبات شده که اولین مرحله در فعالیت دفاعی گیاه، تجمع ترکیب‌های فنولی است (مترن^۶، ۱۹۹۸ و لیو^۷ و همکاران، ۲۰۱۸).

از این رو ممکن است گیاه برای دفاع در برابر تابش اشعه UV شروع به سنتز ترکیب‌های

1. Burk

2. *Zingiber officinale*

3. Mole

4. *Populus L.*

5. *Cornus mas*

6. Matern

7. Liu

فنولی کرده باشد. در این آزمایش کمترین میزان درصد ترکیب‌های فنولی مربوط به تیمار تحت تاریکی بود که از تیمار شاهد و بقیه تیمارها کمتر بود. البته در مورد کالوس‌ها، به جز تیمار تحت تابش اشعه UV هیچیک از تیمارها اختلاف معنی‌داری نداشتند و طبق نتایج حاصل می‌توان گفت که تأثیر اشعه UV بر ترکیب‌های فنولی بارزتر از تابش نور می‌باشد (بختیاری و همکاران، ۱۳۹۶).

۴-۱۱ نقش محرک‌های نوری در تولید اسانس و ترکیبات شیمیایی موجود در اسانس

حیدری‌زاده و همکاران (۱۳۹۳) گزارش نمودند که تأثیر کیفیت منبع نور بر محتوای اسانس، درصد اسانس گیاه نعنای فلفلی به صورت معنی‌داری تابع کلون و محیط روشنایی گیاه بود. همانند وزن تر گیاه، بیشترین درصد اسانس (۳/۵۹ درصد) متعلق به کلون اصفهان بود. همچنین بیشترین درصد اسانس گیاه نعنای در نور قرمز (۴/۴۱ LED درصد) و کمترین آن در شرایط مزرعه (۰/۹۳ درصد) به‌دست آمد. درصد اسانس در ترکیب نور قرمز و آبی (۳/۷۸ درصد) اختلاف آماری معنی‌داری با نور آبی (۴ درصد) نداشت. بررسی میانگین‌های درصد اسانس از طریق تحلیل اثر متقابل کلون و محیط نور نیز نشان داد که در نور قرمز، ترکیب قرمز و آبی و شرایط مزرعه، بیشترین درصد اسانس متعلق به کلون اصفهان بود. در حالی که، در نور آبی، بیشترین اسانس متعلق به کلون قزوین بود. در نور سفید LED، کلون‌ها از نظر محتوای اسانس اختلاف آماری نداشتند. با توجه به اینکه کلون اصفهان، بیشترین عملکرد وزن تر بوته را نیز به خود اختصاص داد، می‌توان استنباط کرد که در شرایط کشت نعنای تحت نور مصنوعی، استفاده از ژنوتیپ‌های انتخابی و ترجیحاً تحت نور قرمز و آبی قابل توصیه است.

نتایج مطالعه حیدری‌زاده و همکاران (۱۳۹۳) نشان داد که نور قرمز می‌تواند منجر به افزایش اسانس نعنای تا بیش از ۴ برابر شود. افزایش میزان اسانس نعنای فلفلی تحت تأثیر نور قرمز می‌تواند احتمالاً نشان دهنده نقش تحریک‌کنندگی نور قرمز در بروز ژن‌های موثر در تولید اسانس باشد. اسانس‌های گیاهی از متابولیت‌های ثانویه محسوب می‌شوند و هر چند تاکنون تأثیر نورهای LED بر اسانس گیاهان به‌طور کامل بررسی نشده است، ولی

اخيراً مشخص شده است که هر دو نور قرمز و نور آبی می‌توانند با تأثیر بر تولید سایر متابولیت‌های ثانویه، تجمع آن‌ها را در بافت‌های مختلف گیاهان افزایش دهند (یوربوناویسیوت^۱ و همکاران، ۲۰۰۸).

کولکیوهون^۲ و همکاران (۲۰۱۳) ملاحظه کردند که برخی از ترکیبات معطر گل به ویژه فنیل استالدهید^۳ با تابش نور قرمز به‌طور قابل توجهی افزایش می‌یابد. بدین ترتیب این محققین پیشنهاد کردند که می‌توان از نورهای LED برای بهبود کیفیت و همچنین نگهداری گل‌ها و میوه‌ها استفاده کرد. با این حال گزارش‌هایی هم وجود دارد که نشان می‌دهد نور آبی نیز می‌تواند تولید برخی از متابولیت‌های گیاه را افزایش دهد. به عنوان مثال، پارک^۴ و همکاران (۲۰۱۳) در گیاه جینسنگ^۵ که گیاه دارویی و پرورشی کشور کره محسوب می‌شود، گزارش کردند که نور آبی منجر به افزایش ترکیبات اسید وانیلیک، اسید کوماریک و اسید فرولیک گردید. برخی از متابولیت‌ها که در اثر نورهای تک موج افزایش پیدا می‌کنند، ممکن است ارزش‌های اقتصادی خاصی هم داشته باشند.

نتایج فدیله و همکاران (۲۰۱۶) نشان داد که عملکرد اسانس گیاه مورد در محدوده وزنی ۰/۴۸ تا ۰/۹۳ در مکان‌های سایه‌انداز بود، اما در مکانی که در معرض تابش مستقیم نور قرار گرفتند، افزایش کمی در عملکرد اسانس مشاهده شد، که این مقدار بین ۰/۸۸ تا ۱/۰۶ درصد متغیر بود. تفاوت‌های مشاهده شده در عملکرد اسانس می‌تواند به شدت تابش نور نسبت داده شود (فویر^۶ و همکاران، ۱۹۹۴).

در ابتدا، نور بر روی مسیرهای بیوسنتزی عمل کرده و آن را فعال می‌کند، در واقع مسیر تولید اسانس را، که وابسته به زنجیره کربنی حاصل از فرایندهای فتوسنتز است فعال می‌کند، که به‌طور کلی میزان آن در محیط‌هایی با شدت نور بالاتر بیشتر است (اسچاه^۷ و همکاران،

1. Urbonaviciute

2. Colquhoun

3. Phenylacetaldehyde

4. Park

5. *Panax ginseng*

6. Foyer

7. Schuh

۱۹۹۷ و آس کریزی^۱ و همکاران، ۲۰۱۸). چندین بررسی نشان داده است که تولید (ROS) به علت اختلال هموستازی سلولی مانند تابش نور ناشی از تنش‌های محیطی را در گیاهان به وجود می‌آورد (شارما^۲ و همکاران، ۲۰۱۲). در واقع، تولید ROS به عنوان یک نتیجه از تنش اکسیداتیو ناشی از قرار گرفتن در معرض عوامل زیستی مانند نور و دما افزایش خواهد یافت (شوهایل^۳ و همکاران، ۲۰۰۶ و کریزس^۴ و همکاران، ۲۰۱۸).

بسیاری از اختلالات مانند پراکسیداسیون لیپیدها، اکسیداسیون پروتئین، آسیب به اسیدهای نوکلئیک، مهار کردن آنزیم، فعال‌سازی برنامه‌ریزی شده مرگ سلولی^۵ و در نهایت منجر به مرگ سلول می‌شود. تحت شدت شدید تنش نوری، گیاهان تولید ROS می‌کنند (شارما و همکاران ۲۰۱۲). برای پیدا کردن یک راه‌حل مناسب، گیاهان حاوی تعدادی از آنزیم و غیر آنزیمی هستند که مکانیسم‌هایی را ایجاد می‌کنند که در برابر افزایش تجمع ROS محافظت شوند (اینزه و ون مونتگوه^۶، ۱۹۹۵ و زاندالیناس و میتلر^۷، ۲۰۱۸). با این حال، فعال شدن آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و غیر آنزیمی احتمالاً برای رفع ROS کافی نیست، بنابراین، ممکن است که دیگر مکانیسم‌ها برای سم‌زدایی اتخاذ گردد، که یکی از این مکانیسم‌ها افزایش تولید متابولیت‌های ثانویه در گیاه است (گنیازدوسکا^۸ و همکاران ۲۰۱۵).

بسیاری از مطالعات در خصوص رابطه بین عوامل محیطی مانند قرار گرفتن در معرض نور شدید و تولید متابولیت‌های ثانویه صورت گرفته است (استوکر-ورگوتتر^۹، ۲۰۰۱ و آس کریزیو همکاران، ۲۰۱۸). هنگامی که گیاه در معرض مستقیم نور شدید قرار می‌گیرد، منجر به افزایش تولید ترکیبات فرار در برخی از گونه‌هایی مانند شوید، ترخون^{۱۰} و ریحان می‌گردد (فیگوردو^{۱۱} و همکاران، ۲۰۰۸). کاهش اسانس موجود در زیر سطح تابش کم نور در نعناع

1. Ascrizzi

2. Sharma

3. Shohael

4. Krizek

5. Programmed cell death (PCD)

6. Inze & Van Montagu

7. Zandalinas & Mittler

8. Gniazdowska

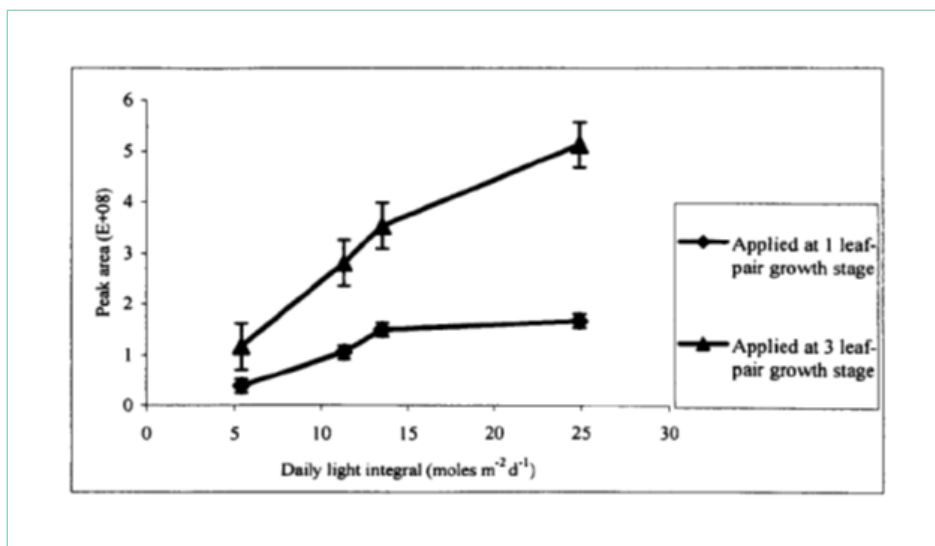
9. Stocker- Worgotter

10. *Artemisia dracunculu*

11. Figueiredo

ژاپنی^۱ (دوتا^۲، ۱۹۷۱)، ریحان (چانگ^۳ و همکاران، ۲۰۰۸) مشاهده گردید.

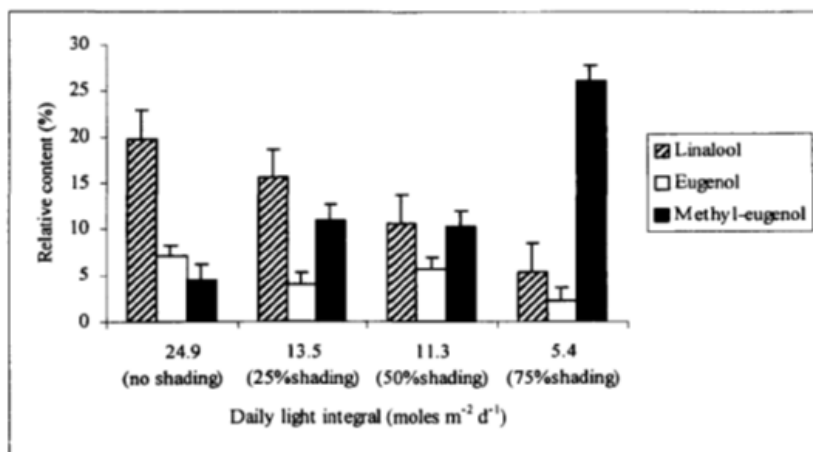
در تحقیق زینامین و همکاران (۲۰۰۵) نشان داده شد که سایه‌اندازی گیاه ریحان باعث کاهش محتوای اسانس و تغییر ترکیبات شیمیایی موجود در اسانس برگ گردید. مقدار کل ترکیبات فرار موجود در اسانس ۵ گرم برگ تازه به شدت تحت تأثیر تیمار سایه‌اندازی قرار گرفت و تفاوت معنی‌داری بین تیمارهای به کار برده شده در اولین و سومین مرحله جفت برگ مشاهده شد. در تیمارهای به کار برده شده در سومین مرحله رشد جفت برگ، مقدار ترکیبات فرار در تیمار ۵/۴ (مول بر متر مربع بر روز) تحت (۷۵٪ سایه‌اندازی) در مقایسه با ۲۴/۹ (مول بر متر مربع بر ثانیه) شدت جریان فوتون فتوسنتزی (بدون سایه‌اندازی) به میزان ۵ برابر کاهش یافت (شکل ۴-۱۵).



شکل ۴-۱۵ مقدار کل ترکیبات فرار در نمونه‌های ۵ گرم برگ تازه پس از دو هفته از اعمال تیمار سایه‌اندازی در اولین و سومین مراحل رشد جفت برگ اقتباس از زینامین و همکاران (۲۰۰۵)

1. *Mentha cordifolia* Opiz
2. Dutta
3. Chang

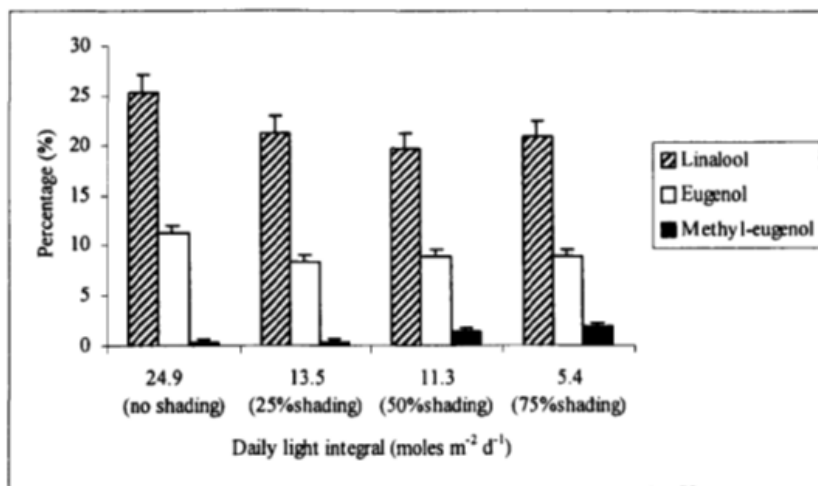
تیمارهای مورد استفاده در اولین مرحله رشد جفت برگ، تفاوت معنی‌داری بین ۱۳/۵ (۲۵٪ سایه‌اندازی) و ۲۴/۹ (مول بر متر مربع بر روز) (بدون سایه‌اندازی) شدت جریان فوتون فتوسنتزی وجود نداشت (شکل ۱۶-۴)، این موضوع موید این مطلب است که سایه‌اندازی کم بر محتوای اسانس در برگ‌های ریحان در طول دوره جوان‌ترین مرحله رشد گیاه با استفاده از این میزان نور روزانه اثری ندارد، به عبارت دیگر محتوای اسانس گیاهان مسن‌تر نسبت به گیاهان جوان‌تر در مقابل با شدت تابش بیشتر حساس بودند (شکل ۱۷-۴).



شکل ۴-۱۶ محتوای نسبی ترکیبات فرار انتخاب شده پس از دو هفته از اعمال تیمار سایه‌اندازی در اولین مرحله رشد جفت برگ، اقتباس از زینامین و همکاران (۲۰۰۵)

هنگامی که گیاهان در اولین مرحله رشد جفت برگ تیمار شدند، سایه‌اندازی باعث کاهش محتوای نسبی لینالول، و اوژنول گردید، اما متیل اوژنول به‌طور قابل توجهی افزایش یافت. بیشترین میزان لینالول از تیمار بدون سایه‌اندازی در سومین مرحله جفت برگ حاصل گردید، در حالی که مقدار متیل اوژنول در کلیه تیمارها کاهش یافت. موثرترین تیمار برای افزایش دادن متیل اوژنول به میزان شش برابر در تیمار سایه‌اندازی ۷۵٪ در مقایسه با تیمار بدون سایه مشاهده گردید (شکل ۱۷-۴).

این نتایج نشان می‌دهد که سایه‌اندازی در ریحان به شدت بر ترکیبات فرار موجود در اسانس اثر می‌گذارد و گیاهان جوان دارای محتوای نسبی بیشتری از متیل اوژنول بودند. علاوه بر این، گیاهان جوان‌تر در دو مرحله رشد، نسبت به شرایط مختلف سایه بیشتر حساس بودند.

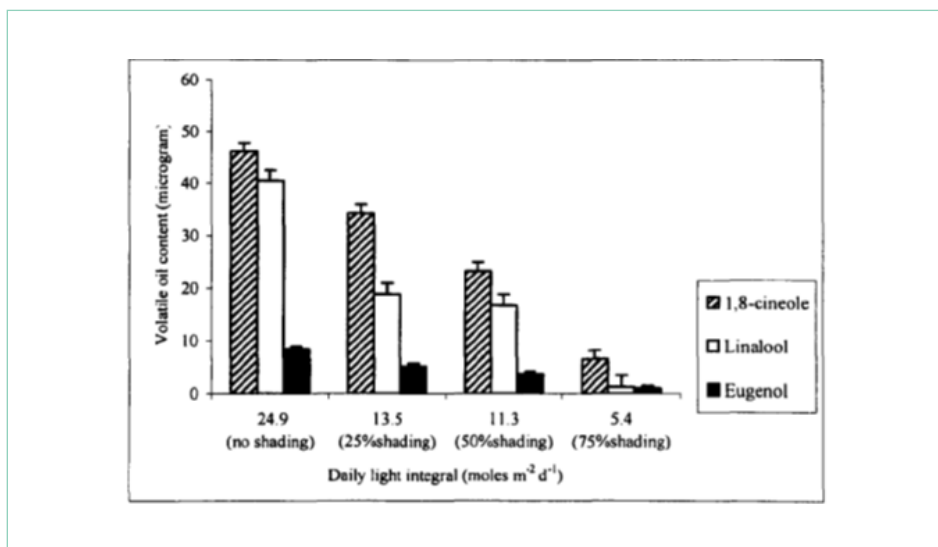


شکل ۱۷-۴ محتوای اسانس ترکیبات فرار انتخاب شده پس از دو هفته از اعمال تیمار سایه‌اندازی در سومین مرحله رشد جفت برگ، اقتباس از زینامین و همکاران (۲۰۰۵)

۴-۱۲ عملکرد ترکیبات شیمیایی انتخاب شده تحت تأثیر شدت تابش‌های نوری مختلف

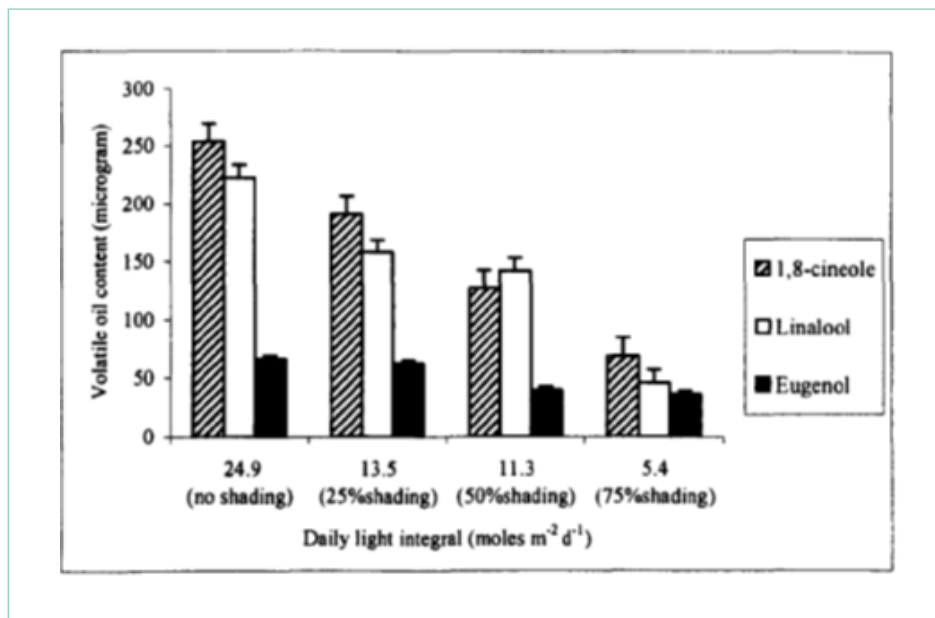
اگرچه تفاوت معنی‌داری در محتوای نسبی ۱،۸-سینئول در برگ‌های ریحان زمانی که تیمارهای بدون سایه‌اندازی و ۲۵٪ سایه‌اندازی در اولین مرحله رشد جفت برگ اعمال شدند، مشاهده نشد، اما مقدار ۱،۸-سینئول در ۵ گرم برگ تازه به شدت توسط سایه‌اندازی کاهش یافت. لینالول، زمانی که تیمار در اولین مرحله رشد جفت برگ به کار برده شد، به علت تفاوت در محتوای نسبی ترکیبات و کل محتوای این ترکیبات، تفاوت بین تیمارهای سایه‌اندازی معنی‌دار بود و از ۱/۲۴ میکروگرم به ۰/۵۳ میکروگرم به ترتیب در تیمار ۷۵٪ سایه‌اندازی و بدون سایه‌اندازی متغیر بود، با این حال، تفاوت‌های معنی‌داری بین تیمار سایه‌اندازی ۲۵ تا ۵۰ درصد، مشاهده نشد. عملکرد اوژنول در ۵ گرم برگ تازه از ۰/۹۳ تا ۸/۳۴ میکروگرم به

ترتیب در تیمار ۷۵٪ سایه‌اندازی و بدون سایه افزایش یافت. به طور کلی، تفاوت معنی‌داری بین تیمار سایه‌اندازی در اولین مرحله رشد جفت برگ در خصوص محتوای اسانس ترکیبات فرار مشاهده شد (شکل ۴-۱۸).



شکل ۴-۱۸ محتوای ترکیبات فرار انتخاب شده پس از دو هفته از اعمال تیمار سایه‌اندازی در اولین مرحله رشد جفت برگ، اقتباس از زینامین و همکاران (۲۰۰۵)

زمانی که تیمار سایه‌اندازی در سومین مرحله رشد جفت برگ اعمال شد، روند شباهت کمتر از زمانی بود که تیمارها در اولین مرحله رشد جفت برگ اعمال شدند، با این حال عملکرد سه ترکیب موجود در اسانس از میزان بالاتری نسبت به شرایط بدون سایه‌اندازی برخوردار بود (شکل ۴-۱۹).



شکل ۱۹-۴ محتوای ترکیبات فرار انتخاب شده پس از دو هفته از اعمال تیمار سایه‌اندازی در سومین مرحله رشد جفت برگ، اقتباس از زینامین و همکاران (۲۰۰۵)

در مطالعه زینامین و همکاران (۲۰۰۵)، مقدار کل ترکیبات فرار گیاهان به‌ویژه در تیمار سایه‌اندازی سنگین (۷۵٪) کاهش می‌یابد، اما گیاهان جوان نسبت به سایه حساسیت کمتری داشتند، چراکه تغییر قابل توجهی در مقدار ترکیبات فرار بین ۱۳/۵ و ۲۴/۹ (مول بر متر مربع بر روز) شدت جریان فوتون فتوسنتزی در تیمارهای مورد استفاده در اولین مرحله رشد جفت برگ مشاهده نشد، اما تفاوت معنی‌داری بین تیمارها در سومین مرحله رشد جفت برگ ملاحظه گردید. ترکیبات فرار موجود در اسانس شدیداً تحت تأثیر شدت نور قرار گرفتند. مقادیر نسبی بالاتری از لینالول، اوژنول و ۸۱ سینئول در شدت جریان فوتون فتوسنتزی با شدت نور بالاتر مشاهده شد.

در مطالعه زینامین و همکاران (۲۰۰۵) همچنین اختلاف معنی‌داری در محتوای نسبی ترکیبات آلفا‌پینن، بتاپینن، دلتا-سه-کارن تحت تیمارهای مختلف سایه‌اندازی مشاهده نشد. تفاوت‌های قابل توجهی برای لینالول یافت شد، که نشان می‌دهد شدت نور بالاتر ممکن است سنتز

لینالول را تحریک کند و به این ترتیب محتوای نسبی لینالول افزایش یابد. بالاترین میزان ماده خشک و مقدار ترکیبات فرار موجود در اسانس از بیشترین میزان شدت جریان فوتون فتوسنتزی به دست آمد و این نشان می‌دهد سنتز ترکیبات فرار و به عبارتی متابولیت‌های ثانویه ارتباط بسیار نزدیکی با متابولیسم اولیه دارد، بدین ترتیب تحت شرایط تابش نوری مناسب، فتوسنتز بیشتری تولید شده و در نتیجه متابولیت‌های ثانویه بیشتری در گیاه انباشته می‌شود.

۴-۱۳ تأثیر شدت تابش نور بر آناتومی برگ و ارتباط آن با تولید اسانس و ترکیبات شیمیایی موجود در اسانس گیاهان دارویی

نور می‌تواند بر عملکرد اسانس به طور مستقیم از طریق سنتز متابولیت‌های ثانویه یا به طور غیرمستقیم در رشد گیاه *Varronia curassavica* Jacq. که یک گونه بومی برزیل با فعالیت ضد التهابی مربوط به اسانس این گیاه است، نقش کلیدی ایفا نماید (امیلی و همکاران، ۲۰۱۴). سنتز، ذخیره‌سازی و انتشار اسانس در گیاهان دارویی در ساختارهای مخصوص ترشحی مانند سلول‌های اسانس‌دار، کرک‌های غده ای، کانال‌ها، حفره‌های شیروژن و لیزیژن، با توجه به خانواده‌های گیاه‌شناسی آن اتفاق می‌افتد (سیموئز و اسپیتزر^۱، ۲۰۰۰).

اصولاً فضاهای بین سلولی به روش شیروژنی و یا لیزیژنی به وجود می‌آیند، در نمو شیروژنی فضای بین سلولی به این صورت است که وقتی بین دو سلول جدید، دیواره اولیه تشکیل می‌شود، تیغه میانی بین دو دیواره سلولی جدید با دیواره اولیه سلول دیگر تماس می‌یابد و با تیغه میانی آن برخوردی پیدا نمی‌کند، به همین دلیل، فضای کوچکی ایجاد می‌شود، مقابل این قسمت از دیواره سلول مادر، فضایی باز می‌شود که فضای بین سلولی را تشکیل می‌دهد، این فضا رشد کرده و در سلول مجاور هم فضای مشابهی ایجاد می‌شود، سپس با تقسیم سلول‌های اطراف در سطح عمود بر محیط فضای بین سلولی، این فضا رشد می‌کند، برای مثال در مخروطیان مثل کاج مجاری تولید رزین به روش شیروژنی ایجاد

می‌شود. ولی فضای بین سلولی لیزوژنی با تجزیه کل سلول انجام می‌شود مثل فضا‌های بزرگ بین سلولی در گیاهان آبزی (دینا و کریکر^۱، ۲۰۱۷).

از طرف دیگر ساختار تشریحی برگ نعنای مشابه با سایر گونه‌های نعنای شامل لایه اپیدرم بالایی با تعداد کمی روزنه‌های هوایی و کرک‌های غده‌ای است. مزوفیل شامل یک لایه پارانشیم نردبانی و اسفنجی می‌باشد. سلول‌های اپیدرمی زیرین کوچک همراه با تعداد زیادی روزنه‌های هوایی از نوع دیاسیتیک است. کرک‌های اپیدرمی شامل کرک‌های غیر غده‌ای پاییلوز چند سلولی و کرک‌های غده‌ای ترشح کننده اسانس است. این غده‌ها دارای تعداد متغیری از سلول‌های ترشحی بوده و تراکم و طرز قرارگیری آن‌ها در اپیدرم برگ متفاوت است (عباس عظیمی و همکاران، ۱۳۹۴).

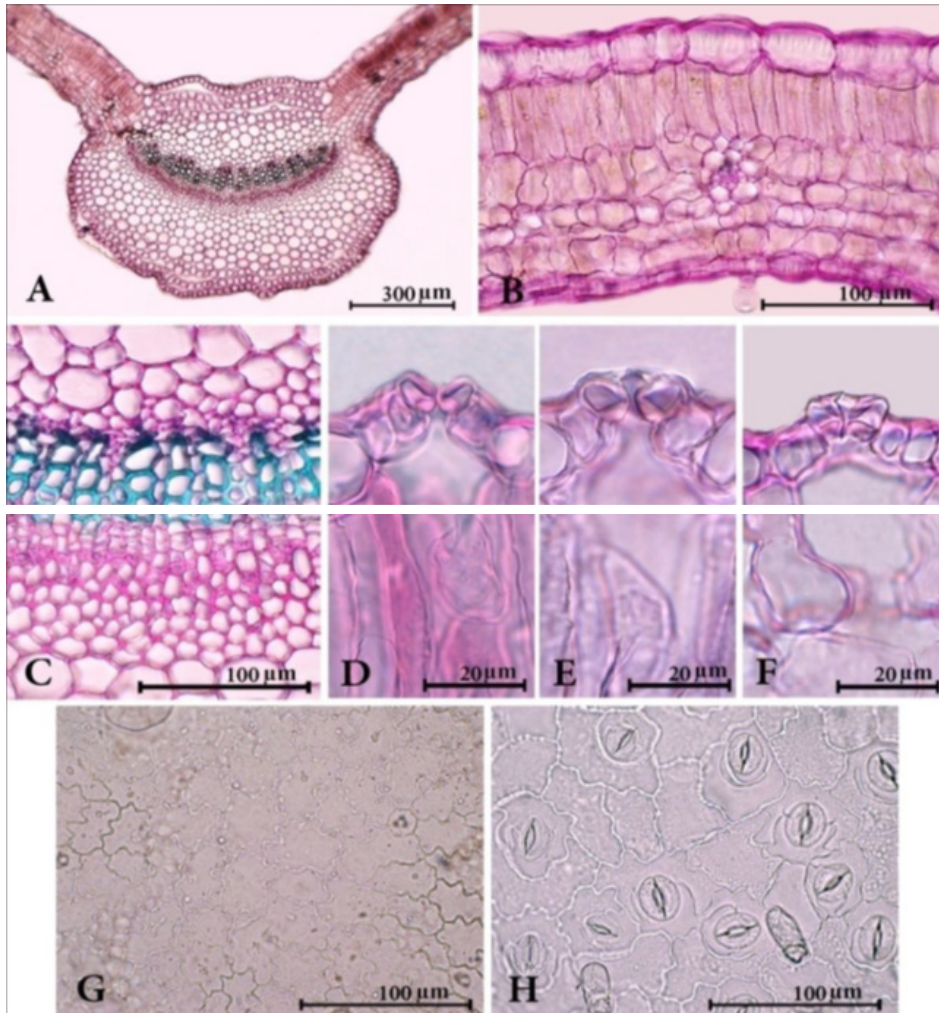
کرک‌های اپیدرمی شامل کرک‌های غیر غده‌ای چند سلولی و کرک‌های غده‌ای ترشح کننده است. کرک‌های ترشحی گیاه نعنای شامل دو تیپ زیر است: الف) سپری^۲ شامل هشت سلول ترشحی یک سلول پایه و یک سلول قاعده‌ای که به دلیل اندازه و تعدادشان به صورت یک توده حاوی روغن به نظر می‌رسد. ب) سرسان^۳ شامل یک سلول ترشحی یک سلول پایه و یک سلول قاعده‌ای. در ناحیه رگبرگ میانی در زیر هر دو اپیدرم چند لایه کلانشیم گوشه‌ای مشاهده گردید. روزنه‌های هوایی در برش عرضی برگ در اپیدرم بالایی از دو تیپ هم سطح و کمی برجسته و نیز در سطح زیرین فقط از نوع برجسته می‌باشد (شکل ۲۰-۴) کرک‌های اپیدرمی شامل کرک‌های ساده یک یا چند سلولی به تعداد کم در سطح زیرین پهنک و با تراکم بیشتر در ناحیه رگبرگ اصلی و کرک‌های غده‌ای ترشح کننده است. کرک‌های غده‌ای شامل دو تیپ سپری و سرسان می‌باشد (شکل ۲۱-۴)، (عباس عظیمی و همکاران، ۱۳۹۴).

بدین ترتیب که در آزمایشات مختلف نشان داده شده است که کرک‌های غده‌ای تحت تأثیر تابش نور قرار می‌گیرند.

1. Dina&Craker

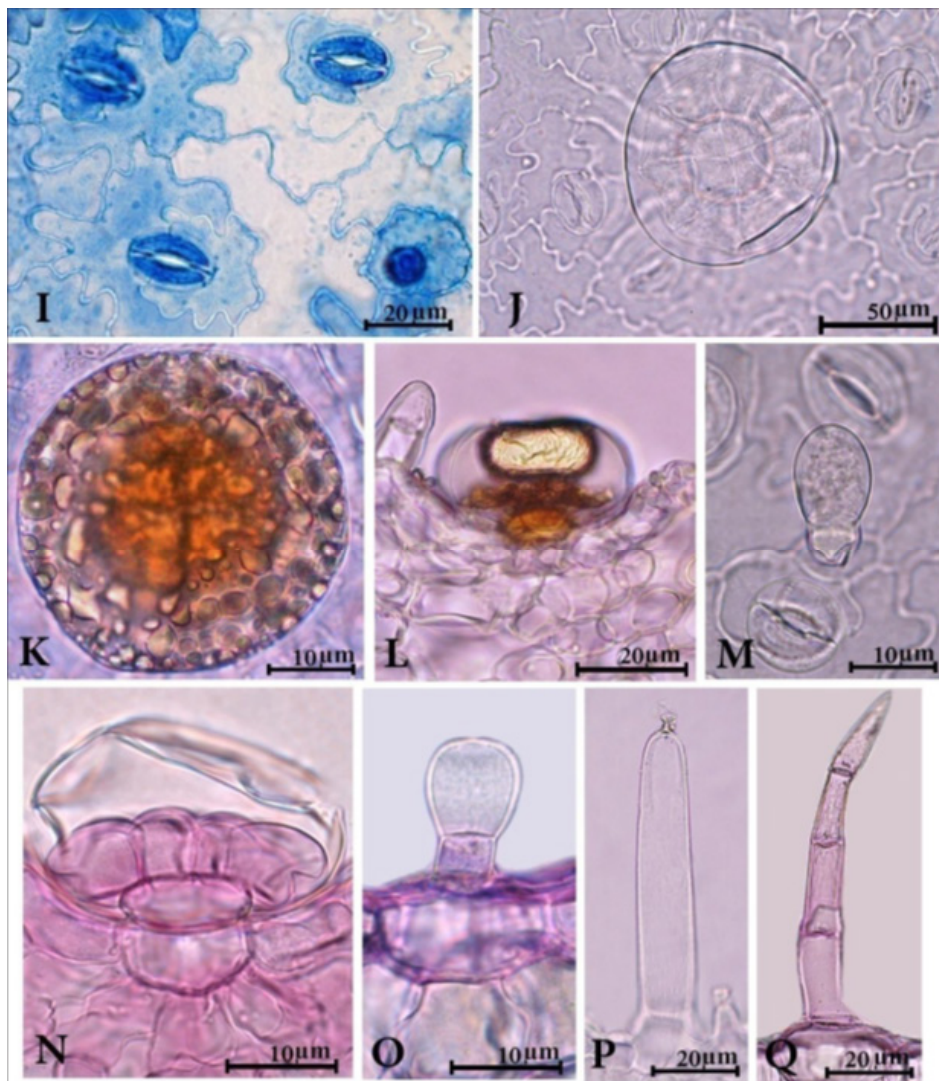
2. Peltate

3. Capitate



شکل ۲۰-۴ برش عرضی و اپیدرم برگ گونه نعنای فلفلی در مرحله رویشی

برگ: (A) نمای کلی، (B) تیپ مزوفیل پهنک، (C) دسته آوند رگبرگ میانی، (D و E) دو نوع تیپ روزنه در سطح تحتانی (همسطح و کمی برجسته) (F) روزنه سطح فوقانی (برجسته) (برجسته) (اپیدرم: G) سطح بالایی (فاقد روزنه یا تعداد کمی)، (H) تراکم روزنه در سطح پایینی اقتباس از عباس عظیمی و همکاران (۱۳۹۴)



شکل ۲۱-۴ اپیدرم برگ و کرک‌های گونه نعنای فلفلی

(N, L, K, J) کرک غده ای سپر مانند، (O, M) کرک سرسان، (I) تیپ روزنه دیاستیک، (J) کرک دارای سلول ترش‌چی
 ۸ تایی با قاعده و پایه یک سلولی کوتاه، (K) ترکیبات اسانس زیر کوتیکول، (L) همان کرک در برش عرضی، (O)
 کرک پایه بلند یک سلولی، (P) کرک ساده
 اقتباس از عباس عظیمی و همکاران (۱۳۹۴)

اصولاً در گیاه *V. curassavica* اسانس در کرک‌های غده‌ای کروی موجود در سطح برگ ذخیره می‌شود (ونترولا و مارینهو^۱، ۲۰۰۸ و باسر^۲ و همکاران، ۲۰۱۷)، که توسعه و تراکم آن می‌تواند تحت تأثیر نور قرار گیرد (گومز^۳ و همکاران، ۲۰۰۹ و کاستا^۴ و همکاران، ۲۰۱۰).

علاوه بر ویژگی‌های ژنتیکی، بسیاری از عوامل محیطی می‌تواند منجر به تغییرات در محتوای متابولیت ثانویه شود. مونوترپن‌ها و سسکویی‌ترین‌های موجود در اسانس، اغلب نسبت به عوامل غیر زیستی تغییر می‌کنند. شدت نور می‌تواند تولید اسانس را از طریق فعال کردن آنزیم‌های حساس به نور و درگیر در مسیر اسید موالونیک، پیش‌ساز ترین‌ها تغییر دهد (گوبو-نتو و لوپز^۵، ۲۰۰۷ و مرشدلو و همکاران، ۲۰۱۷). بنابراین، تابش می‌تواند به‌طور مستقیم روی تولید اسانس، و یا به‌طور غیرمستقیم، از طریق افزایش زیست توده گیاهی تأثیر بگذارد (پگورارو^۶ و همکاران، ۲۰۱۰). تابش نور برای رشد گیاه ضروری است و قادر است متابولیسم اولیه را تحت تأثیر قرار دهد و همچنین بر روی انرژی، در فرایند فتوسنتز و تولید سیگنال در جهت تنظیم و توسعه گیاه اثرگذار باشد (لیما^۷ و همکاران، ۲۰۱۰).

در آزمایش امیلی و همکاران (۲۰۱۴) مقدار اسانس و عملکرد اسانس *V. curassavica* رفتار حساسی را نسبت به شدت تابش نور نشان داد که این رابطه به صورت مدل خطی برآزش داده شد و در واقع مبین این مطلب است که با بیشتر شدن مقدار تابش میزان این دو صفت افزایش پیدا کرد (شکل ۲۲-۴).

1. Ventrella & Marinho

2. Baser

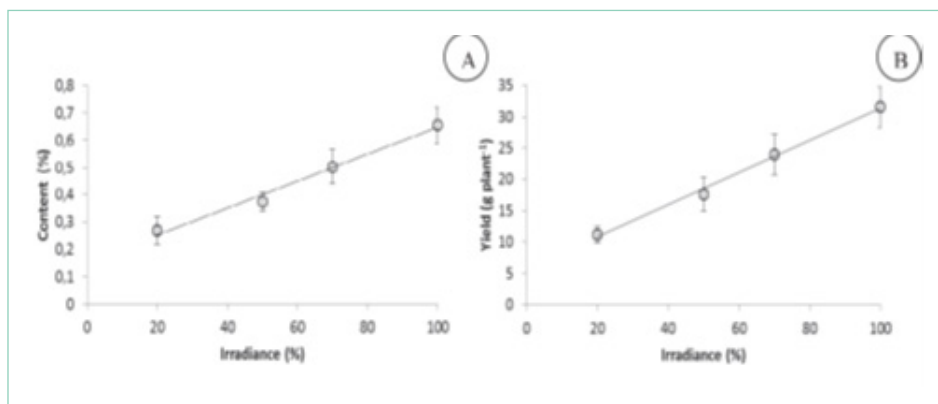
3. Gomes

4. Costa

5. Gobbo- Neto & Lopes

6. Pegoraro

7. Lima



شکل ۲۲-۴ A= مقدار اسانس، $\hat{y} = -0.005162x + 0.16091$ ($R^2 = 0.93$)

B= عملکرد اسانس $\hat{y} = -0.260044x + 5.2423$ ($R^2 = 0.98$)

Varronia curassavica تحت شرایط تابش نوری مختلف، اقتباس از (امیلی و همکاران، ۲۰۱۴)

تابش نور بر روی فعال سازی مسیرهای بیوسنتز اسانس، که وابسته به تولید اسکلت کربنی به دست آمده توسط فرایندهای فتوسنتزی هستند، عمل می کند (اسچاه و همکاران، ۱۹۹۷). به طور مشابه در *V. curassavica* و ریحان (چانگ و همکاران، ۲۰۰۸) به لیمو^۱، (گومز و همکاران، ۲۰۰۹)، که در شدت تابش های نوری مختلف رشد کردند، نیز حاوی مقادیر اسانس بالاتر بودند.

ضمن اینکه عملکرد اسانس تابعی از مقدار اسانس و میزان ماده خشک است (کاستا و همکاران، ۲۰۱۰)، هیچ تغییری در تولید زیست توده ماده خشک برگ *V. curassavica* مشاهده نشد، بالاترین عملکرد اسانس در شدت تابش نور شدید مشاهده شد، که می تواند به مقدار اسانس بالاتر موجود در این شرایط نسبت داده شود. شدت تابش نور بر روی ترکیبات اسانس *V. curassavica* تأثیر گذاشت که در تیمارهای ۲۰، ۵۰، ۷۰ و ۱۰۰ درصد تابش به

ترتیب ۲۶، ۳۲ و ۳۴ ترکیب شناسایی شد. در شدت تابش نور کمتر تنها ۷۶/۳۵٪ از اجزای اسانس شناسایی شدند. (امیلی و همکاران، ۲۰۱۴).

برخی از تغییرات در ترکیبات موجود در اسانس، تحت تیمارهای نوری مختلف آشکار است. مقدار زیادی از سسکویی‌ترین‌های مشتق شده از ۵۳/۰۲ به ۷۴/۰۶٪ در شدت تابش بالاتر مشاهده گردید. مشتقات کاریوفیلین به عنوان ترکیباتی با فعالیت ضدالتهابی تشخیص داده شدند (سرتی^۱ و همکاران، ۲۰۰۵، پاسوس^۲ و همکاران، ۲۰۰۷). مونوترپن‌ها، آلفاپینن و بتاپینن در مقادیر بیشتری در شدت نور بالاتر مشاهده گردید. همچنین یک افزایش در مونوترپن‌های اکسیژن‌دار شده با افزایش شدت نور به وجود آمد، دیگر سسکویی‌ترین‌های موجود در اسانس شامل آروماندرن^۳، جرماکرن^۴ و زد-آلفا ساندالول^۵ و آکارنون^۶ بودند. سنتز این متابولیت‌ها در برخی از گیاهان ممکن است تحت تأثیر شدت تابش نور قرار گیرد، به عنوان مثال بیوسنتز ایزوپرن، ترکیب پایه‌ای است که وابسته به شدت تابش است (اسچاه و همکاران، ۱۹۹۷ و باسر و همکاران، ۲۰۱۷).

به‌طور کلی، ترکیبات موجود در اسانس بسیار حساس به تغییر شرایط محیطی هستند و می‌تواند واکنش‌های متعددی را تحت تأثیر عوامل مختلف از خود بروز دهند (سیموئز و اسپیتزر، ۲۰۰۰؛ مرشدلو و همکاران، ۲۰۱۷؛ امامی بیستگانی و همکاران، ۲۰۱۷ و قاسمی پیربلوطی و همکاران، ۲۰۱۴). اکسید کاریوفیلین^۷ و ترانس کاریوفیلین^۸ ترکیبات اصلی گیاه *Curassavica* هستند که به عنوان یک کموتایپ متفاوت از آنچه که توسط کاروالهو^۹ و همکاران (۲۰۰۴)، توصیف شده است پیشنهاد می‌گردد.

ترکیبات اصلی موجود در گیاه *V. Curassavica* آلفاپینن (۲۹/۶۹٪) و ترانس کاریوفیلین

1. Sertie
2. Passos
3. Aromadendrene
4. Germacrene
5. (Z)-a-santalol
6. Acarenone
7. Caryophyllene oxide
8. Trans-caryophyllene
9. Carvalho

(۲۵/۲۷٪) می‌باشند. در حالی که بیشترین مقدار اکسید کاربوفیلین در شدت تابش نور کمتر مشاهده شد (۲۰ و ۵۰٪)، در مقابل افزایش در ترانس کریوفیلین، که احتمالاً مربوط به اکسیداسیون ترانس کریوفیلین است، که تحت تابش نوری شدید مشاهده گردید. تغییر در محتوای آلفاپینن با تولید بالاتر در شرایط تابش متوسط (۵۰ و ۷۰٪ نور) و کم در تیمارهای دیگر، نشان می‌دهد که این ترکیب نیز تحت تأثیر تابش نور قرار می‌گیرد. (امیلی و همکاران، ۲۰۱۴). ترکیبی با خاصیت دارویی آلفاهومولن^۱ بدون تغییر، باقی ماند. به نظر می‌رسد نسبت بین غلظت ترکیب با مقدار تولید اسانس در گیاهان رشد یافته در شدت کامل تابش نوری، افزایش یافته است (امیلی و همکاران، ۲۰۱۴).

در آزمایش امیلی و همکاران، (۲۰۱۴) چهار نوع مختلف کرک در سطح برگ گیاه *V. Curas-savica* مشاهده گردید، در حالی که کرک‌های غده ای کروی^۲ و هلالی شکل^۳ در هر دو سطح برگ وجود داشت، کرک‌های غیر غده‌ای با توجه به موقعیت خود در سطح برگ متفاوت است. کرک‌های غیر غده ای کوتاه^۴ در حال حاضر تنها در سطح فوقانی و کرک‌های غیر غده ای بلند^۵ تنها بر روی سطح برگ *V. curassavica* مشاهده شد، کرک‌های غیر غده ای اصولاً هیچ ترشح یا اسانسی ندارند و فقط گیاه را محافظت می‌کنند (شکل ۲۵-۴). تراکم انواع مختلف کرک‌ها با افزایش شدت تابش، به‌ویژه کرک‌های غده ای کروی پاسخ شدیدتری را نشان دادند (شکل B-۲۴-۴ و A-۲۴-۴).

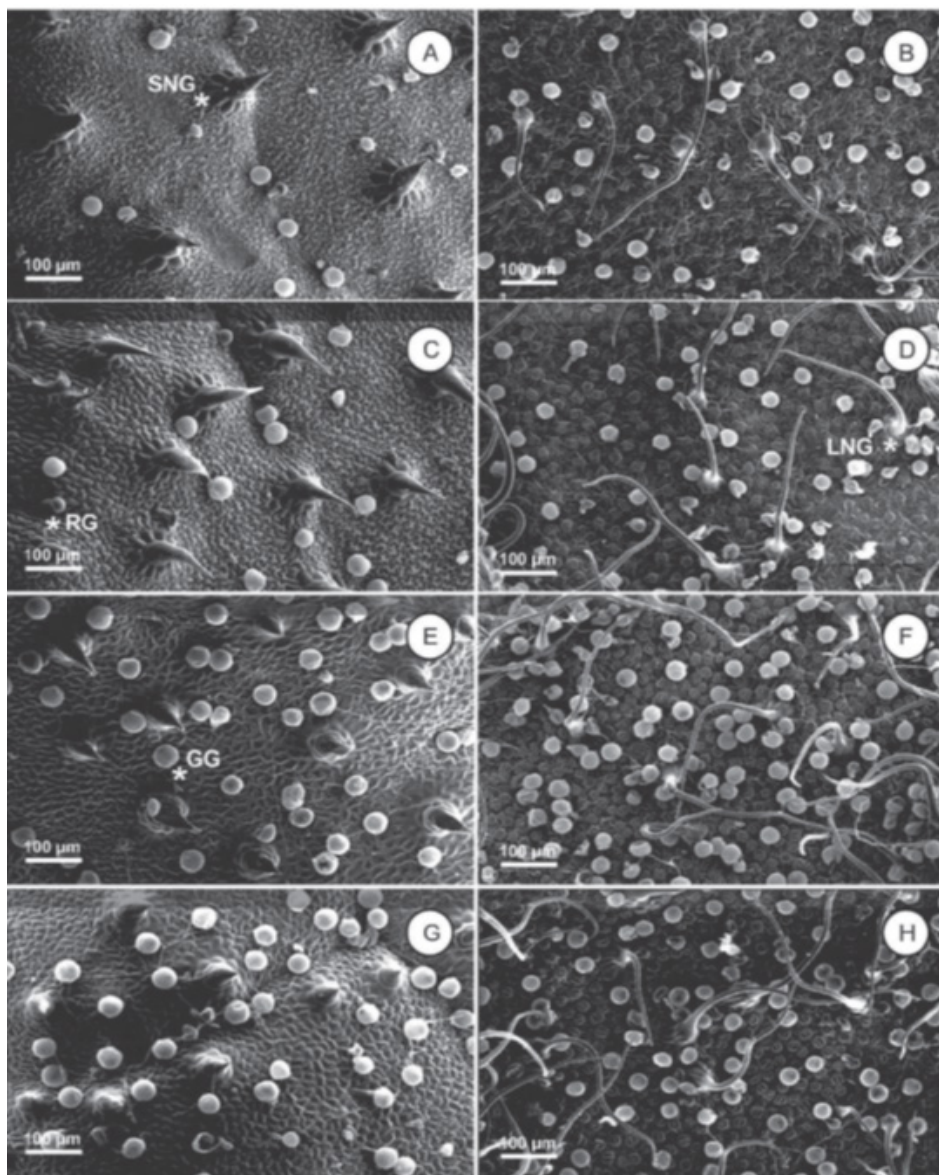
1. α -humulene

2. Globular glandular trichome (GG)

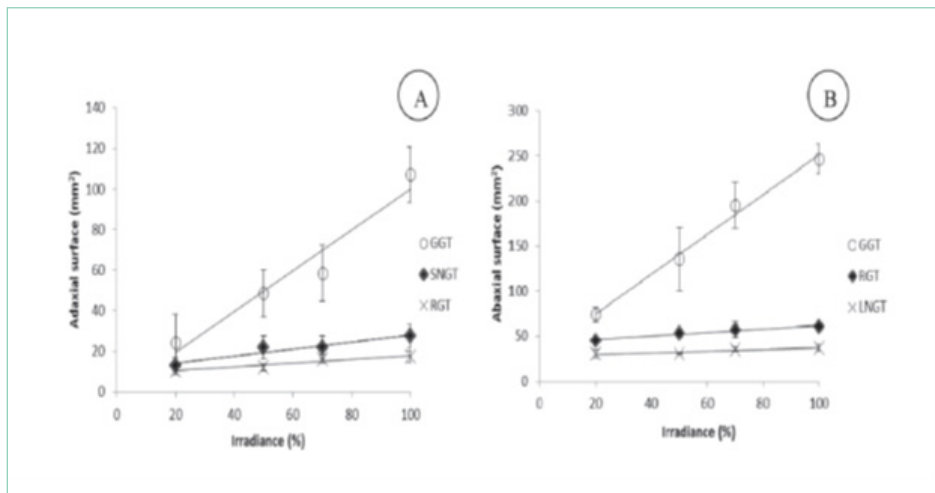
3. Reniform glandular trichome (RG)

4. Short nonglandular trichome (SNG)

5. Long non-glandular trichome (LNG)



۴-۲۳ تصویر گرفته شده از میکروسکوپ الکترونی سطح فوقانی (A, C, E, G) و تحتانی (B, D, F, H) سطح برگ گیاهان *Varronia curassavica* تحت شدت تابش‌های مختلف نوری. A و B: ۲۰٪؛ C و D: ۵۰٪؛ E و F: ۷۰٪ و SNG: کرک‌های کوتاه غیر غددی، LNG: کرک‌های غیر غده ای بلند، GG: کرک‌های غده ای کروی، RG: کرک‌های غده ای هلالی شکل مقیاس = ۱۰۰ میکرومتر (اقتباس از امیلی و همکاران، (۲۰۱۴)



شکل ۴-۲۴ تراکم کرک‌ها در سطح فوقانی برگ (A) گیاهان *Varronia curassavica* که تحت شدت تابش مختلف نور رشد می‌کنند کرک‌های غده‌ای کروی ($\hat{y} = 1.0034^{**}x - 0.5423^{**}$ ($R^2 = 0.94$), کرک‌های غیر غده‌ای کوتاه ($\hat{y} = 0.17060^{**}x + 11.059^{**}$ ($R^2 = 0.86$), کرک‌های غده‌ای هلالی شکل ($\hat{y} = 0.09280^{**}x + 8.4758^{**}$ ($R^2 = 0.92$),

تراکم کرک‌ها در سطح تحتانی برگ (B) گیاهان *Varronia curassavica* که تحت تابش مختلف نور رشد می‌کنند کرک‌های غده‌ای کروی ($\hat{y} = 2.2001^{**}x + 30.9981^{**}$ ($R^2 = 0.99$), کرک‌های غده‌ای هلالی شکل ($\hat{y} = 0.1929^{**}x + 42.802^{**}$ ($R^2 = 0.96$),

کرک‌های غیر غده‌ای بلند ($\hat{y} = 0.09399^{**}x + 28.082^{**}$ ($R^2 = 0.83$))

اقتباس از امیلی و همکاران، (۲۰۱۴)

انواع مختلفی از کرک‌های مشاهده شده در *V. curassavica* تحت شدت تابش‌های مختلف نور توصیف شده است (شکل ۴-۲۳). تراکم کرک‌های غیر غده‌ای افزایش یافته با پرتوهای پیرانرژی ممکن است با بازدارندگی نوری و بارگذاری گرما کاهش یابد (اسکلتون^۱ و همکاران، ۲۰۱۲، و نترلا و مارینهو ۲۰۰۸).

موارد مشابهی با کرک‌های هلالی شکل و ترشحات فلاونوئیدها اتفاق می‌افتد (ونترلا و مارینهو، ۲۰۰۸ و باسر و همکاران، ۲۰۱۸). این کرک‌ها همچنین به منظور حفاظت مؤثر

در مقابل تابش نقش کلیدی ایفا می‌نمایند (کارابورنیوتیس^۱ و همکاران، ۱۹۹۸، تاتینی^۲ و همکاران، ۲۰۰۵ و یو^۳ و همکاران، ۲۰۱۸). کرک‌های غده ای کروی، مسئول سنتز و ذخیره‌سازی اسانس در *V. curassavica* (ونترلا و مارینهو، ۲۰۰۸) بیشترین ویژگی را در پاسخ به افزایش تابش نشان دادند. افزایش تراکم کرک‌های غده ای کروی در برگ گیاه *V. curassavica* نشان‌دهنده سازگاری این گیاه به شدت تابش زیاد است که مقدار اسانس را افزایش می‌دهد. اگرچه تعداد کرک‌ها در مراحل اولیه تمایز برگ ثابت است (اسکسنا^۴ و پاییس^۴، ۱۹۸۷، ورکر^۵ و همکاران، ۱۹۹۳ و مارتز نارائن^۶ و همکاران، ۲۰۱۸)، اما با گذشت زمان، واضح است که تراکم کرک‌ها در برگ‌های تحت شدت تابش نوری شدیدتر، بیشتر است.

همان‌طور که در قسمت‌های قبل توضیح داده شد، عملکرد اسانس تابعی از مقدار اسانس و وزن ماده خشک تولید شده توسط گیاه می‌باشد، از آنجایی که برگ مهم‌ترین و اصلی‌ترین اندام درگیر در بیوژنز^۷، تجمع اسانس، و زیست توده برگ می‌باشد، در آزمایش امیلی و همکاران (۲۰۱۴) توسط تابش نوری تحت تأثیر قرار نمی‌گیرد، بالاترین عملکرد اسانس *V. curassavica* همراه با افزایش تراکم ترشحات غدد کروی به دست آمد. داده‌های به‌دست آمده نشان می‌دهد که تابش نور، یک عامل کلیدی برای رشد و تولید اسانس در گیاه *V. curassavica* می‌باشد. بیشترین میزان عملکرد اسانس در شدت تابش بیشتر مشاهده شد که افزایش محتوای اسانس ارتباط پیدا می‌کند. از آنجایی که هیچ تغییری در تولید زیست توده برگ وجود ندارد. تغییر در مقدار اسانس به عنوان یک پاسخ مستقیم به افزایش کرک‌های غددی به علت کاهش سطح برگ در شدت تنش نوری بالا رخ داده است (شکل ۲۴-۴) (امیلی و همکاران، ۲۰۱۴).

مطالعه ساختار تراکم کرک‌ها ممکن است نشان دهنده ظرفیت تولید اسانس در گونه‌های معطر مانند به لیمو که کاهش قابل توجهی را در تراکم غدد در مقابل تابش نور کم نشان دادند

1. Karabourniotis

2. Tattini

3. Yu

4. Ascensao & Pais

5. Werker

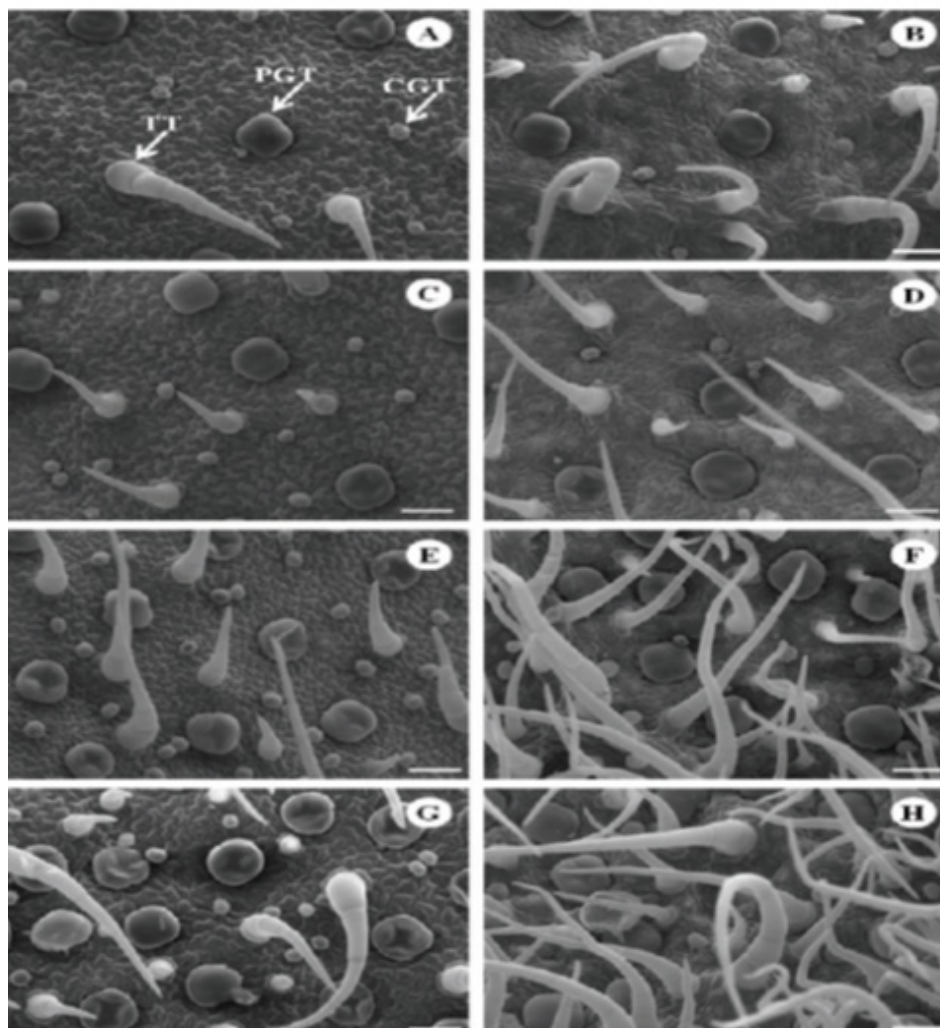
6. Martínez-Natarén

7. Biogenesis

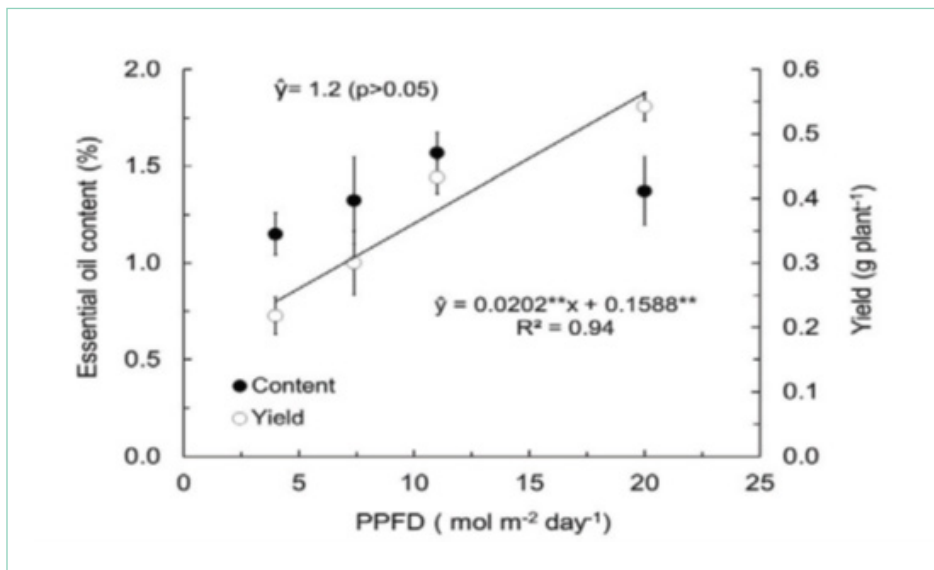
(گومز و همکاران، ۲۰۰۹). تولید متابولیت‌های ثانویه توسط گیاهان دارویی و معطر، از جمله اسانس‌ها ممکن است توسط سایه‌اندازی تحت تأثیر قرار بگیرند، از آنجایی که کربن تثبیت شده در فرایند فتوسنتز یکی از اساسی‌ترین ترکیبات آلی می‌باشد (پائزو همکاران، ۲۰۰۰؛ سنگوان^۱ و همکاران، ۲۰۰۱ و مارتز ناراتن و همکاران، ۲۰۱۸). گیاه ریحان نیز تغییر قابل توجهی در محتوای اسانس و تغییرات در ترکیب شیمیایی اسانس داشتند، زمانی که با شدت تابش نور کم مواجه شدند (چانگ و همکاران، ۲۰۰۸).

در آزمایش فرناندس و همکاران (۲۰۱۳) تغییرات میزان نور به‌طور قابل توجهی روی همه متغیرهای رشد تأثیر گذاشت. چنانچه این محققان مشاهده نمودند که مقدار ماده خشک در برگ، گل‌آذین، کل ریشه افزایش یافت: نسبت ساقه و LMA با شدت نور افزایش یافته است. ماده خشک ساقه یک رابطه‌ی خطی درجه دوم در رابطه با شدت تابش نور، از ۵۳ گرم در ۱۵ (مول بر متر مربع بر روز) تجاوز نکرد. ارتفاع گیاه ریحان پاسخ درجه دومی به میزان تابش نور داد و به یک حداکثر مقدار تقریباً ۱۱۲ سانتی‌متر در ۱۰ (مول بر متر مربع بر روز) رسید. به همین ترتیب، تعداد برگ و سطح برگ با نقاط حد برآورد شده است که میزان آن ۱۰۹۰ و ۹۲۶۴ سانتی‌متر مربع به ترتیب در ۱۲ و ۱۷ (مول بر متر مربع بر روز) بود.

همچنین مشخص گردید کرک‌های سرسان و سپری برگ در تمام محیط‌های نور با کنارهای دوطرفه و ترشحات غده‌ای با چهار سلول ترشحاتی در سر، در هر دو طرف برگ نمایش داده می‌شود (شکل ۲۵-۴). نتایج همچنین نشان داد که شدت تابش نور هیچ تأثیری بر روی میزان اسانس در گیاه ریحان (*Ocimum gratissimum*) نداشت که در واقع میانگین اسانس گیاه ۱/۲٪ گزارش شد، اما عملکرد اسانس در گیاه به‌طور معنی‌داری تغییر نمود و با شدت نور افزایش یافت (شکل ۲۶-۴).



شکل ۲۵-۴ تصویر گرفته شده بامیکروسکوپ الکترونی سطح فوقانی (A,C,E,G) و سطح تحتانی (B,D,F,H) برگ *Ocimum gratissimum* به عنوان تابعی از شدت‌های مختلف نور: و 4 B، 7 D، 11 E، 20 H: Tector trichome G، PGT؛ (mol m⁻² d⁻¹): کرک‌های غده‌ای سپری CGT: کرک‌های غدد سرسان مقیاس: ۴۰ میکرون، اقتباس از فرناندس و همکاران (۲۰۱۳)



شکل ۲۶-۴ محتوای اسانس (%) و عملکرد (گرم در بوته) در برگ *Ocimum gratissimum* که تحت شدت نورهای مختلف رشد کرده‌اند.

اقتباس از فرناندس و همکاران (۲۰۱۳).

در گیاه ریحان (*Ocimum gratissimum*) هشت ترکیب شیمیایی موجود در اسانس شناسایی گردید که ۹۹٪ ترکیب شیمیایی اسانس را تشکیل می‌دهند ترکیب اصلی اوژنول بود، که به‌طور متوسط مقدار ۹۱٪ را بدون توجه به شدت تابش نور به خود اختصاص داد و ثابت باقی ماند. گیاهان اسانس‌دار تحت شدت تابش بالاتر ۲۰ و ۱۱ (مول بر متر مربع بر روز) تغییرات کوچکی را در ترکیب شیمیایی اسانس، با حضور سه ترکیب ترپینولن-۴-ال^۱ و بتا بوربون^۲ و اکسید کاریوفیلین که در سایر تیمارها مشخص نشده است، نشان داد (فرناندس و همکاران، ۲۰۱۳).

در تحقیق فرناندس و همکاران (۲۰۱۳) نشان داده شد که تحت شرایط شدت متفاوت نور مقدار اسانس مربوط به تراکم غدد همچنان ثابت باقی مانده است و افزایش قابل توجهی در عملکرد اسانس مشاهده گردید. در شدت تابش نور به‌طور مستقیم، افزایش تولید ماده خشک برگ در این شرایط مشاهده شد، همان‌طور که قبلاً در *Baccharis trimera* نیز

1. Terpin-4-ol
2. β -borbounene

گزارش گردیده است (سیلوا و همکاران، ۲۰۰۶).

تغییرات کوچک در ترکیب شیمیایی اسانس ممکن است مرتبط با نور قابل دسترس و مرحله رشد گیاهان باشد، در صورتی که زمانی که در محیط‌های با سطوح بالاتر شدت جریان فوتون فتوسنتزی رشد می‌کنند، در مرحله تولید مثل و شکوفایی کامل قرار می‌گیرند (فرناندس و همکاران، ۲۰۱۳). ترکیبات شیمیایی موجود در اسانس با عوامل ژنتیکی تعیین می‌شود، اما عوامل محیطی ممکن است در مورد تغییرات مهم در تولید متابولیت‌های ثانویه بیشتر مؤثر باشد (لیما و همکاران، ۲۰۰۳ و گوبونتو و لویز، ۲۰۰۷). زمانی که گیاه ریحان *O. basilicum* در معرض تابش نور بالاتر قرار می‌گیرند، از سطح لینالول و اوژنول بالاتری برخوردار هستند، در حالی که تیمار سایه بیشترین مقدار متیل‌ازنوول را در برداشت (چانگ و همکاران، ۲۰۰۸). ترکیبات شیمیایی موجود در اسانس نیز ممکن است تحت تأثیر فیزیولوژی گیاه و وابسته به مرحله توسعه آن‌ها باشد (سنگوان و همکاران، ۲۰۰۱ و باسر و همکاران، ۲۰۱۸).

بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که شدت نور بر روی رشد *Ocimum gratissimum* بدون اثر بر میزان اسانس و ترکیب شیمیایی اسانس تأثیر قابل توجهی داشت. مقدار اسانس با توجه به تراکم غدد تحت تأثیر قرار نگرفت. (فرناندس و همکاران، ۲۰۱۳).

فهرست منابع

- ابراهیمی، م.، مختاری، آ و امیریان، ر. ۱۳۹۶. بررسی تأثیر محیط کشت و پارامترهای فیزیکی نور و دما بر تکثیر درون شیشه‌ای گیاه استویا (*Stevia rebaudiana* Bertoni). دوماهنامه علمی- پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۳۳ (۳): ۳۸۵-۳۷۳.
- بختیاری، ز.، اصغری، غ. ر.، انتشاری، ش.، مهدی‌نژاد، ن و شریعتی، م. ع. ۱۳۹۵. بررسی تولید آرتمیزینین در کالوس و گیاه *Artemisia aucheri* Boiss. در برابر محرک‌های نوری و اشعه UV در محیط آزمایشگاهی. فصلنامه اکوفیتوشیمی گیاهان دارویی. ۴ (۳): ۶۶-۵۷.
- بختیاری، ز.، اصغری، غ. ر.، انتشاری، ش و مهدی‌نژاد، ن. ۱۳۹۶. بررسی و مقایسه فنول‌ها و فلاوونوئیدها در گیاه و کالوس درمنه کوهی (*Artemisia aucheri* Boiss.) در برابر محرک‌های نوری و اشعه UV در کشت آزمایشگاهی (*In Vivo*). دوماهنامه علمی- پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۳۳ (۱): ۱۶۷-۱۵۷.
- حیدری‌زاده، پ.، زاهدی، م و سبزی‌علیان، م. ر. ۱۳۹۳. تأثیر نور LED بر عملکرد گیاه، درصد اسانس و میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در نعنای فلفلی (*Mentha piperita*). فرآیند و کارکرد گیاهی. ۳ (۸): ۲۴-۱۳.
- عباس‌عظیمی، ر.، رضایی، م. ح و کامکار، ج. ۱۳۹۴. مقایسه ترکیب‌های شیمیایی اسانس و آناتومی برگ گونه *Mentha piperita* در دو مرحله رویشی و گلدهی. اکوفیتوشیمی گیاهان دارویی. ۲۷-۱۵: ۱۲.
- طهماسبی‌گوجگی، س.، نقدی‌بادی، ح. ع.، مهرآفرین، ع. عبدوسی، و و لبافی، م. ر. ۱۳۹۳. بررسی اثر برخی عوامل محیطی بر جوانه‌زنی گیاه *Salvia hypoleuca*. فصلنامه اکوفیتوشیمی گیاهان دارویی. ۲ (۳): ۴۰-۳۱.
- کوچکی، ع.، سرمدنیا، غ. ۱۳۸۴. فیزیولوژی گیاهان زراعی. انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد. ۴۰۰ صفحه.
- وهابی، ۱۳۸۰. وبلاگ گیاهان دارویی.

Aranda, I., Pardo, F., Gil, L and Pardos, J. A. 2004. Anatomical basis of the change in leaf mass per area and nitrogen investment with relative irradiance within the canopy of eight temperate tree species. *Acta Oecologica*. 25: 187-195.

Ascensao, L and Pais, M. S. S. 1987. Glandular trichomes of *Artemisia campestris*: ontogeny and histochemistry of the secretory product. *Botanical Gazette*. 148: 221-227.

Ascrizzi, R., Fraterbna, D and Flamini, G. 2018. Photochemical response of parsley (*Petroselinum crispum* (Mill.) Fuss) grown under red light: The effect on the essential oil composition and yield *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*. 185: 185-191

Basanta, M. F., Rojas, A. M., Martinefski, M. R., Tripodi, V. P., De'Nobilia, M. D and Fissore, N. F. 2018. Cherry (*Prunus avium*) phenolic compounds for antioxidant preservation at food interfaces. *Journal of Food Engineering*. 239:12-25.

Başer, K. H. C., Ozeq, M. H., Hulley, I. M., Tilney, P. M and Wyk, B. E. V. 2017. Essential oil composition and leaf trichomes of *Pegolettia baccharidifolia* and *Pegolettia retrofracta* (Asteraceae). *South African Journal of Botany*. 111:275-282.

Blum, A. 2011. Plant water relations, plant stress and plant production. *Plant breeding for water-limited environments*. Springer, New York. pp: 11-52.

Braun, V., Buchner, O and Neuner, G. 2002. Thermotolerance of photosystem 2 of three alpine plant species under field conditions. *Photosynthetica*. 40: 587-595.

Burk, D. R., Cichacz, Z and Daskalova, S. 2010. Aqueous extract of *Achillea millefolium* L. (Asteraceae) inflorescences suppresses lipopolysaccharide-induced inflammatory responses in RAW 264.7 murine macrophages. *Journal of Medicinal Plants Research*. 4(3): 225-234.

Carew, A. L., Smith, P., Close, D. C., Curtin, C and Damberg, R. G. 2013. Yeast effects on pinot noir wine phenolics color and tannin composition. *Journal Agriculture Food Chemistry*. 61(41): 25-31.

Carvalho, J. R. P. M., Rodrigues, R. F. O., Sawaya, A. C. H. F., Marques, M. O. M and Shimizu, M. T. 2004. Chemical composition and antimicro-

bial activity of the essential oil of *Cordia verbenacea* DC. Journal of Ethnopharmacology. 95: 297-301.

Castro-Diez, P., Puyravaud, J. P and Cornelissen, J. H. C. 2000. Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of a wide range of woody plant species and types. Oecologia. 124: 476-486.

Chang, X., Alderson, P. G and Wright, C. J. 2008. Solar irradiance level alters the growth of basil (*Ocimum basilicum* L.) and its content of volatile oils. Environmental and Experimental Botany. 63: 216-223.

Cheetangdee, N. 2019. Chapter 14: Rice Phenolics: Extraction, Characterization, and Utilization in Foods. 1. Polyphenols in Plants (Second Edition). 217-242.

Claussen, J. W. 1996. Acclimation abilities of three tropical rainforest seedlings to an increase in light intensity. Forest Ecology and Management. 80: 245-255.

Colquhoun, T. A., Schwieterman, M. L., Gilbert, J. L. E. A. Jaworski Langer, K. M and Jones, C. R. 2013. of the methanol extract from *Mentha suaveolens* Ehrh. Phytotherapy Research. 16: 10-13.

Corree, W. J. 1983. Growth and morphogenesis of sun and shade plants. I. The influence of light intensity. Acta Botanica Neerlandica. 32: 49-62.

Costa, L. C. B., Pinto, J. E. B. P., Castro, E. M., Alves, E., Rosal, L. F., Bertolucci, S. K., Alves, P. B and Evangelino, T. S. 2010. Yield and composition of the essential oil of *Ocimum selloi* Benth. cultivated under colored netting. Journal of Essential Oil Research. 22: 34-39.

Dina, K. and Craker, L. E. 2017. Exercises in Herb science. Hadley, MA.

Ding, Y., Liang, C., Yang, S. Y., Ra, J. C., Choi, E. M., Kim, J. A and Kim, Y. H. 2010. Phenolic compounds from *Artemisia iwayomogi* and their effects on osteoblastic MC3T3-E1 cells. Biological and Pharmaceutical Bulletin. 33(8): 1448-1453.

Dornenburg, H. 2008. Plant cell culture technology harnessing a biological approach for competitive cyclotides production. Biotechnology Letter. 30(8): 1311-1321.

Duan, B., Lu, Y., Yin, C and Li, C. 2005. Morphological and physiological plasticity of woody plant in response to high light and low light. Chin J Appl

Environ Biol. 11: 238–245.

Duke, S. D., Egley, G. H and Reger, B. J. 1997. Model for variable light sensitivity in imbibed dark-dormant seeds. *Plant Physiology*. 59: 244-252.

Dutta, P. 1971. Cultivation of *Mentha arvensis* in India. *Flavour Indian*. 2: 233–240.

Emami Bistgani, Z., Siadat, A., Bakhshandeh, M., Ghasemi Pirbaloutu, A and Hashemi, M., 2017. Morpho-physiological and phytochemical traits of (*Thymus daenensis* Celak.) in response to deficit irrigation and chitosan application. *Acta Physiologiae Plantarum*. 39: 231-

Emami Bistgani, Z., Siadat, A., Torabi, M., Bakhshandeh, M., Alamisaheed, KH and Shiresamieeli, GH. 2012. Influence of plant density on light absorption and light extinction coefficient in sunflower cultivars. *Research on crops*. 13:174-179.

Emily, V. R., Feijo, da S. Rosilene, A. de Oliveira, Larissa, C. Costaa, do B. 2014. Light affects *Varronia curassavica* essential oil yield by increasing trichomes frequency. *Revista Brasileira de Farmacognosia*. 24: 516-523.

Fadil, M., Farah, A., Ihssane, B., Haloui, T., Lebrazi, S., Zghari, B and Rachiq, S. 2016. Chemometric investigation of light-shade effects on essential oil yield and morphology of Moroccan *Myrtus communis* L. *SpringerPlus*. 5: 1062.

Fazli, R and Ebrahimzadeh, M. 2013. Evaluate the amount of phenol and flavonoid total and antioxidant activity the bark of beech, hornbeam and spruce. *Journal of the forest and wood products*. 3(66): 339-349.

Feijo, N. S. A., Mielke, M. S., Gomes, F. P., França, S and Lavinsky, A. O. 2009. Growth and photosynthetic responses of *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms and *Schinus terebinthifolius* Raddi seedlings in dense shade. *Agroforestry Systems*. 77: 49-58.

Fernandes, V. F., Almeida, L. B., Emily Feijó V. R. S. C. S Delmira, Rosilene, A. O., Marcelo, S. M and Costa, L. C. 2013. Light intensity on growth, leaf micromorphology and essential oil production of *Ocimum gratissimum*. 23(3): 419-424

Figueiredo, A. C., Barroso, J. G., Pedro, L. G and Scheffer, J. J. C. 2008. Factors affecting secondary metabolite production in plants: volatile

components and essential oils. *Flavour and Fragrance Journal*. 23: 213–226.

Fila, G and Sartorato, I. 2011. Using Leaf Mass per Area as predictor of light interception and absorption in crop/weed monoculture or mixed stands. *Agricultural and Forest Meteorology*. 151:575-584.

Foyer, C. H., Lelandais, M and Kunert, K. J. 1994. Photooxidative stress in plants. *Physiology Plant*. 92: 696–717.

Gatti, M. G., Campanello, P. I and Goldstein, G. 2011. Growth and leaf production in the tropical palm *Euterpe edulis*: Light conditions versus developmental constraints. *Flora Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 206:742-748.

Germ, M., Stibilj, V., Kreft, S., Gaberscik, A and Kreft, I. 2010. Flavonoid, tannin and hypericin concentrations in the leaves of St. John's wort (*Hypericum perforatum* L.) are affected by UV-B radiation levels. *Food Chemistry*. 122(3): 471-474.

Ghasemi Pirbalouti, A., Samani, M., Hashemi, M., Zeinali, H., 2014. Salicylic acid affects growth, essential oil and chemical compositions of thyme (*Thymus daenensis* Celak.) under reduced irrigation. *Plant Growth Regulation*. 72: 289-301.

Ghasemzadeh, A., Hawa, Z., Jaafar, E., Rahmat, A., Wahab, P and Halim, M. 2010. Effect of different light intensities on total phenolics and flavonoids synthesis and anti-oxidant activities in young ginger varieties (*Zingiber officinale* Roscoe). *International Journal Molecule Science*. 11(10): 3885-3897.

Gniazdowska, A., Krasuska, U., Andrzejczak, O and Soltys, D. 2015. Allelopathic compounds as oxidative stress agents: Yes or NO. In: *Reactive oxygen and nitrogen species signaling and communication in plants*. Springer International Publishing, New York. pp: 155–176.

Gobbo-Neto, L and Lopes, N. P. 2007. Plantas medicinais fatores de influencia no conteudo de metabolitos secundarios. *Quimica Nova*. 30: 374-381.

Gomes, P. A., Souza, M. F., Ismail, T. S. J., Carvalho Junior, W. G. O., Figueiredo, L. S and Martins, E. R. 2009. Influência do sombreamento na producao de biomassa, oleo essencial e quantidade de tricomas glandulares em cidrao (*Lippia citriodora* Lam.). *Biotemas*. 22: 9-14.

Gomez-Aparicio, L., Valladares, F and Zamora, R. 2006. Differential light responses of Mediterranean tree saplings: linking ecophysiology with regeneration niche in four cooccurring species. *Tree Physiology*. 26: 947–95.

Inze, D and Van Montagu, M. 1995. Oxidative stress in plants. *Current Opinion in Biotechnology*. 6: 153–158.

James, J and Drenovsky, R. 2007. A basis for relative growth rate differences between native and invasive forb seedlings. *Rangeland Ecology & Management*. 60: 395–400.

Jamshidi, M. A. H., Rezazadeh, S. H. A and FathiAzad, F. 2010. Study and comparison, phenolic compounds and antioxidant activity a few plant species indigenous in Mazandaran. *Herbal Medicine*. 34(9): 177-183.

Jones, H. G. 2014. Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology, 3rd edn. Cambridge University Press. Cambridge.

Karabourniotis, G., Kofidis, G., Fasseas, C., Liakoura, V and Drossopoulos, I. 1998. Polyphenol deposition in leaf hairs of *Olea europea* (Oleaceae) and *Quercus ilex* (Fagaceae). *American Journal of Botany*. 85: 1007-1012.

Kim, H. H., Goins, G. D., Wheeler, R. M and Sager, J. C. 2004. Green-light supplementation for enhanced lettuce growth under red- and bluelight-emitting diodes. *HortScience*. 39: 1617–1622.

Kim, H., Son, H., Lee, Y.W. 2014. Effects of light on secondary metabolism and fungal development of *Fusarium graminearum*. *Journal of Applied Microbiology*. 116:380-9

Klich, M. G. 2000. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. *Environmental and Experimental Botany*. 44: 171-183.

Korner, C. 1991. Some often overlooked plant characteristics as determinants of plant growth: a reconsideration. *Functional Ecology*. 5: 162–173.

Křížek, M., Dadáková, E., Vácha, F., Pelikánová, T., Pelikánová, T., Pelikánová, T and Matějková, K. 2018. The effects of two essential oil and UV-light irradiation treatments on the formation of biogenic amines in vacuum packed fillets of carp (*Cyprinus carpio*). 95:263-273.

Lambers, H., Chapim, I. I. F. S and Pons, T. L. 2008. Plant physiological ecology. New York: Springer.

Lavola, A. 1998. Accumulation of flavonoids and related compounds in birch induced by UV-B irradiance. *Tree Physiology*. 18(1): 53-58.

Lima, H. R. P., Kaplan, M. A. C and Cruz, A. V. M. 2003. Influencia dos fatores abioticos na producao e variabilidade de terpenoides em plantas. *Floresta e Ambiente*. 10: 71-77.

Lima, M. C., Amarante, L., Mariot, M. P and Serpa, R. 2010. Crescimento e producao de pigmentos fotossinteticos em *Achillea millefolium* L. cultivada sob diferentes niveis de sombreamento e doses de nitrogenio. *Ciencia Rural*. 3: 54-57.

Liu, CH, Zheng, H., Sheng, K., Liu, W and Zheng, L. 2018. Effects of postharvest UV-C irradiation on phenolic acids, flavonoids, and key phenylpropanoid pathway genes in tomato fruit. *Scientia Horticulturae*. 241:107-114.

Macheix, J. J., Fleuriet, A and Billot, J. 1990. Fruit Phenolics. CRC Press. 392p.

Mardani, H., Sekine, T., Azizi, M., Mishyna, M and Fujii, Y. 2015. Identification of safranal as the main allelochemical from saffron (*Crocus sativus*). *Natural product communications*. 10(5): 775-7.

Massa, G. D., Kim, H. H., Wheeler, R. M and Mitchell, C. A. 2008. Plant productivity in response to LED lighting. *Hortscience*. 43: 1951- 1956.

Matern, U. A. K. 1998. Phenolic compounds in plant disease resistance. *Phytoparasitica*. 16: 153-170.

Martínez-Natarén, D. A., Villalobos-Perera, P.A., Munguía-Rosas, M. A. 2018. Morphology and density of glandular trichomes of *Ocimum campechianum* and *Ruellia nudiflora* in contrasting light environments: A scanning electron microscopy study. *Flora*. 248:28-33.

Meitinger, N., Geiger, D., Augusto, T. W., Maia de Padua, R and Kreis, W. 2015. Purification of delta (5)-3 ketosteroid isomerase from *Digitalis lanata*. *Phytochemistry*. 109: 6-13.

Mendes, M. M., Gazarini, L. C and Rodrigues, M. L. 2001. Acclimation of *Myrtus communis* to contrasting Mediterranean light environments—

effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations. *Environmental and Experimental Botany*. 45: 165–178.

Mirniam, A., Roshandel, P., Otroshi, M and Ebrahimi, M. 2013. A novel protocol for *Stevia rebaudiana* Bert regeneration. *Journal of Advanced Laboratory Research in Biology*. 4(1): 15-22.

Mole, S., Ross, J. A and Waterman, P. G. 1988. Lightinduced variation in phenolic levels in foliage of rain-forest plants. Chemical changes. *Journal Chemistry Ecology*. 14(1): 1-21.

Morelli, G and Ruberti, I. 2000. Shade avoidance responses. Driving auxin along lateral routes. *Plant Physiology*. 122: 621-626.

Morshedloo, M. R., Craker, L. E., Salami, A., Nazeri, V., Sang, H and Magg, F. 2017. Effect of prolonged water stress on essential oil content, compositions and gene expression patterns of mono- and sesquiterpene synthesis in two oregano (*Origanum vulgare* L.) subspecies. *Plant Physiology and Biochemistry*. 111:119–128.

Mubarak, M. 2008. Micropropagation of *Steviarebaudiana* In vitro. Meeting the Challenges of Sugar Crops & Integrated Industries in DevelopingCountries, Al Arish, Egypt. 11-14 September:293-298.

Munz, S., Präger, A., Merkt, N., Claupein, W and Graeff-Hönninger, S. 2018. Leaf area index, light interception, growth and steviol glycoside formation of *Stevia rebaudiana* Bertoni under field conditions in southwestern Germany. *Industrial Crops and Products*. 111:520-528.

Naderi, P., EbrahimZadeh, M and NaghiNejad, A. 2013. Influence of environmental factors on the amount of phenol compounds and flavonoids of *Pterocarya fraxinifolia* L. in different habitats. Paper Presented at the Second National Conference on Environmental Protection and Underlying Applications. Iran. 26-27 Augest: 18-19.

Niinemets, U., Sober, A and Kull, O. 1999. Apparent controls on leaf conductance by soil water availability and via light acclimation of foliage structural and physiological properties in a mixed deciduous, temperate forest. *InternationalJournal of Plant Sciences*.160: 707–721.

Nilsen, E. T. and Orcuti, D. M. 1996. The Physiology of Plants Under Stress- Abiotic Factors. John wiley & sons, Inc.

Paez, A., Gebre, G. M., Gonzalez, M. E and Tschaplinski, T. J. 2000. Growth, soluble carbohydrates and aloin concentration of Aloe vera plants exposed to three irradiance levels. Environmental and Experimental Botany. 44: 133-139.

Park, S. Y., Lee, J. G., Cho, H. S., Seong, E. S., Kim, H. Y., Yu, C. Y and Kim, J. K. 2013. Metabolite profiling approach for assessing the effects of colored light-emitting diode lighting on the adventitious roots of ginseng (*Panax ginseng* C. A. Mayer). Plant Omics Journal. 6: 224-230.

Paulilo, M. T. S., Lapa, F. S and Falkenberg, M. B. 2010. Effect of light intensity and growth substratum on plant development and production of secondary metabolites in *Cordia curassavica* (Jacq.) Roem & Schult. Revista Arvore. 34: 417-423

Passos, G. F., Fernandes, E. S., Da Cunha, F. M. F., Ferreira, J., Pianowski, L. F., Camposas, M. M and Calixto, C. J. B. 2007. Antiinflammatory and anti-allergic properties of the essential oil and active compounds from *Cordia verbenacea*. Journal of Ethnopharmacology. 110: 323-333.

Pearcy, R and Sims, D. 1994. Photosynthetic acclimation to changing light environments: scaling from the leaf to the whole plant. In: Exploitation of environmental heterogeneity by plants. Ecophysiological Processes Above-and Belowground. pp: 145-174.

Pegoraro, R. L., Falkenberg, M. B., Voltoline, C. H., Santos, M and Paulilo, M. T. S. 2010. Producao de oleos essenciais em plantas de *Mentha x piperita* L. var. piperita (Lamiaceae) submetidas a diferentes niveis de luz e nutricao do substrato. Revista Brasileira de Botanica. 33: 631-637.

Peralta, G, Perez- Loorens, J. L., Hernandez, I and Vergara, J. 1. 2002. Effects of light availability on growth, architecture and nutrient content of the seagrass *Zostera nollii* Hornem. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 269: 9-26.

Pons, T. L. 1991. Induction of dark dormancy in seed bank in the soil. Functional Ecology Management. 202: 181-193.

Poorter, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. Functional Ecology. 13: 396-410.

Popma, J and Bongers, F. 1988. The effect of canopy gaps on growth and

morphology of seedlings of rain forest species. *Oecologia*. 75: 625–632.

Putievsky, E and Galambosi, B. 1999. Production systems of basils. In: Hiltunen, R. and Holm, Y. (eds). *Basil: The Genus Ocimum*. pp: 39-65.

Rzigui, T., Khiari, H and Abbes, Z. 2015. Light acclimation of leaf gas exchange in two Tunisian cork oak populations from contrasting environmental conditions. *Forest Biogeosciences and Forestry*. 8: 700–706.

Sabzalian, M. R., Heydarizadeh, P., Zahedi, M., Boroomand, A., Agharokh, M., Sahba, M. R and Schoefs, B. 2014. High performance of vegetables, flowers, and medicinal plants in a red-blue LED incubator for indoor plant production. *Agronomy for Sustainable Development*. 34: 879-886.

Sager, J. C and McFarlane, J. C. 1997. Radiation. In *Plant Growth Chamber Handbook* (eds. Langhans R. W. and Tibbitts, T. W.). pp. 1-29. Iowa State University. Iowa Agriculture and Home Economics Experiment Station Special Report. 99.

Sangwan, N. S., Sangwan, R. S and Kumar, S. 2001. Regulation of essential oil production in plants. *Journal of Plant Growth Regulation*. 34: 3-21.

Sasaki, S and Mori, T. 1981. Growth responses of dipterocarp seedlings to light. *Malaysia*. 44: 319–345.

Schuh, G., Heiden, A. C., Hoffmann, T. H., Kahl, J., Rockel, P., Rudolph, J and Wildt, J. 1997. Emissions of volatile organic compounds from sunflower and beech: dependence on temperature and light intensity. *Journal of Atmospheric Chemistry*. 27: 291

Sertie, J. A. A., Woisky, R. G., Wiezel, G and Rodrigues, M. 2005. Pharmacological assay of *Cordia verbenacea*: oral and topical anti-inflammatory activity. analgesic effect and fetus toxicity of a crude leaf extract. *Phytomedicine*. 12: 338-344.

Sharma, P., Jha, A. B., Dubey, R. S and Pessarakli, M. 2012. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. *Journal of Botony*. 2012:1–26.

Shohael, A. M., Ali, M. B and Yu, K. W. 2006. Effect of temperature on secondary metabolites production and antioxidant enzyme activities in *Eleutherococcus senticosus* somatic embryos. *Plant Cell, Tissue and Organ*

Culture. 85: 219–228.

Silva, F. G., Pinto, J. E. B. P., Cardoso, M. G., Nascimento, E. A., Nelson, D. L., Sales, J. F and Mol, D. J. S. 2006. Influence of radiation level on plant growth, yield and quality of essential oil in carqueja. *Science Agrotecnology*. 30: 52-57.

Simoes, C. M. O and Spitzer, V. 2000. Oleos volateis. In: Simoes, C.M.O., Schenkel, E.P., Gosmann, G., Mello, J.C.P., Mentz, L.A., Petrovick, P.R. (Ed.) *Farmacognosia: da planta ao medicamento*. Porto Alegre/Florianopolis: UFRGS/UFSC. P: 387- 416.

Simon, M., Jane, A. M. R and Waterman, P. G. 1988. Light-induced variation in phenolic levels in foliage of rain forest plants. *Journal of Chemical Ecology*. 14(1): 1-21.

Skelton, R. P., Midgley, J. J., Nyaga, J. M., Johnson, S. D and Cramer, M. D. 2012. Is leaf pubescence of Cape Proteaceae a xeromorphic or radiation-protective trait? *Australian Journal of Botany*. 60: 104-113.

Soleymani, A. 2018. Corn (*Zea mays* L.) yield and yield components as affected by light properties in response to plant parameters and N fertilization. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*. 15:173-180.

Stocker-Worgotter, E. 2001. Experimental studies of the lichen symbiosis: DNA-analyses, differentiation and secondary chemistry of selected mycobionts, artificial resynthesis of two-Symbiosis. 30: 207–227.

Taiz, L and Zeiger, E. 2006. *Plant Physiology*. Sunderland, MA: Sinauer Associates. Inc., Publishers.

Tao, Z. Q., Wang, D., Kang, S., Yu Shuang, M., Zhao, G. C and Chang, X. H. 2018. Light interception and radiation use efficiency response to tridimensional uniform sowing in winter wheat. *Journal of Integrative Agriculture*. 18:566-578.

Tattini, M., Guidi, L., Morassi-Bonzi, L., Pinelli, P., Remorini, D., Degl'innocenti, E., Giordano, C., Massai, R and Agati, G. 2005. On the role of flavonoids in the integrated mechanisms of response of *Ligustrum vulgare* and *Phillyrea latifolia* to high solar radiation. *New Phytologist*. 167: 457- 470.

Urbonaviciute, A., Samuoliene, G., Brazaityte, A., Ulinskaite, R., Jankauskiene,

J., Duchovskis, P and Zukauskas, A. 2008. The possibility to control the metabolism of green vegetables and sprouts using light emitting diode illumination. *Sodininkyste ir Darzininkyste*. 27: 83-92.

Valladares, F and Niinemets, U. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology Systematics*. 39: 237-257.

Vanneste, S and Friml, J. 2009. Auxin: a trigger for change in plant development. *Cell*. 136: 1005-1016.

Ventrella, M. C and Marinho, C. R. 2008. Morphology and histochemistry of glandular trichomes of *Cordia verbenacea* DC. (Boraginaceae) leaves. *Revista Brasileira de Botanica*. 31: 457-467.

Vosoughi, N., Gomarian, M., Ghasemi Pirbalouti, A., Khaghani, S and Malekpour, F. 2018. Essential oil composition and total phenolic, flavonoid contents, and antioxidant activity of sage (*Salvia officinalis* L.) extract under chitosan application and irrigation frequencies. *Industrial Crops and Products*. 117:366-374.

Wang, X., Wang, Q., Nguyen, P and Lin, C. 2014. Chapter Seven: Cryptochrom-Mediated Light response in plants. *The Enzyme*. 35:167-189.

Wellmann, E. 1975. A quantitative analysis of the light effect on flavonoid synthesis in plant cell and tissue cultures. *Planta Medica*. 1(2): 107-111.

Werker, E., Putievsky, E., Ravid, U., Dudai, N and Katzir, I. 1993. Glandular hairs and essential oils in developing leaves of *Ocimum basilicum* L. (Lamiaceae). *Annals of Botany*. 71: 43-48.

Xianmin, C., 2005. Effect of light and temperature on volatile compounds and growth parameters in sweet basil (*Ocimum basilicum* L.). PhD thesis, University of Nottingham.

Xu, F., Guo, W and Xu, W. 2009. Leaf morphology correlates with water and light availability: what consequences for simple and compound leaves? *Progress in Natural Science*. 19: 1789-1798.

Xu, Z., Zhou, G and Shimizu, H. 2014. Plant responses to drought and rewatering. *Plant Signaling & Behavior*. 5: 649-654.

Yorio, N. C., Goins, G. D., Kagie, H. R., Wheeler, R. M and Sager, J. C. 2001. Improving spinach, radish, and lettuce growth under red

light-emitting diodes (LEDs) with blue light supplementation. HortScience. 36: 380–383.

Yu, X., Liang, C.H., Fang, H., Qi, X., Li, W and Shang, Q. 2018. Variation of trichome morphology and essential oil composition of seven *Mentha* species. Biochemical Systematics and Ecology. 79:30-36.

Zandalinas, S and Mittler, R. 2018. ROS-induced ROS release in plant and animal cells. Free Radical Biology and Medicine. 122:21-27

فصل پنجم :

تنش سرما

اصولاً تنش سرمایی انرژی متابولیکی کمتری در دسترس گیاه زراعی قرار می‌گیرد و جذب آب و عناصر غذایی محدود می‌شود، آسمیلاسیون کاهش یافته و رشد متوقف می‌گردد (بخشنده، ۱۳۹۱). گیاهان دارای دامنه‌های دمایی مشخصی برای رشد و نمو بهینه می‌باشند که در خارج از آن، تولید و پراکنش آن‌ها محدود می‌شود. در همین زمینه، دمای پایین به عنوان یک عامل تنش‌زا در محیط پیرامون گیاهان می‌تواند سرعت فرآیندهای بیوشیمیایی سلول‌ها را به طور متفاوتی تحت تأثیر قرار دهد (اسدی صنم و همکاران، ۱۳۹۴ به نقل از پرازیل^۱ و همکاران، ۲۰۰۷). میزان دوام گیاهان در چنین دمایی، بستگی به ظرفیت و توانایی آن‌ها به خوگیری به سرما، مرحله‌ی نمو، نوع اندام، کمینه یا بیشینه دمای دریافت کرده و طول دوره دارد (اسدی صنم و همکاران، ۱۳۹۴ به نقل از جانسکا^۲ و همکاران، ۲۰۱۰).

تنش سرما همراه با تنش‌های خشکی و شوری از مهم‌ترین عوامل محیطی محدودکننده تولید و گسترش گیاهان در کره زمین هستند (پوریر^۳ و همکاران، ۲۰۱۰). عدم سازگاری به سرما حتی در برابر سرمای ملایم نیز باعث مرگ سلول‌های تعداد زیادی از اندام‌ها می‌شود (اریکسون و وب^۴، ۲۰۱۱).

واکنش گیاهان به سرما را می‌توان به سه مرحله تقسیم کرد: اولین مرحله سازگاری به سرما که در دماهای قبل از مقاوم‌سازی^۵ و در دماهای بالای صفر ایجاد می‌شود، مرحله دوم مقاوم‌سازی^۶ که بیشترین مقدار تحمل به تنش سرما در گیاه ایجاد می‌شود و در دمای زیر صفر درجه سانتی‌گراد اتفاق می‌افتد و مرحله نهایی بازگشت گیاه از تنش در پایان زمستان است (جانسکا و همکاران، ۲۰۱۰). سازگاری به تنش سرما در نتیجه مکانیزم‌های پیچیده بیوشیمیایی است که منجر به افزایش تجمع پروتئین‌های پاسخ دهنده به تنش (پروتئین‌های دهیدرین)، افزایش قندهای محلول، افزایش مکانیزم‌های ضد اکسیداسیون، تغییر در ترکیبات لیپیدی غشاء و مانند آن است

-
1. Prasil
 2. Janska
 3. Poirier
 4. Erikson & Webb
 5. Pre-hardening
 6. Hardening

(گلزمان^۱ و همکاران، ۱۹۹۰ و کائو^۲ و همکاران، ۲۰۱۴).

دهیدراسیون یکی از مهمترین تنش‌ها در سلول‌های یخ‌زده است که به دنبال آن افزایش غلظت مواد درون سلولی بیشتر از حد سمیت، رسوب پروتئین و تغییر در نفوذپذیری غشا باعث کاهش حجم سلول و تغییر در pH آن می‌گردد (آلفاگه و مارک اسمالز^۳ و همکاران، ۲۰۰۵، یون^۴ و همکاران، ۲۰۱۷).

غشاهای گیاهی به‌خصوص غشای پلاسمایی، حساس‌ترین بخش در برابر سرما هستند. ترکیبات غشای پلاسمایی از اواخر تابستان تا پاییز به شکل قابل توجهی تغییر می‌یابد، نتیجه این تغییرات حفاظت در برابر از دست دادن آب (دهیدراسیون)، آسیب اکسیداسیون و دیگر فرآیندهای تحت تأثیر تنش می‌باشد. یکی از مکانیزم‌های اولیه در برابر تنش سرما، انتقال یون‌ها در بین غشاهای سلولی است (شکل ۱-۵)، که به دلیل اختلال در سیستم انتقال K^+ و H^+ اتفاق می‌افتد (بارتولزی^۵ و همکاران، ۲۰۰۱ و گاستا و وینووسکی^۶، ۲۰۱۳).

اولین آسیب دماهای زیر صفر تشکیل بلورهای یخ در آوندهای گیاه است. این بلورها به سرعت تمام آوندهای گیاه را در برمی‌گیرند، سپس یخ به فضای بین سلولی نفوذ کرده و باعث ایجاد تفاوت در فشار اسمزی درون و بیرون سلول می‌گردد و منجر به نشت آب از سلول می‌شود. فرآیند بازگشت از یخ‌زدگی^۷ در کنار تشکیل حباب‌های هوا در بافت آوندی به شکل قابل توجهی باعث ایجاد آسیب و از بین رفتن بخش هوایی گیاه می‌گردد (اسچریبر^۸ و همکاران، ۲۰۱۳).

1. Glaszmann

2. Cao

3. Al-Fageeh & Mark Smales

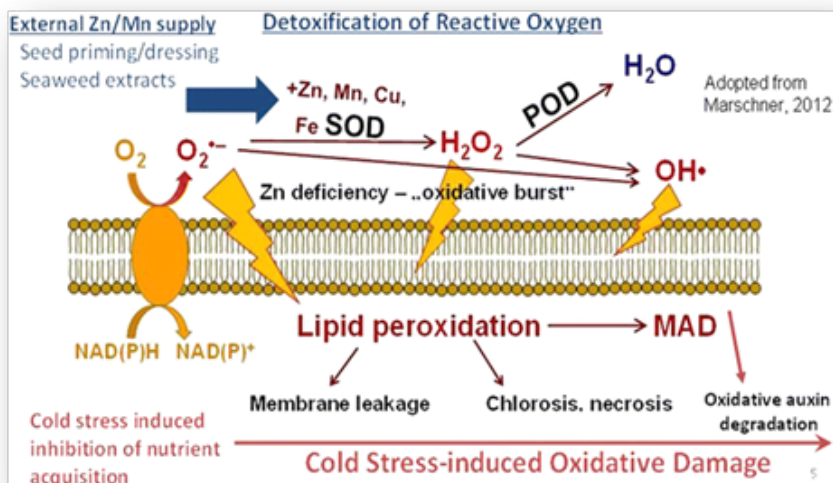
4. Yoon

5. Bartolozzi

6. Gusta & Wisniewski

7. Freeze-thaw

8. Schreiber



شکل ۵-۱ اثر تنش سرما در سطح سلول‌های گیاهی اقتباس از برادووا و همکاران (۲۰۱۶)

۵-۲ اثر تنش سرما بر صفات رشد

نتایج آزمایش سلیمانی و همکاران (۱۳۸۴) نشان داد، رقم کرونائیکی زیتون^۱ با بیشترین درصد رشد طولی بالاترین درصد خسارت نوك شاخساره را نسبت به دیگر ارقام تحت تنش سرما داشته است. بنابراین می‌توان اذعان داشت که کاهش رشد شاخساره و خشبی شدن بخش‌های رشد فصل جاری در طی مراحل سازگاری به سرما از جمله تغییرات مورفولوژیکی مربوط به مقاوم شدگی در برابر سرمای طبیعی در گیاهان باشد. به رغم وجود درصد رشد طولی مشابه، در میان ارقام زرد، مشین و روغنی، رقم زرد زیتون کمترین درصد خسارت نوك شاخساره را متحمل شده بود. علت این امر را می‌توان به بالا بودن وزن خشک اندام هوایی رقم زرد زیتون نسبت داد. از آنجایی که درصد رشد طولی رقم زرد با دیگر ارقام مشابه بود، بالا بودن وزن خشک اندام هوایی این رقم، مربوط به بالا بودن میزان اسیمیلایسیون کربن و فرایندهای مربوط به رشد و نمو در فصل رشد فعال می‌باشد، که باعث انباشت مواد ذخیره‌ای بیشتر و قدرت رویش بالای رقم زرد گردیده است. از جمله سازوکارهای مقابله با تنش انجماد، مکانیسم اجتناب از یخ‌زدگی از طریق کاهش نقطه انجماد

1. Olive

شیره سلولی است. این اجتناب از طریق کاهش آب آزاد سلولی عمل می‌کند.

در آزمایش ابراهیمی و همکاران (۱۳۹۶) دمای بهینه رشد استویا ۲۵ درجه سانتی‌گراد نشان داده شده است. از نظر تعداد شاخه فرعی بین تیمار دمایی ۲۲ و ۲۵ درجه سانتی‌گراد تفاوت معنی‌داری در سطح یک درصد دیده شد. در هر دوی این تیمارها حدود ۱/۸ شاخه فرعی به ازای هر ریزنمونه تولید شد. در مقابل این دو دما از نظر تعداد شاخه اصلی تفاوت معنی‌دار (در سطح احتمال ۱٪) نشان‌دادند. با توجه به رشد ظاهری گیاهچه‌ها و بررسی تأثیر دما بر افزایش طول شاخساره می‌توان دمای ۲۵ درجه سانتی‌گراد را به عنوان دمای بهینه رشد استویا در نظر گرفت. به نظر می‌رسد که افزایش نسبت ریز نمونه‌های کالوسی و قطر کالوس در دمای ۲۵ درجه سانتی‌گراد عمدتاً مربوط به سرعت رشد بیشتر نمونه‌ها در این دما بوده است.

۳-۵ اثر تنش سرما بر روی صفات رشدی گیاهچه‌های *Dracocephalum palmatum*

النیکاوا^۱ و همکاران (۲۰۱۷) پاسخ فنوتیپی گیاه *D. palmatum* را به تنش دمای پایین بررسی نمودند، در این مطالعه، گیاهچه‌ها در اتاقک‌های رشد با دوره ۱۶ ساعت روشنایی / ۸ ساعت تاریکی تحت شرایط دمایی نرمال (۲۰ درجه سانتی‌گراد) به مدت دو ماه قرار گرفتند. یک گروه از گیاهچه‌ها تحت شرایط نرمال باقی ماندند و یک گروه دیگر به مدت ۲۰ روز به دمای پایین ۱- درجه سانتی‌گراد منتقل نمودند. سطح قرار گرفتن در معرض دمای پایین نزدیک به طول دوره‌ی تحت تنش سرما در گیاهان *D. palmatum* در زیستگاه طبیعی آن بود. جهت جلوگیری از آسیب‌دیدگی گیاهان ناشی از کاربرد سرمای دراز مدت، چارچوب زمانی انتخاب شد. برای ارزیابی اینکه آیا دوره سرما ۳۰-۱۰ روزه می‌تواند به‌طور موفقیت‌آمیز استفاده شود، نتایج بدین گونه نشان داده شد که طول دوره سرمایی دمای ۱ درجه سانتی‌گراد نباید بیش از ۲۰ روز باشد.

پس از ۲۰ روز، گیاهچه‌های رشد یافته در ۲۰ درجه سانتی‌گراد ارتفاع ساقه گیاه، به‌طور متوسط به ۱۰۰ میلی‌متر رسید. در طول دوره‌ی تیمار سرمادهی در دمای یک درجه سانتی‌گراد، گیاهچه‌ها وزن کمتری داشتند و ارتفاع بوته‌ها به‌طور میانگین به ۸۰ میلی‌متر می‌رسد. افزایش قابل توجهی

در عملکرد تر گیاه با اعمال تنش سرمای بیشتر مشاهده نشد، اما رنگ برگ‌های گیاهچه‌ها تحت تنش دمایی پایین سبز تیره شده و سطح برگ‌های جوان با برگ‌های گروه با شرایط دمای متوسط تفاوت معنی‌داری نداشتند (النیکاو و همکاران ۲۰۱۷).

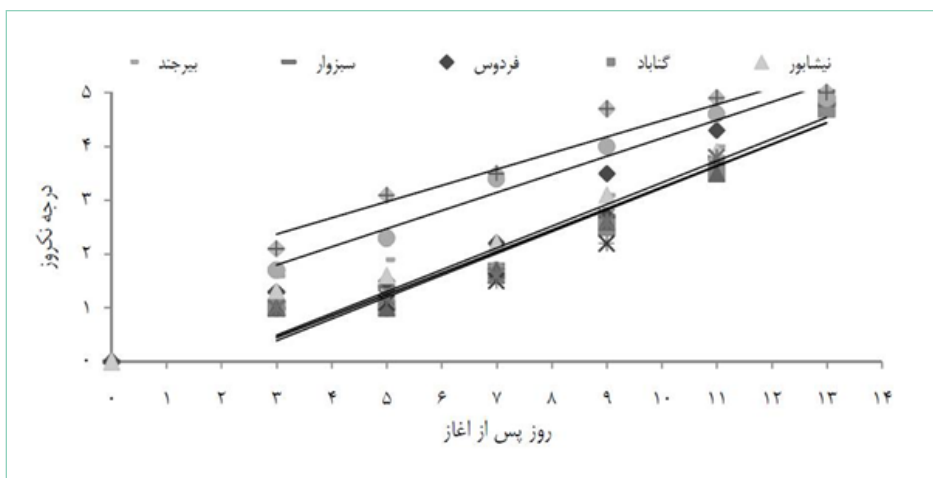
۴-۵ ارزیابی خسارت تنش سرما برگ‌یاهان منتقل شده به لوله آزمایش گیاه سیاه‌دانه

در آزمایش خورسندی و همکاران (۱۳۹۳) اکوتیپ‌های سیاه‌دانه شامل (بیرجند، سبزوار، فردوس، گناباد و نیشابور) پس از دو ماه رشد و خورسمایی در شرایط طبیعی، در داخل فریزر ترموگرادیان در معرض دماهای پایین (۰، -۱/۵، -۳، -۴/۵، -۷/۵، -۹) درجه سانتی‌گراد قرار گرفتند. برای ارزیابی ظاهری خسارت تنش سرمایی بر بوته‌های سیاه‌دانه و تعیین همبستگی این روش با روش ارزیابی درصد بقاء گیاهان (جهت جایگزینی احتمالی این شاخص با درصد بقاء گیاهان و به منظور کوتاه کردن دوره ی ارزیابی)، نیز روز بعد از اعمال تنش سرما، دو گیاه از سطح خاک قطع شده و سپس به لوله‌های آزمایش رو بازی با قطر دو و ارتفاع ۲۰ سانتی متر منتقل شدند. در پایین لوله آزمایش نیز از پنبه به عنوان بستر استقرار گیاه و نگهداری رطوبت استفاده شد. نمونه‌ها روزانه بازدید شده و براساس میزان نکروزه شدن آن‌ها درجه‌بندی انجام شد. در این مطالعه برای گیاهان کاملاً سالم درجه یک، ۲۵ درصد نکروزه شدن درجه دو، ۵۰ درصد نکروزه شدن درجه سه، ۷۵ درصد نکروزه شدن درجه چهار و بالاخره گیاه کاملاً نکروزه شده درجه پنج در نظر گرفته شد (نظامی و همکاران، ۲۰۱۲) همچنین در مرحله‌ای که در همه اکوتیپ‌ها میزان نکروز درجه سه یا بیشتر بود، دمای ۵۰ درصد کشندگی بر اساس روش لوله آزمایش^۱ تعیین شد.

بدین ترتیب که، روند تغییرات درجه نکروز گیاه سیاه‌دانه در دماهای مختلف تا حدود دو هفته پس از اعمال تنش سرمایی و قرار گرفتن در لوله آزمایش در شکل ۲-۵ آمده است. همان‌گونه که ملاحظه می‌شود تا روز پنجم کاهش دما تا ۶- درجه سانتی‌گراد تأثیر چندانی بر درجه نکروز گیاهان نداشت، ولی کاهش دما به کمتر از آن افزایش درجه نکروز گیاهان را در پی داشت (خورسندی و همکاران، ۱۳۹۳). سیاهمرگویی و همکاران (۱۳۹۰) نیز اظهار داشتند که بوته‌های رازیانه‌ای که در

1. Lethal Temperature for 50% of plant according to the plant necrosis in Test Tube (LT_{50T})

دمای صفر قرار داشتند در مقایسه با سایر تیمارها دارای درجه نکروز کمتری بودند و بیشترین درجه نکروز در دمای ۱۵- درجه سانتی‌گراد مشاهده شد.



شکل ۲-۵ روند تغییرات روزانه‌ی درجه نکروز اکوتیپ‌های سیاه‌دانه پس از اعمال تنش سرمایی و قرارگرفتن در لوله آزمایش

اقتباس از خورسندی و همکاران، (۱۳۹۳)

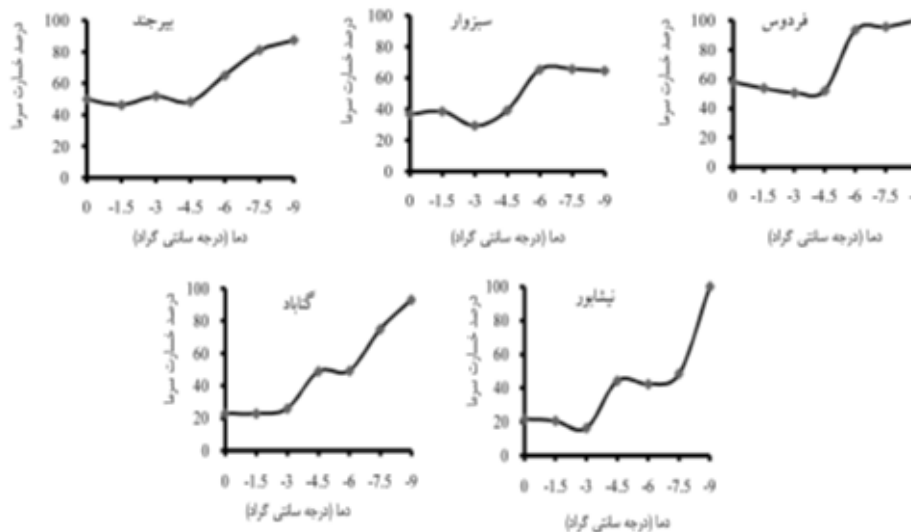
در روزهای سوم و پنجم ارزیابی، از نظر درجه نکروز بین ۴/۵- درجه سانتی‌گراد تفاوت معنی‌داری در اکوتیپ‌های سیاه‌دانه وجود نداشت و افزایش شدت سرما بعد از آن باعث بروز تفاوت در درجه نکروز گیاهان شد. در حالی‌که در روزهای بعد، تفاوت در درجه نکروز از دمای صفر درجه سانتی‌گراد به بعد مشهود بود، به‌طوری‌که اکوتیپ فردوس بیشترین و اکوتیپ‌های بیرجند و سبزوار کمترین درجه نکروز را داشتند. اکوتیپ نیشابور نیز همواره درجه نکروز حد واسطی داشت. در اکوتیپ‌های بیرجند، فردوس و نیشابور اثر کاهش دما بر افزایش درجه نکروز از روز سوم آشکار شد. در مقایسه با اکوتیپ‌های مذکور، در اکوتیپ سبزوار و گناباد در روز سوم تمام گیاهان سالم (درجه یک) بودند (شکل ۳-۵)، (خورسندی و همکاران، ۱۳۹۳).

بررسی خصوصیات ظاهری سیاه‌دانه تحت تأثیر تنش سرما نشان داد که ارزیابی خسارت در طول یک هفته اول بعد از تنش قابل رؤیت و امکان‌پذیر است که در مقایسه مدت زمان برای بررسی

بقای گیاهان سه هفته تا یک ماه زمان بسیار کوتاه‌تری می‌باشد. مطالعه سیاهمرگویی و همکاران (۱۳۹۰) در خصوص ارزیابی خسارت ظاهری اثر تنش یخ‌زدگی بر گیاه رازیانه نیز نشان داد که روز ششم جهت بررسی درجه نکرور گیاهان مناسب می‌باشد. با توجه به ایجاد بیش از ۵۰ درصد نکرور در گیاهان مورد بررسی در روز هفتم، دمای ۵۰ درصد کشندگی براساس درجه نکرور گیاهان در لوله آزمایش (LT_{50tt}) در این روز تعیین شد. از نظر این شاخص بین اکوتیپ‌های سیاه‌دانه اختلاف معنی‌داری مشاهده شد و مقدار آن در اکوتیپ سبزوار ۱۵ درصد کمتر از اکوتیپ فردوس بود.

۵-۵- ارزیابی خسارت سرما بر برگ گیاهان در پایان دوره بازیافت گیاه سیاه‌دانه

درصد خسارت برگ در اکوتیپ‌های سیاه‌دانه در پایان دوره بازیافت تحت تأثیر سرما قرار گرفت. کمترین خسارت در اکوتیپ‌های نیشابور و گناباد در دمای صفر درجه سانتی‌گراد و بیشترین آن در دمای ۹- درجه سانتی‌گراد در اکوتیپ نیشابور و فردوس مشاهده شد. در دو اکوتیپ نیشابور و گناباد کاهش دما به کمتر از ۳- درجه سانتی‌گراد سبب افزایش خسارت سرما بر برگ‌های گیاه شد، در صورتی‌که در اکوتیپ‌های بیرجند و فردوس کاهش دما ۴/۵- درجه سانتی‌گراد تأثیر چندانی بر بروز خسارت در برگ‌ها نداشت، اما با ادامه روند کاهش دما، شیب افزایش خسارت در اکوتیپ فردوس نسبت به اکوتیپ بیرجند بیشتر بود، به‌طوری‌که در دمای ۹- درجه سانتی‌گراد کلیه برگ‌های آن از بین رفتند. همچنین در دمای ۹- درجه سانتی‌گراد اکوتیپ سبزوار با کمترین درصد آسیب بهترین تحمل را نسبت به این دما نشان داد (شکل ۳-۵)، (خوردندی و همکاران، ۱۳۹۳).



شکل ۳-۵. روند تغییرات درصد خسارت برگ‌ها با کاهش دما در اکوتیپ‌های سیاهدانه در پایان دوره بازیافت درصد بقا اقتباس از خورسندی و همکاران (۱۳۹۳)

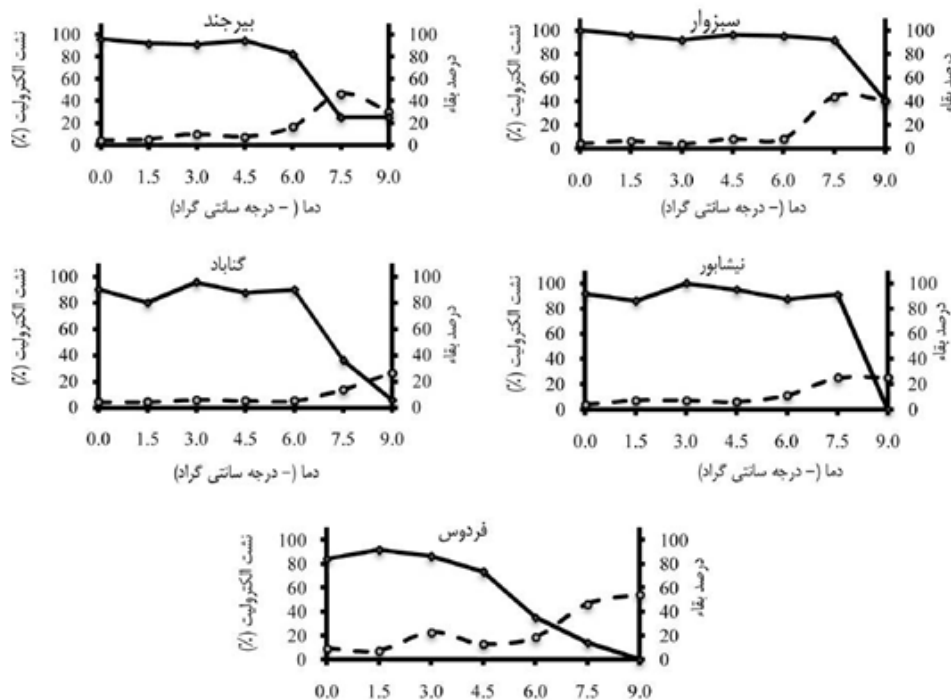
در بررسی روند درصد بقا تحت تأثیر دماهای پایین در اکوتیپ‌های سیاهدانه ملاحظه شد که تا دمای $-4/5$ درجه سانتی‌گراد درصد مرگ گیاهان تقریباً ثابت بوده است، ولی با کاهش دما در سه اکوتیپ بیرجند، نیشابور و فردوس درصد بقا روند کاهشی پیدا کرد. در صورتی که کاهش درصد بقا در دو اکوتیپ گناباد و سبزووار به ترتیب از دمای -6 و $-7/5$ درجه سانتی‌گراد آغاز شد. با وجود این شیب کاهش درصد بقا با کاهش دما در اکوتیپ‌های نیشابور و گناباد از سایر اکوتیپ‌ها شدیدتر بود. در اکوتیپ نیشابور کاهش معنی‌دار بقا از دمای کمتری ($-7/5$ درجه سانتی‌گراد) آغاز شد، گیاهان علی‌رغم تحمل نسبی کاهش دما تا $-7/5$ درجه سانتی‌گراد، در دمای -9 درجه سانتی‌گراد کاملاً از بین رفتند. اکوتیپ سبزووار نیز نسبت به سایر اکوتیپ‌ها، کاهش دما را به خوبی تحمل کرد و در دمای -9 درجه سانتی‌گراد که هیچ گیاهی از اکوتیپ‌های فردوس، گناباد و نیشابور باقی نماند، درصد بقا آن $40/3$ بود. اکوتیپ فردوس نیز در دماهای آزمایش دارای درصد بقای کمتری از سایر اکوتیپ‌ها بود و روند کاهشی درصد بقای آن با شیب ملایمی تداوم داشت.

در بررسی راشد محصل و همکاران (۲۰۰۹) نشان داده شد از نظر درصد بقا بین اکوتیپ رازیانه

تفاوت معنی داری وجود داشت. مطالعه‌ایشان همچنین نشان داد، هرچند با کاهش دما از درصد بقا گیاهان کاسته شد، ولی در دمای ۹- درجه سانتی‌گراد درصد بقا اکوتیپ گناباد ۳۰ درصد بیشتر از اکوتیپ کرمان بود. اکوتیپ‌های سیاه‌دانه از نظر درصد نشت الکترولیتی که در آن ۵۰ درصد مرگ گیاهان اتفاق افتاد، متفاوت بودند. به‌طوری‌که در اکوتیپ‌های سبزوار، بیرجند و نیشابور ۵۰ درصد مرگ گیاهان زمانی اتفاق افتاد که به ترتیب ۲۵، ۳۶ و ۴۰ درصد الکترولیت‌ها به خارج از سلول نشت کردند، در حالی‌که در اکوتیپ فردوس و گناباد این مقدار نشت الکترولیت به ترتیب حدود ۱۸ و ۱۰ درصد بود (خورسندی و همکاران، ۱۳۹۳).

لذا در اکوتیپ‌های بیرجند، سبزوار و گناباد نشت بیشتر الکترولیت‌ها منجر به مرگ ۵۰ درصد گیاهان شده است، در حالی‌که در دو اکوتیپ دیگر نشت کمتر الکترولیت‌ها، مرگ ۵۰ درصدی آن‌ها را به دنبال داشته است. اکوتیپ سبزوار علی‌رغم نشت زیاد الکترولیت‌ها درصد بقای خوبی حتی در دمای ۹- درجه سانتی‌گراد داشته است، در صورتی‌که در اکوتیپ‌های فردوس و گناباد با وجود نشت کم، درصد بقا کاهش شدیدی داشته است که به نظر می‌رسد به دلیل حساسیت بیشتر این اکوتیپ‌ها به تنش سرما باشد (شکل ۴-۵)، (خورسندی و همکاران، ۱۳۹۳). از نظر دمای کشنده ۵۰ درصد گیاهان بر اساس درصد بقا^۱ نیز بین اکوتیپ‌ها تفاوت معنی داری مشاهده شد، به طوری‌که در اکوتیپ سبزوار مقدار آن ۵۴ درصد کمتر از اکوتیپ فردوس بود. لذا براساس این شاخص، این دو اکوتیپ به ترتیب متحمل‌ترین و حساس‌ترین اکوتیپ‌ها نسبت به تنش سرما شناخته شدند. در اکوتیپ بیرجند و گناباد شاخص مذکور نسبت به اکوتیپ سبزوار به ترتیب ۱/۳ و ۱/۴ درجه سانتی‌گراد بالاتر بود و بین اکوتیپ نیشابور با سبزوار نیز تفاوت معنی داری مشاهده نشد.

1. Lethal Temperature for 50% of plants according to the survival percentage (LT_{50su})



شکل ۵-۴ روند درصد بقا و درصد نشت الكلروئیت‌ها در اکوتیپ‌های سیاه‌دانه تحت تأثیر دماهای پایین در شرایط کنترل شده

اقتباس از خورسندی و همکاران، (۱۳۹۳)

در آزمایش نظامی و همکاران (۱۳۸۹)، تحمل به یخ‌زدگی شش اکوتیپ زیره‌سبز در شرایط کنترل شده مورد بررسی قرار گرفت و بر اساس این شاخص اکوتیپ‌های قوچان و قائن به ترتیب با LT_{50su} معادل $-11/8$ و $-10/8$ درجه سانتی‌گراد متحمل‌ترین و اکوتیپ‌های تربت‌حیدریه و راجستان با دمای معادل -9 درجه سانتی‌گراد حساس‌ترین اکوتیپ‌ها نسبت به تنش یخ‌زدگی شناخته شدند. در مطالعه جانعلی‌زاده (۱۳۹۱) نیز اکوتیپ‌های بارهنگ سرنیزه‌ای^۱ مورد بررسی از نظر این شاخص متفاوت بودند و اکوتیپ‌های مشهد و بیرجند دارای کمترین و بیشترین LT_{50su} به ترتیب معادل $-15/8$ و $-10/5$ درجه سانتی‌گراد بودند.

1. *Plantago lanceolata*

۵-۶- توان بازیافت گیاهان سیاه‌دانه: در بررسی صفات مرتبط در شرایط تنش سرما

خورسندی و همکاران (۱۳۸۹) گزارش نمودند که اکوتیپ فردوس سیاه‌دانه با کاهش دما صفات مرتبط با توان بازیافت نیز کاهش یافتند، اما در اکوتیپ نیشابور و بیرجند این وضعیت مشاهده نشد و گیاهان قادر بودند که گستره‌ای از تنش را تحمل کنند. سطح سبز و وزن خشک اکوتیپ گناباد با کاهش دما به کمتر از دمای ۶- درجه سانتی‌گراد کاهش شدیدی داشت، در حالی که در اکوتیپ سبزوار با کاهش دما تا ۳- درجه سانتی‌گراد توان بازیافت گیاهان افزایش نسبی داشت و حتی وزن خشک بوته در دمای ۹- درجه سانتی‌گراد با دمای صفر درجه سانتی‌گراد تفاوت چندانی را نشان نداد، در صورتی که در دمای ۹- درجه سانتی‌گراد وزن خشک اکوتیپ‌های بیرجند و گناباد به ترتیب ۶۵/۳ و ۸۶/۲ درصد نسبت به دمای صفر درجه سانتی‌گراد کاهش یافت.

با توجه به اینکه بازیافت گیاه پس از اعمال یخ‌زدگی معیار مهمی در ارزیابی تحمل به سرما گیاهان است، اکوتیپ سبزوار از نظر این شاخص برتری محسوس نسبت به سایر اکوتیپ‌ها داشت، ضمن اینکه اکوتیپ نیشابور نیز تحمل خوبی از این نظر نشان داده است.

بین اکوتیپ‌های سیاه‌دانه از نظر دمای کاهنده ۵۰ درصد وزن خشک گیاه تفاوت معنی‌داری وجود داشت، به‌طوری که اکوتیپ‌های سبزوار و بیرجند کمترین و فردوس بیشترین مقدار این شاخص را داشتند. بین سایر اکوتیپ‌ها تفاوت معنی‌داری و از این نظر مشاهده نشد. اکوتیپ سبزوار که از نظر شاخص درجه حرارت کشنده برای ۵۰ درصد بوته‌ها بر اساس نشت الکترولیت‌ها^۱ و LT_{50su} دمای ۵۰ درصد کشندگی پایینی را به خود اختصاص داد، بود. در دوره بازیافت نیز از تولید ماده خشک بیشتری برخوردار بود و کاهش دما در محدوده دماهای آزمایش بر وزن خشک این اکوتیپ نسبتاً بی‌تأثیر بود، به‌طوری که در گستره دماهای آزمایش وزن خشک آن به کمتر از ۵۰ درصد وزن خشک تیمار شاهد دمای صفر درجه سانتی‌گراد نرسید.

1. Lethal Temperature for 50% of plants according to the Electrolyte Leakage percentage (LT_{50el})

۷-۵ اثر تنش سرما بر روی جوانه‌زنی

تیمار سرمادهی تولید مواد تحریک‌کننده رشد نظیر جیبرلین را زیاد می‌کند. دماهای پایین ممکن است از طریق اثر بر روی نفوذپذیری غشا موجب رسیدن جیبرلین‌ها به محل‌های فعالیت‌شان شوند. افزایش سطوح آنزیم‌های کاتالاز، فسفاتاز، آلکالین لیپاز^۱ و پراکسیداز در دانه‌های سرما دیده و تشکیل اسیدآمینه ضروری برای تغذیه جنین در طول رشد از جمله تغییراتی هستند، که به دنبال تیمار سرما در بذره‌های سرما دیده رخ می‌دهند. در تیمار سرما همچنین مقدار آبسیسیک دانه و حساسیت جنین به آبسیسیک اسید کاهش پیدا می‌کند (پوراسماعیل و شریفی، ۱۳۸۲ و سادهو^۲ و همکاران، ۲۰۱۷).

۸-۵ تیمار پیش سرمادهی مرطوب

بررسی تأثیر سطوح مختلف سرمادهی در ۲ درجه سانتی‌گراد و در پنج سطح زمانی ۵، ۱۰، ۱۵ و ۲۵ روز بر گیاه ریواس^۳ نشان داد که این تیمار باعث افزایش معنی‌داری بر درصد و سرعت جوانه‌زنی می‌شود با افزایش مدت زمان سرمادهی از ۵ روز به ۲۵ روز مرتباً و به‌طور همگام بر درصد و سرعت جوانه‌زنی افزوده شد، به‌طوری‌که بیشترین درصد جوانه‌زنی (۸۹٪) و سرعت جوانه‌زنی (۶ عدد بذر جوانه‌زده در روز) در سرمادهی ۲۵ روزه مشاهده شد (نبئی و همکاران، ۱۳۹۰). افزایش جوانه‌زنی بذرها به واسطه پیش تیمار سرمادهی ناشی از شکافته شدن پوسته بذر در اثر سرماست که از مقاومت مکانیکی پوسته دانه بر رویان می‌کاهد. همچنین این احتمال وجود دارد که عامل سرما علاوه بر سنتز اسیدجیبرلیک درون‌زا، محرک‌های دیگری را نیز فعال می‌کند که موجب افزایش سرعت و درصد جوانه‌زنی بذرها می‌گردد. به نظر می‌رسد که تیمار سرما سبب کاهش تراز هورمون‌های بازدارنده و افزایش تراز هورمون‌های محرک شده و بدین ترتیب سبب افزایش پتانسیل جوانه‌زنی بذر می‌شود. این رویدادها به‌طور همزمان رخ داده و جوانه‌زنی در بذرها نتیجه توازن بین هورمون‌ها

1. Alakalin lipase

2. Sadhu

3. *Rheum ribes* L.

می‌باشد (تیپیرداماز و گومارگن^۱، ۲۰۰۰ و توبه و سومارین^۲، ۲۰۱۲).

در بررسی اثر سرما بر درصد جوانه‌زنی اکوتیپ‌های گونه‌های مختلف مرزه، حسین‌پور قزوینی و همکاران (۱۳۹۱) گزارش نمودند که اکوتیپ‌های سمیرم ۱ و سمیرم ۲ از گونه مرزه بختیاری و خوزستان و لرستان از گونه مرزه خوزستانی و بیجار ۱، بیجار ۲ و قزوین از گونه مرزه سهندی^۳ تیمار سرما نسبت به شاهد و دیگر تیمارها بیشتر بود. در گونه مرزه خوزستانی درصد جوانه‌زنی اکوتیپ خوزستان با تیمارهای پس‌رسی، سرما و خراش‌دهی به ترتیب با ۹۰٪، ۸۲٪ و ۸۵٪ که نسبت به شاهد بیشتر بودند. در همین گونه در اکوتیپ لرستان تیمار سرما موجب افزایش ۲۰٪ جوانه‌زنی نسبت به شاهد شد. در مقایسه بین تیمارها، تأثیر تیمارهای سرما و پس‌رسی بر افزایش طول گیاهچه در همه گونه‌ها به جز مرزه تابستانه معنی‌دار بود. در مقایسه بین تیمارها، تأثیر تیمار سرما در افزایش شاخص بنیه بذر اکوتیپ‌های قزوین مرزه سهندی بیجار ۱ و ۲ و سمیرم ۱ و ۲ مرزه بختیاری نسبت به سایر تیمارها بیشتر بود.

در گونه گرمسیری مرزه، مرزه بختیاری علاوه بر تیمار سرما، تیمار پس‌رسی نیز در افزایش شاخص بنیه بذر مؤثر بود. در مقایسه بین تیمارها، تأثیر تیمار سرما بر وزن تر اکوتیپ خوزستان و لرستان از گونه مرزه بختیاری و قزوین مرزه سهندی نسبت به سایر تیمارها بیشتر بود. در گونه مرزه تابستانه تأثیر تیمار پس‌رسی نسبت به شاهد و سایر تیمارها بیشتر بود. در اکوتیپ‌های سمیرم ۱ و ۲ مرزه بختیاری علاوه بر تیمار سرما تیمار خراش‌دهی نیز در افزایش وزن گیاهچه معنی‌دار بود.

در مقایسه میانگین‌ها درصد و سرعت جوانه‌زنی دو اکوتیپ خوزستان و لرستان از گونه مرزه خوزستانی با اثر تیمار سرما نسبت به سایر تیمارها بیشتر بود. افزایش سرعت جوانه‌زنی با اثر سرما در سه اکوتیپ نیز بیجار ۱، بیجار ۲ و قزوین از گونه مرزه سهندی مشاهده شد. با توجه به افزایش طول گیاهچه و درصد جوانه‌زنی بعضی از اکوتیپ‌ها در اثر تیمار سرما، این موضوع روشن است که شاخص بنیه بذر اکوتیپ‌های سمیرم ۱ و سمیرم ۲ از گونه مرزه بختیاری اکوتیپ‌های بیجار ۱ و بیجار ۲ از گونه مرزه سهندی تیمار سرما در آزمایشگاه دارای افزایش بود.

1. Tipirdamaz & Gomurgen

2. Tobeh & Somarin

3. Satureja sahendica

توجه به موارد فوق اثر افزایشی تیمار سرما روی صفات جوانه‌زنی و شاخص بنیه بذر حائز اهمیت است، زیرا بیشتر این اکوتیپ‌ها دارای منشأ سردسیری بودند که خواب آن‌ها از طریق سرما در شرایط آزمایشگاه برطرف شد. دلیل این پدیده به مواد بازدارنده ارتباط دارد، که یکی از مهم‌ترین آن‌ها اسیدآبسیسیک می‌باشد که در اثر پیش سرما روی بذر، غلظت اسیدآبسیسیک کاهش یافته و هورمون‌های دیگر نظیر اسیدجیبرلیک فعال شده و عمل جوانه‌زنی تسریع می‌شود. بنابراین کاربرد تیمار سرما با اثر اسیدجیبرلیک همسو است (کورائفله^۱ و همکاران، ۱۹۹۱ و یداللهی نوش آبادی و همکاران، ۲۰۱۲). نتایج عزیزاده و عیسوند (۱۳۸۰) نشان داد که میزان سرعت جوانه‌زنی، طول گیاهچه و شاخص بنیه در ۹ گونه دارویی بابونه، زنیان، همیشه بهار، گشنیز، داتوره، منداب^۲، بادرنبجویه دماوندی^۳، رازیانه و کرچک با پیش تیمار سرما نسبت به شاهد، افزایش یافتند.

۹-۵ الگوی سالانه مقاومت به سرما در گیاه زیتون

برگ: تغییرات سالانه مقاومت به سرما^۴ در شرایط تنش سرما از جمله فاکتورهای مهم است. مقاومت به سرما در برگ تمام ارقام مورد مطالعه زیتون در هر دو سال آزمایش در زمستان افزایش و در تابستان کاهش یافت (موسوی و همکاران، ۱۳۹۴). اریس^۵ و همکاران (۲۰۰۷) در بررسی مقاومت به سرما در رقم زیتون^۶ نشان دادند که مقدار LT حاصل از نشت یونی در فصل زمستان افزایش و در تابستان کاهش یافت. همچنین در پژوهش دیگری در بررسی میزان مقاومت به سرما در ۹ رقم زیتون با استفاده از روش نشت یونی مشخص شد، که مقدار LT₅₀ در تمام ارقام مورد مطالعه در بافت برگ در فصل زمستان بیشتر از تابستان بود (کانسو و گولن هند اریس^۷ و همکاران، ۲۰۰۹).

در تحقیق موسوی و همکاران (۱۳۹۴) سازگاری به سرما باعث افزایش مقاومت (با LT₅₀) در

1. Qrunfleh

2. *Eruca sativa*

3. *Deracocephalum aucheri*

4. Lethal temperature (LT₅₀)

5. Eris

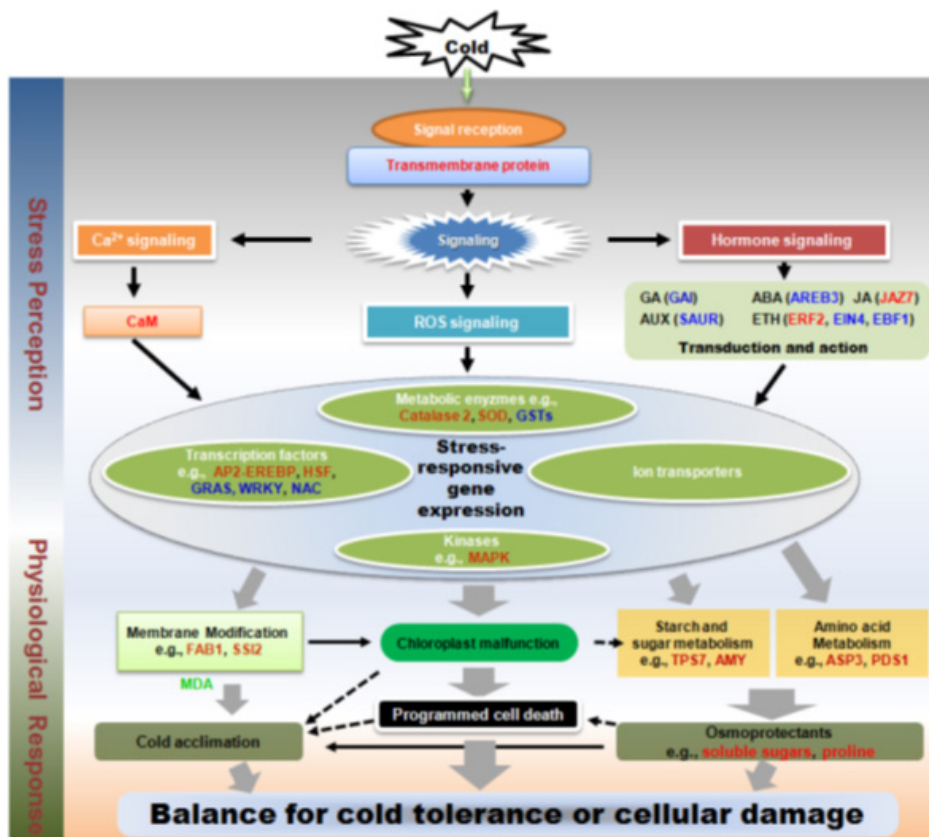
6. *Olea europaea* L. Gemlik

7. Cansev & Gulen Hand Eris

برگ تمام ارقام مورد مطالعه شد. به طوری که ارقام زرد، فدک ۵-۸۷ و آریکینا بیشترین مقاومت (به ترتیب ۱۷/۳۴ - ۱۷/۹۹ و ۱۷/۵ - درجه سانتی گراد) را در بین ارقام مورد مطالعه داشتند و بلیدی و کوراتینا کمترین مقاومت (به ترتیب ۷/۱۹ -، ۷/۱۸ - درجه سانتی گراد) را داشتند. در مقابل، در فصل تابستان در هر دو سال آزمایش با توجه به عدم سازگاری ارقام به شرایط دمای پایین ارقام فدک ۵-۷۸، آریکینا و میشن بیشترین مقاومت به ترتیب (۱۱/۹۷ -، ۱۲/۵۶ - و ۱۱/۴۱ - درجه سانتی گراد) را داشتند و ارقام کوراتینا و فدک ۱-۸۷ کمترین مقاومت به ترتیب (۰/۳۷ - و ۱/۵۸ - درجه سانتی گراد) را در این شرایط داشتند. به نظر می رسد واکنش ارقام مختلف به تنش سرما در جهت ایجاد سازگاری متفاوت است.

۱۰-۵ اثر تنش سرما بر روی میزان کربوهیدرات محلول گیاه زیتون

خسارت سرمازدگی در گونه های حساس در درجه حرارت هایی اتفاق می افتد که از حد طبیعی برای رشد گیاه کمتر باشد، ولی این درجه حرارت ها باعث شکل گیری یخ نشوند. در شرایط خسارت سرما میزان فتوسنتز و انتقال کربوهیدرات ها کاهش یافته و تنفس آهسته تر و ساخت پروتئین ها کاهش می یابد و در الگوی جریان سیتوپلاسمی اختلال ایجاد می گردد (راهنما، ۱۳۸۹). ولی در این بین گیاه با توجه به شرایط تنش سرما سعی می کند پتانسیل اسمزی خود را از راه تنظیم کننده اسمزی افزایش دهد تا تحمل آن در مقابل سرما افزایش یابد (شکل ۵-۵)، (الیکاو و همکاران، ۲۰۱۷).



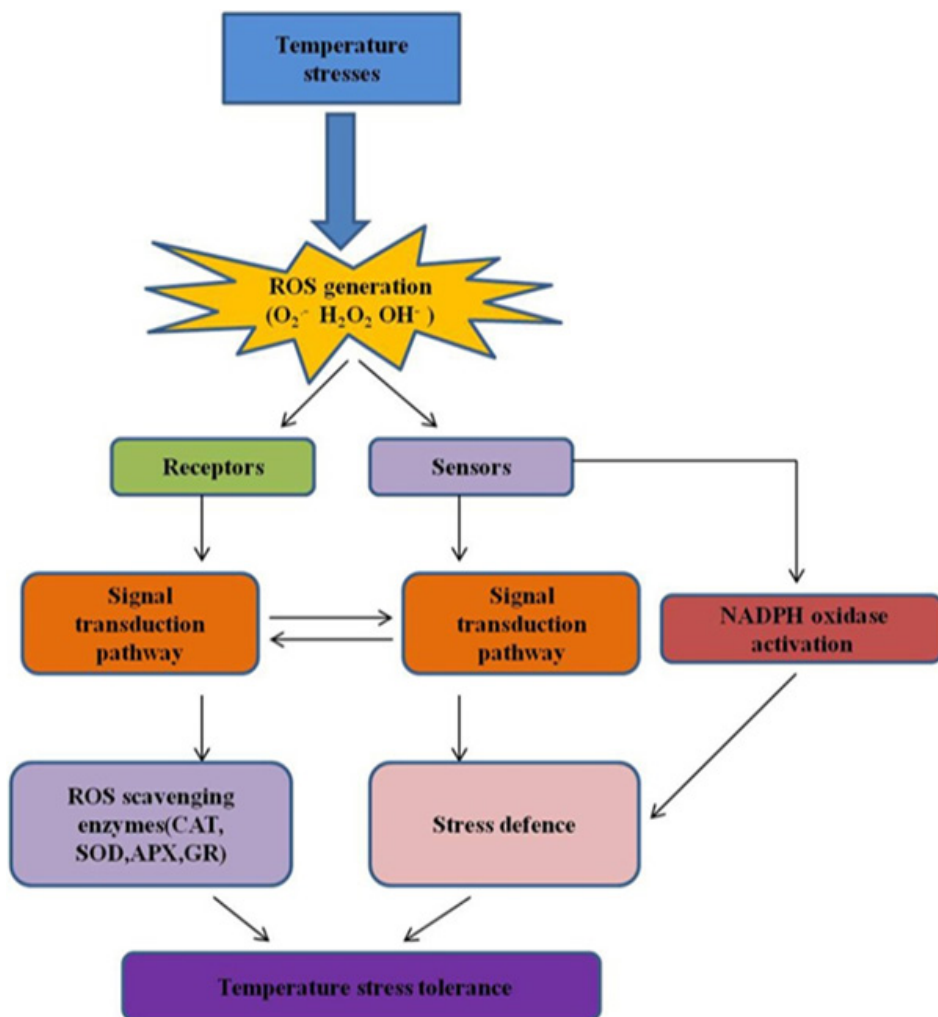
شکل ۵-۵ مسیر سیگنالی گیاه در مقابل شرایط تنش سرما اقتباس از آن و همکاران (۲۰۱۲)

در تحقیق موسوی و همکاران (۱۳۹۴) مقدار قند کل در بافت برگ تمام ارقام مورد مطالعه در فصل زمستان بیشتر از تابستان بود. در فصل زمستان بیشترین مقدار قند کل مربوط به ارقام بلیدی فدک ۱-۸۷، فدک ۵-۸۷، به ترتیب ۲۲/۱، ۱۹/۵۷، ۱۸/۶۶ بود. در فصل تابستان نیز بیشترین مقدار قند کل در بافت برگ مربوط به ارقام بلیدی فدک ۱-۸۷، فدک ۵-۸۷ و همچنین رقم ماری با کمی اختلاف (۱۰۰- به ترتیب ۱۸/۷۷، ۱۷/۴۳، ۱۶/۹ و ۱۶/۴۶ بود. کمترین مقدار قند کل در فصل زمستان و تابستان مربوط به ارقام کوراتینا، فدک ۷۷ و فدک ۸۶ بود.

۱۱-۵ اثر تنش سرما بر روی فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی

ROS در کلروپلاست و میتوکندری گیاهان تحت تنش‌های سرما و یخبندان از مهم‌ترین اثرات نامطلوب این تنش‌ها است که می‌تواند اختلال در متابولیسم سلول از طریق پراکسیداسیون لیپیدهای غشا، اکسیده شدن پروتئین‌ها، خسارت به اسیدهای نوکلئیک و در نهایت مرگ سلول‌ها را در پی داشته باشد (شکل ۶-۵)، (جکسون^۱ و همکاران، ۲۰۰۹ و کائو و همکاران، ۲۰۱۴). گیاهان برای کاهش این اثرات نامطلوب و کنترل سطح ROS جهت محافظت سلول‌ها، مکانیزم‌های حفاظتی مختلفی از جمله سیستم آنتی‌اکسیدانی آنزیمی و غیرآنزیمی دارند که در سطوح مختلف تنش مؤثر است (شی^۲ و همکاران، ۲۰۰۷ و وان^۳ و همکاران، ۲۰۱۴). آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی مانند سوپراکسید دیسموتاز، پراکسیداز، آسکوربات پراکسیداز و کاتالاز از برجسته‌ترین مکانیزم‌های حفاظتی جهت حذف ROSها هستند که رادیکال‌های آزاد سوپراکسید O_2^- را به H_2O_2 و در نهایت H_2O_2 را به اکسیژن و آب تبدیل می‌کنند (تانو^۴ و همکاران، ۲۰۰۹ و کائو و همکاران، ۲۰۱۴). همچنین، سطح بالایی فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز می‌تواند سطوح اکسیژن آزاد در دسترس برای تولید ROS را در مدت تنش کاهش دهد (اورتگا^۵ و همکاران، ۲۰۰۹).

-
1. Jackson
 2. Shi
 3. Wan
 4. Tanou
 5. Ortega



شکل ۵-۶ مکانیسم حفاظتی مختلف در سطوح مختلف تنش اقباس از آواستی^۱ و همکاران (۲۰۱۵)

بر پایه نتایج به‌دست آمده از اسدی صنم و همکاران (۱۳۹۴)، تأثیر تیمار دمای پایین بر فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز در گیاه سرخارگل بسیار معنی‌دار بود. مقایسه میانگین داده‌ها نشان دادند، با

کاهش دما میزان فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز کاهش یافت. بیشینه فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز (۷۱/۲ میکرومول بر گرم بافت تر آنزیم در دقیقه) مربوط به گیاهچه‌های تیمار شده در دمای شاهد به دست آمد، کمترین فعالیت این آنزیم هم ۲۵/۵ میکرومول بر گرم بافت تر در دقیقه مربوط به تیمار دمایی ۴- درجه سانتی‌گراد بود که در مقایسه با تیمار شاهد ۶۴/۲ درصد کاهش نشان داد.

در مطالعه اسدی صنم و همکاران (۱۳۹۴) فعالیت کاتالاز هم، تحت تأثیر تیمار دمایی قرار گرفت. در این تیمارها، بیشینه فعالیت آنزیم کاتالاز ۷۳۷/۴ میکرومول بر گرم بافت تر در دقیقه سرخارگل‌هایی به دست آمد که تحت تنش دمایی ۴ درجه سانتی‌گراد قرار گرفته بودند. کمترین فعالیت ۱۴۶/۳ میکرومول بر گرم بافت تر در دقیقه مربوط شرایط بدون تنش (تیمار شاهد) بود، که نسبت به تنش دمایی ۴ درجه سانتی‌گراد با بیشینه فعالیت آنزیمی، ۸۰/۲ درصد کاهش محاسبه شد. با این حال، فعالیت این آنزیم در دمای ۴- درجه سانتی‌گراد همانند آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز کاهش داد. با این حال، فعالیت آنزیم کاتالاز به میزان ۶۲/۱ درصد نسبت به تیمار شاهد افزایش و ۴۷/۶ درصد نسبت به تیمار سرمایی ۴ درجه سانتی‌گراد کاهش نشان داد. این محققان بیان کردند که افزایش میزان پراکسید هیدروژن ناشی از تنش سرما در گیاه سرخارگل از طریق افزایش فعالیت ترکیبی کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز، کاهش خواهد یافت. اصولاً پراکسیدازها مسئول حذف مقادیر اضافی H_2O_2 در شرایط تنش می‌باشند. در شرایط تنش، آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز، با تبدیل آنیون سوپر اکسید به H_2O_2 ، یک سو موجب حذف این آنیون شده و از سوی دیگر با القای آنزیم‌های پراکسیداز، کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز، سمیت H_2O_2 را در سلول کاهش می‌دهد (کوپیارا و گوزدرز^۱، ۲۰۰۳).

در بررسی تحقیقات شمس و همکاران (۱۳۹۰) به منظور مقایسه پاسخ‌های آنزیمی گونه‌های اکالیپتوس به تنش سرما، از نهال‌هایی با دو دوره رویشی مختلف و در فواصل زمانی اواخر خرداد و اواسط آبان سال استفاده شد، در مرحله ی نخست آزمایش از بذرهای سه گونه اکالیپتوس سالیانگا^۲، اکالیپتوس روبیدا^۳ و اکالیپتوس کامالدونسیس^۴، دی ماه در گلخانه کشت شد و بعد از گذشت ۶ ماه

1. Kopyra & Gwozdz

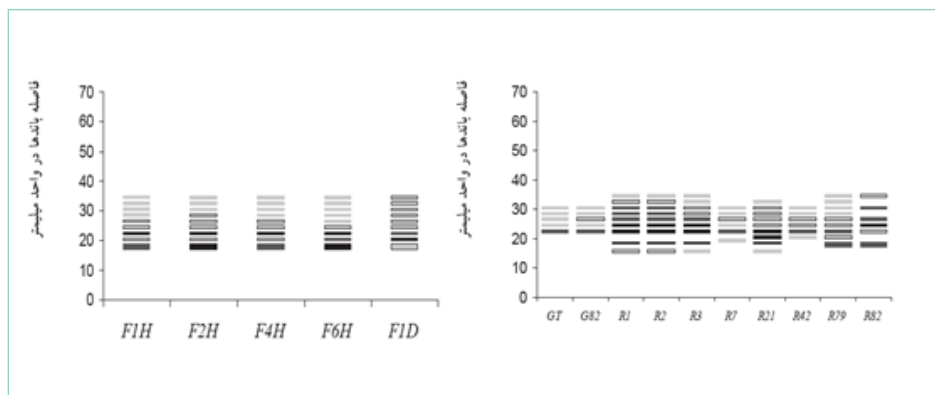
2. *Eucalyptus saligna*

3. *E. rubida*

4. *E. camaldulensis*

در خرداد ماه در گلخانه در معرض تنش سرما قرار گرفت. گونه‌ها در دو شرایط دمایی گلخانه ($G=24^{\circ}\text{C}$) و سردخانه ($R=5^{\circ}\text{C}$) قرار داده شدند، نمونه‌گیری از برگ‌های گیاه از ساعات اولیه تنش سرما و پس از گذشت ۲، ۴ و ۸ ساعت آغاز و در روزهای ۴، ۳، ۲، ۷، ۱۵، ۱۱، ۲۱ ادامه یافت. نمونه‌گیری از شاهد تنها در روز اول انجام شد. مرحله دوم آزمایش در اواسط مهر انجام شد و نهال‌های یکساله دو گونه *E. saligna* و *E. rubida* مورد آزمایش قرار گرفت. تیمارهای دمایی اعمال شده، سردخانه ($R=5^{\circ}\text{C}$) گلخانه ($G=24^{\circ}\text{C}$) و دمای ($F=-20^{\circ}\text{C}$) بود. گیاه به مدت ۸۰ روز در دمای ۵ درجه نگهداری شد. نمونه‌گیری در روزهای ۱، ۲، ۳، ۷، ۱۴، ۲۱، ۳۵، ۴۲، ۸۰ و ۸۲ صورت گرفت و نمونه‌گیری از شاهد در روزهای ۱ و ۸۲ انجام شد. اعمال تیمار سرما تا اواسط زمستان ادامه یافت و به منظور تأثیر شدت سرما، گلدان‌ها به مدت ۲ روز که متناسب با زنده مانی گیاه بود از دمای ۵ درجه به دمای ۲۰- منتقل شد. نمونه‌گیری در این دما از ساعات ۲، ۴، ۶ و بعد از یک روز انجام گردید.

در نتایج به دست آمده از مقایسه کیفی پراکسیداز در گونه‌های مختلف اکالیپتوس از جمله اکالیپتوس سالینگا، اکالیپتوس رویدا و اکالیپتوس کامالدونسیس، شرایط دمایی ۵ درجه، الگوی آنزیمی متفاوتی در سه گونه مشاهده شد. مقایسه کیفی و کمی آنزیم‌ها در ساعات اولیه اعمال تنش و اعمال طولانی مدت تنش سرما در گیاهان به مدت ۸۰ روز، که به بررسی تغییرات الگوی آنزیم‌ها می‌پرداخت از نقاط مثبت تحقیق بوده است. نخست اعمال تنش در دمای ۵ درجه و در اکالیپتوس رویدا افزایش فعالیت ایزوآنزیم‌ها در روز دوم سرمادهی و در باندهای ۲۰، ۲۲ و ۲۴ مشاهده شد. اوج فعالیت در اکالیپتوس سالینگا در روز هفتم و در باندهای ۲۲ و ۲۵ و در اکالیپتوس کامالدونسیس در روز ۱۵ و در باندهای ۱۷ و ۲۱ دیده شد (شمس و همکاران، ۱۳۹۰).



شکل ۵-۷ الف: تغییرات کیفی پراکسیداز در نهال‌های یکساله *E. rubida* در ۵ درجه (شاهد صفر و ۸۲ روزه در گلخانه GT و G_{82}) و ($R_1, R_2, \dots, R_{82}$ ، ۸۲...۲، ۱ روز) پس از تیماردهی. ب: تغییرات کیفی پراکسیداز در نهال‌های یکساله *E. rubida* در ۲۰- درجه ($F_{1h}, F_{2h}, \dots, F_{4h}$ ، ۴...۲، ۱ ساعت F_{1d}) و بعد از ۱ روز تیمار سرما. اقتباس از شمس و همکاران، (۱۳۹۰)

نتایج آزمایش شمس و همکاران (۱۳۹۰) نشان داد که در گونه‌های اکالیپتوس افزایش باندها و یا به بیان دیگر افزایش فعالیت ایزوآنزیم‌ها مؤید تحمل گیاه به تنش بوده و آنزیم پراکسیداز به عنوان شناساگر گیاه در شرایط تنش بود، در مرحله دوم آزمایش با طولانی‌تر کردن زمان سرمادهی و همچنین افزایش شدت سرما، پاسخ آنزیم پراکسیداز در دو گونه مورد بررسی قرار گرفت.

در بررسی تغییرات کیفی پراکسیداز در گونه‌های اکالیپتوس یکساله دیده شد که با گذشت زمان در دمای ۵ درجه فعالیت ایزوآنزیم‌ها تغییر کرد. در گونه اکالیپتوس سالیانگا از یک روز تیمار سرما تعداد باندها به ۹ رسید و ایزوآنزیم جدیدی در موقعیت ۱۱ ظاهر شد، که در نمونه شاهد دیده نشد. اوج فعالیت آنزیمی در روز ۳۵ بوده و باند ۱۱ با فعالیت بالا نسبت به روزهای قبل ظاهر شد. با آزمایش و انتقال گونه‌ها از دمای ۵ به ۲۰- دیده شد، که پس از یک ساعت تیمار سرما باند ۱۱ دوباره ظاهر شد (شکل ۵-۷ الف).

در گونه اکالیپتوس رویدا افزایش فعالیت ایزوآنزیم‌ها در روز اول و دوم مشاهده شد. با ادامه تیمار در روز هفتم افت فعالیت مشاهده گردید و در روز ۲۱ این کاهش جبران شد. در روز ۴۲ کاهش فعالیت دیده شده و در روزهای ۷۹ و ۸۰ افت فعالیت جبران شده و افزایش فعالیت ایزوآنزیم‌ها

مشاهده شد. در دمای ۲۰- درجه نیز فعالیت بالای آنزیمی حفظ شده و حتی بعد از گذشت ۲۴ ساعت نیز با فعالیت بالا ظاهر شدند. در بررسی فعالیت‌های کمی آنزیم‌ها، تفاوت‌هایی در هر گونه و در یک گونه طی دو نسل دیده شد. در تحقیق شمس و همکاران (۱۳۹۰) با توجه به بررسی پاسخ‌های آنزیمی و خصوصیات ظاهری گیاه در طول تیمار سرما مشاهده شد که اکالپیتوس روبیدا دارای مقاومت بالاتر نسبت به دو گونه دیگر بود و اکالپیتوس سالیانگا و اکالپیتوس کامالدونسس دارای شرایط تقریباً مشابهی بودند (شکل ۵-۷ ب). به‌طور کلی نتایج حاکی از تأثیر تنش سرما بر تغییر فعالیت پراکسیداز در برگ‌های اکالپیتوس و در مقایسه با شاهد بود و سرما باعث افزایش فعالیت ایزوانزیم‌ها گردید. همچنین فعالیت این آنزیم در مراحل مختلف به فاکتورهای متعددی از جمله گونه گیاهی، مقاومت یا حساسیت به تنش، شدت تنش، فواصل زمانی اعمال تنش وابستگی نشان داد. با توجه به مقایسه فعالیت آنزیم‌ها و شناسایی عوامل مؤثر در مقاومت گیاه به سرمازدگی، می‌توان گونه‌های مقاوم‌تر به سرما را شناسایی کرد.

۵-۱۲ پاسخ فعالیت فتوستنزی و فلورسانس کلروفیل به تنش سرما

اختلال در تولید کلروفیل و آسیب به کلروپلاست نیز، از دیگر آسیب‌های ROS تحت تنش دمای پایین است. مطالعات نشان داده است که کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II به صورت نسبت F_v/F_m (به صورت نسبت فلورسانس متغیر به فلورسانس بیشینه) (جدول ۵-۱) تحت تأثیر تنش سرما قرار می‌گیرد (ما^۱، ۱۹۹۵). لذا، اندازه‌گیری فلورسانس کلروفیل یکی از شیوه‌هایی است، که به‌طور گسترده برای تعیین وضعیت فیزیولوژیک گیاه، تحمل آن به تنش‌های محیطی و میزان آسیب وارده به دستگاه فتوستنزی مورد استفاده قرار می‌گیرد (سلطانی، ۱۳۸۲).

جدول ۵-۱) مولفه‌های بیوفیزیکی اندازه‌گیری شده در متغیرهای فلورسانس کلروفیل و معادلات مربوط به آنها
اقتباس از ساروی و همکاران (۱۳۹۵)

معادله	مولفه
$F_v = F_m - F_o$	فلورسانس متغیر
$F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$	حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم II
$Y(II) = (F_m' - F_t)/F_m'$	کارایی کوانتومی شیمیایی موثر فتوسیستم II
$Y(NPQ) = (F_t/F_m') - (F_t/F_m)$	کارایی کوانتومی غیر فتوشیمیایی تنظیم شده فتوسیستم II
$Y(NO) = F_t/F_m$	کارایی کوانتومی غیر فتوشیمیایی تنظیم نشده فتوسیستم II
$NPQ = F_m - F_m' / F_m'$	خاموشی غیر فتوشیمیایی

نتایج متغیرهای فلورسانس کلروفیل در شرایط روشنایی نشان می‌دهد که تیمار دمای پایین بر مقدار F_o (کمینه فلورسانس در شرایط روشنایی) بر روی گیاه سرخار گل بی‌تأثیر بود، ولی اثر معنی‌داری بر روی مقدار F_m و F_v/F_m (بیشینه کارایی کوانتومی مراکز واکنش باز PSII در شرایط روشنایی) داشت. مقایسه میانگین‌ها در آزمایش اسدی صنم و همکاران (۱۳۹۴) نشان می‌دهد که با کاهش دما به زیر صفر (۴- درجه سانتی‌گراد) F_m سرخار گل کاهش نشان داد به‌طوری که بیشترین مقدار آن در تیمار شاهد (عدم تنش)، ۳/۹۶ به دست آمد. تنش دمای پایین از تجزیه مولکول آب و یا اکسیداسیون نوری در PSII ممانعت می‌کند و موجب کاهش فلورسانس کلروفیل می‌شود. با توجه این امر، افزایش تنش سرما به ۴- درجه سانتی‌گراد سبب کاهش مقدار بیشینه فلورسانس از کلروفیل در برگ‌های سرخار گل شد.

نتایج مربوط به میزان ضریب خاموشی فتوشیمیایی فلورسانس کلروفیل (qP) سرخار گل نشان داد که با کاهش دما به زیر صفر (۴- درجه سانتی‌گراد)، مقدار qP به‌طور معنی‌داری افزایش یافت. بیشینه این ضریب (۱/۱۹) در تیمار ۴- درجه سانتی‌گراد به دست آمد، که نسبت به شاهد با ۵- کمترین مقدار ۵/۹ درصد افزایش داشت.

در مطالعه اسدی صنم و همکاران (۱۳۹۴) NPQ افزایش معنی‌داری را با روند کاهش دما به ۴- درجه سانتی‌گراد نشان داد. بیشترین مقدار آن ۰/۸۵۳ در دمای ۴- درجه سانتی‌گراد ثبت شد که

نسبت به دمای شاهد، حدود ۱۶ درصد افزایش داشت. همچنین گزارش نمودند که اثر تیمار دمایی بر QPSII در سطح آماری پنج درصد معنی‌دار بود. مقدار QPSII از ۰/۷۱۶ در تیمار سرمازدگی (۴ درجه سانتی‌گراد) تا ۰/۷۴۷ در شرایط عدم تنش (تیمار شاهد) متغیر بود. تأثیر منفی سرما بر مراکز واکنش فعال PSII (آسیب پروتئین D_1 و کاهش میزان انرژی به دام افتاده در مرکز واکنش PSII کند شدن سرعت جایگزینی این پروتئین به مرکز واکنش PSII و کاهش کارایی کمپلکس تجزیه آب (اسدی صنم و همکاران، ۱۳۹۴ به نقل از استراسر و همکاران، ۲۰۰۴) می‌تواند احتمالاً بیانگر دلیل کاهش QPSII در تنش سرما باشد.

بیشترین مقدار شاخص Fv/Fm در گیاه سرخارگل ۰/۶۶۹ در تیمار شاهد به دست آمد. کاهش دما توانست مقدار Fv/Fm را به ۰/۶۲۷ در تیمار دمایی ۴- درجه سانتی‌گراد کاهش دهد که با دمای ۴ درجه سانتی‌گراد در یک گروه آماری قرار گرفت. کاهش Fv/Fm در شرایط سرما در پژوهش اسدی صنم و همکاران (۱۳۹۴) می‌تواند از طرفی به علت تخریب و غیرفعال‌سازی پروتئین D_1 مراکز واکنش PSII تحت تنش سرما و از طرف دیگر، آشفستگی در کلروپلاست و پدیده بازداري نوری باشد. بازداري نوری از فرآیندهای بسیار چشمگیر در دمای پایین گزارش شده که خسارت آن اغلب برگشت ناپذیر می‌باشد (اسدی صنم و همکاران، ۱۳۹۴ به نقل از استراسر^۱ و همکاران، ۱۳۹۴).

۱۳-۵ اثر تنش سرما بر روی رنگیزه‌های فتوسنتزی گیاهچه‌های *D. palmatum*

غلظت کلروفیل کل و کاروتنوئید تحت تنش سرما افزایش معنی‌داری (۵۷۴/۴۰ و ۵۳/۳۱ گرم بر گرم وزن تر) نسبت به شرایط دمایی نرمال (۳۶/۸۶ گرم بر گرم وزن تر) در گیاهچه‌های *D. palmatum* یافت، این موضوع نشان می‌دهد که سطح رنگدانه‌های فتوسنتزی ممکن است به ظرفیت فتوسنتزی در شرایط دمایی نسبت داده شود (موریلو-آمدور و همکاران، ۲۰۱۵ و موریلو-آمدور^۲ و همکاران، ۲۰۱۳).

1. Strasser

2. Murillo- Amador

در مقابل، مقدار کل فتوفیتین در گیاهان تحت تنش دمایی پایین تقریباً بدون تغییر مانده است. میزان فتوفیتین انباشته شده تحت تنش دمایی پایین می‌تواند یک نقش کلیدی را به عنوان یک اندازه‌گیری از آسیب کلروفیل، که در این مورد مشاهده نشده است، داشته باشد. نسبت کلروفیل a به کلروفیل b $3/6$ در گروه تحت تنش دمایی نرمال بود که به ترتیب با $2/2$ ٪ در شرایط دمایی پایین کاهش می‌یابد. در مقابل، نسبت کل کلروفیل به کاروتنوئید کل در گیاهان *D. palmatum* تحت تنش دمایی پایین به ترتیب $10/27$ ، است که $8/3$ درصد بالاتر از شرایط نرمال بود. به‌طور کلی، در شرایط تنش سرما گیاهان تغییراتی را از خود نشان می‌دهند در واقع تنش سرما منجر به جلوگیری از سنتز کلروفیل می‌شود و این نیز یک شاخص تغییر در محتوای برداشت نور در فتوسیستم II است که برگ تحت تأثیر عوامل تنش قرار گرفته است (گئورگیوا و لیچنتالر^۱، ۲۰۰۶ و ژو^۲ و همکاران، ۲۰۱۷).

مقدار جذب کربن ($5/8$ مول بر متر مربع در ثانیه) در گیاهان تحت تنش دمایی پایین نسبت به گیاه کشت شده در دمای نرمال ($8/3$ مول بر متر مربع در ثانیه) کمتر بود. علاوه بر این، عملکرد کوانتومی مؤثر فتوسیستم PSII (Fv/Fm) در گیاهانی که در معرض دمای پایین بودند، کمی کمتر از مقدار گیاهان تحت دمای نرمال بود و قادر به مهار فرایندهای فتوستتر در دمای پایین می‌باشد. توضیح احتمالی که نتایج این پژوهشگران را را تأیید می‌نماید که تحت تنش دمایی پایین در گیاهچه‌های *D. palmatum* کلروفیل افزایش یافت (النیکاو و همکاران، ۲۰۱۷).

داده‌های بررسی شده این محققان نشان می‌دهد که در مرحله گیاهچه تحت تأثیر تنش سرما غلظت رنگدانه‌های فتوستتری (کلروفیل b و کاروتنوئیدها) در مقایسه با کلروفیل a، افزایش می‌یابد و به احتمال زیاد باعث جذب فوتون می‌شود (گلاسزمان و همکاران، ۱۹۹۰). علاوه بر این، در مورد لاین‌های متحمل در برابر سرما، کلروفیل بیشتری تحت تنش سرما در مقایسه با لاین‌های حساس انباشته می‌شود (کرو^۳ و همکاران، ۱۹۸۸). نتایج النیکاو و همکاران (۲۰۱۷)، نشان داد که *D. palmatum* به دمای پایین محیطی سازگار است و می‌تواند رشد و استقرار یابد و می‌تواند تحت شرایط دمایی پایین قرار گیرد.

1. Georgieva & Lichtenthaler

2. Zhou

3. Krol

۱۴-۵ اثر تنش سرما بر نشت یونی و میزان مالون دی‌آلدهید

در آزمایش اسدی صنم و همکاران (۱۳۹۴) تجزیه واریانس داده‌ها، تأثیر بسیار معنی‌داری بر مقدار نشت یونی تحت تنش دمای پایین را در گیاه سرخارگل نشان داد. بر مبنای میانگین‌های به دست آمده از داده‌های بین تیمارها، بیشترین مقدار نشت یونی (۵۵/۷) درصد، در تیمار دمایی (۴- درجه سانتی‌گراد) و کمترین مقدار آن (۲۸/۳ درصد) در تیمار شاهد به دست آمد. نتایج آزمایش گویای آن است که در هر دو دما میزان خسارت به غشای سلولی به عنوان اولین مکان خسارت در اثر سرما به‌طور معنی‌داری تحت تأثیر دما قرار گرفت. با این حال، با کاهش دما مقدار نشت یونی افزایش پیدا کرد که این افزایش ۴۹/۲ درصد در دمای زیر صفر (۴- درجه سانتی‌گراد) بود، مقادیر بالای نشت یونی نشان دهنده عدم توانایی غشا در حفظ ترکیبات درون سلولی، اختلال در فعالیت و انسجام غشاهای سلولی و خروج بیشتر الکترولیت‌ها از غشا می‌باشد (هانان^۱ و همکاران، ۲۰۰۴ و کائو و همکاران، ۲۰۱۴).

با توجه به نتایج به‌دست آمده از تجزیه واریانس داده‌های اسدی صنم و همکاران (۱۳۹۴)، تنش دمای پایین سبب افزایش معنی‌دار محتوای مالون دی‌آلدهید به عنوان فرآورده نهایی پراکسیداسیون لیپیدی غشا در گیاهچه‌های سرخارگل شده است. بر مبنای نتایج به دست آمده از مقایسه میانگین داده‌ها، تنش دمای پایین سبب افزایش در اکسیداسیون لیپیدهای غشای سلول و محتوای مالون دی‌آلدهید در برگ سرخارگل شد به‌طوری که، بیشترین مقدار مالون دی‌آلدهید (۱۲/۳ نانومول بر گرم بافت تر) در دمای ۴- درجه سانتی‌گراد به‌دست آمد که نسبت به دمای شاهد ۵۰/۷ درصد افزایش داشت. کمترین میزان مالون دی‌آلدهید (۶/۰۶ نانومول بر گرم بافت تر) نیز، در تیمار شاهد به‌دست آمد.

در آزمایش اسدی صنم و همکاران (۱۳۹۴)، همچنین پراکسیداسیون غشای سلول‌های برگ تحت تنش دمای پایین (۴ و ۴- درجه سانتی‌گراد) در مقایسه با شاهد (بدون تنش) به‌طور معنی‌داری افزایش یافت. علت این افزایش را می‌توان از طرفی ناشی از تشکیل رادیکال‌های فعال اکسیژن و از طرف دیگر کافی نبودن قدرت دفاعی آنتی‌اکسیدانی از جمله آنزیمی و غیر آنزیمی

برای حذف این رادیکال‌ها دانست (آلن و اورت^۱، ۲۰۰۱ و کائو و همکاران، ۲۰۱۴). رادیکال‌های آزاد بسیار واکنش‌گر بوده و به علت میل ترکیبی از فسفولیپیدها، H^+ زیادی که با لیپیدها دارند با خارج کردن موجب تشکیل رادیکال فعال اسیدچرب می‌شوند. رادیکال‌هایی که در حضور اکسیژن با تولید پراکسید اسیدچرب می‌توانند سبب تخریب چربی‌ها و تخریب غشای سلولی شوند (لی^۲ و همکاران، ۲۰۰۸ و ولی زاده و همکاران، ۲۰۱۷).

نتایج آزمایش سلیمانی و همکاران (۱۳۸۴) نشان می‌دهد که درصد محتوای آب برگ کلیه ارقام زیتون در حالت سازگار یافته به سرما کمتر از حالت سازگار نشده به سرما بود، از طرفی رقم زرد کمترین درصد محتوای آب برگ را داشته و نسبت به ارقام دیگر مقاوم‌تر نشان می‌دهد. جانسون^۳ و همکاران (۱۹۹۱) و کائو و همکاران (۲۰۱۴) کاهش محتوای آب بافت‌های گیاهی و افزایش مواد محلول در پاسخ به وقوع فرایندهای سازگاری و خوگیری به سرما را گزارش نموده‌اند. نتایج مربوط به اندازه‌گیری درصد نشت یونی و درصد خسارت قابل مشاهده به دنبال تیمار دمای مصنوعی نشان داد که میزان هدایت الکتریکی و نیز خسارت قابل مشاهده، در کلیه ارقام در حالت سازگار شده به سرما بیشتر از حالت سازگار نشده به سرما می‌باشد. در میان ارقام مورد مطالعه زیتون، بیشترین درصد نشت یونی و خسارت قابل مشاهده به دنبال تیمارهای سرمای مصنوعی، متعلق به ارقام کرونائیکی و میشن بود و ارقام زرد و روغنی کمترین میزان نشت یونی و خسارت قابل مشاهده را دارا بودند. با توجه به نتایج به‌دست آمده و با استناد به اینکه مطالعات مربوط به نشت یونی به عنوان شاخص فیزیولوژیکی مهم و معتبر در گزینش ارقام مقاوم به سرما در گیاهان، توسط سایر پژوهش‌گران گزارش شده است (آنیسکو و لیندراستارم^۴، ۱۹۹۵ و پالتا^۵، ۱۹۹۷، رضایی و همکاران، ۲۰۱۳).

می‌توان ادعان داشت که ارقام زرد و روغنی مقاومت به سرمای بیشتری نسبت به ارقام کرونائیکی و میشن دارند. هرچقدر اختلاف بین نهال‌های سازگار شده و سازگار نشده به سرما از نظر شاخص تحمل یخ‌زدگی بیشتر باشد به این مفهوم است که رقم زیتون از توان سازگاری بالاتری برخوردار

1. Allen & Ort

2. Li

3. Johnson

4. Anisko & Lindstrom

5. Palta

است. قابلیت سازگاری ارقام به سرما از تفاوت درصد نشت یونی بافت برگ، بین گیاهان سازگار و ناسازگار یافته به سرما در تیمار دمایی ۱۲- درجه سانتی‌گراد تعیین گردید. نتایج سلیمانی و همکاران (۱۳۸۴) نشان می‌دهد که رقم زرد نسبت به ارقام دیگر دارای قابلیت سازگاری بالایی می‌باشد. از آنجایی که دمای پایین طی فصل پاییز باعث تأخیر در رسیدن میوه زیتون و افزایش کیفیت روغن آن خواهد شد، بنابراین کشت ارقام زیتون در مناطقی با فصل پاییز خنک و زمستان قابل تحمل، گامی در جهت افزایش کیفیت روغن تولیدی خواهد بود (پالیوتی و بونجی^۱، ۱۹۹۶).

نتایج مربوط به آزمایش سلیمانی و همکاران (۱۳۸۴) نشان می‌دهد که رقم زرد زیتون، یکی از ارقام بومی ایران، در مقایسه با ارقام غیربومی، به‌خاطر سازگاری‌هایی که با شرایط اقلیمی داشته‌اند، نسبتاً متحمل‌تر به سرما بوده و می‌تواند به عنوان یکی از ژنوتیپ‌های برتر برای کشت در مناطق نسبتاً سردتر و یا در برنامه‌های اصلاحی آینده زیتون استفاده شود. از طرفی مطالعه نشت یونی حاصل از بافت‌های برگ تحت شرایط تیمار سرمای مصنوعی به عنوان یکی از شاخص‌های فیزیولوژیکی مهم جهت مطالعه خسارت سرما و تفاوت ژنوتیپ‌ها در اکثر بررسی‌های علمی اشاره می‌گردد. با این حال با توجه به دامنه تحمل ژنوتیپ‌های زیتون به دماهای پایین، استفاده از تیمارهای دمایی پایین‌تر و نیز شرایطی که بتوان کل گیاه کامل را تحت تیمارهای دمای پایین قرار داد، برای دستیابی به نتایج مطمئن و دقیق‌تر قابل توصیه خواهد بود.

۱۵-۵ نشت الکترولیت‌ها در اکوتیپ‌های سیاه‌دانه

در آزمایش خورسندی و همکاران (۱۳۹۳) بر روی گیاه سیاه‌دانه نشان داده شد که اثرات متقابل اکوتیپ و دماهای پایین بر درصد نشت الکترولیت‌ها معنی‌دار بود، به‌طوری که اکوتیپ نیشابور در دمای صفر درجه سانتی‌گراد حداقل و اکوتیپ فردوس در دمای ۹- درجه سانتی‌گراد حداکثر میزان نشت الکترولیت‌ها را داشتند (شکل ۸-۵)، (خورسندی و همکاران، ۱۳۹۳). تأثیر تنش سرما در اختلال فعالیت غشاهای سلولی و به دنبال آن نشت الکترولیت‌ها، متأثر از تحمل به یخ‌زدگی ارقام مختلف گیاهی است (سعید-ال‌اهل و عبدو^۲، ۲۰۰۹). لذا اندازه‌گیری میزان نشت الکترولیت‌ها از

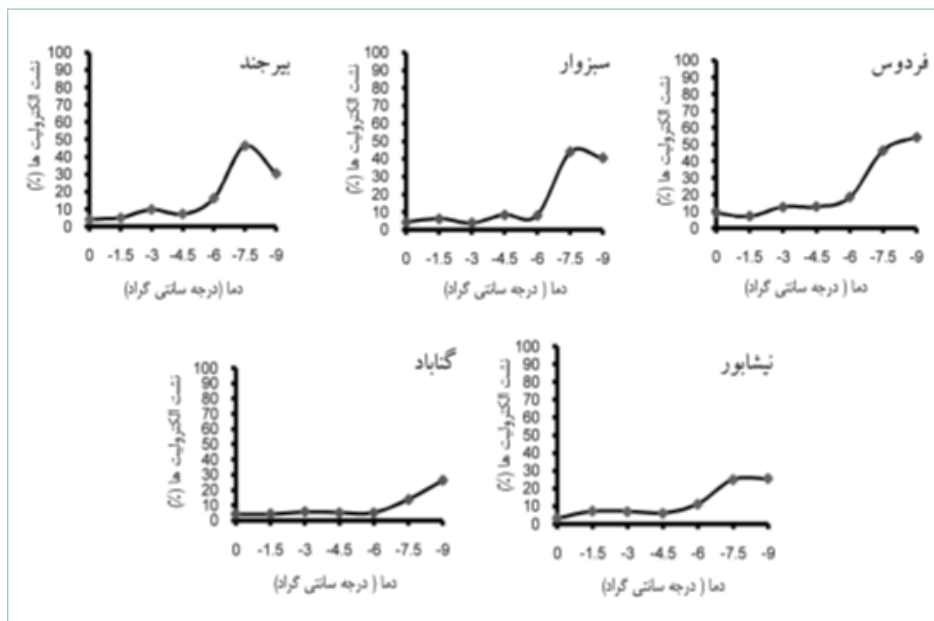
1. Pallioti & Bongji

2. Said- Al Ahl & Abdou

بافت‌ها یا اندام‌های گیاهی تحت تنش سرما، معیار مناسبی برای اندازه‌گیری میزان تحمل گیاهان به تنش سرما ذکر شده است.

شیب افزایش نشت الکترولیت‌ها در اکوتیپ‌های سیاه دانه گناباد و نیشابور کمتر از سایر اکوتیپ‌ها بود، با وجود این افزایش شدید نشت الکترولیت‌ها در اغلب اکوتیپ‌ها به جز اکوتیپ بیرجند از دمای ۶- درجه سانتی‌گراد آغاز شد. رسیدن به حداکثر درصد نشت الکترولیت‌ها نیز در همه اکوتیپ‌ها بجز گناباد و فردوس در دمای ۷/۵- درجه سانتی‌گراد بود. به عبارت دیگر در اکوتیپ‌های بیرجند و سبزوار که شیب افزایش میزان نشت الکترولیت‌ها شدیدتر بوده است، رسیدن به حداکثر درصد نشت الکترولیت‌ها نیز در دمای بالاتری اتفاق افتاد. همچنین در تمام دماها میزان نشت الکترولیت‌ها در اکوتیپ فردوس نسبت به سایر اکوتیپ‌ها بیشتر بود. در مطالعات پیشین مشاهده شده است که شیب منحنی نشت الکترولیت‌ها در مقابل دمای یخ‌زدگی در ارقام مقاوم کمتر از ارقام حساس به سرما است (خوئرسندی و همکاران، ۱۳۹۳).

لذا در شرایط تنش سرما اکوتیپ‌های متحمل در مقایسه با اکوتیپ‌های حساس از سرعت نشت کمتری برخوردار هستند. در حالی که در رقم ریحان تحت دمای ۸- درجه سانتی‌گراد میزان نشت الکترولیت‌ها نسبت به سایر ارقام افزایش داشت (خوئرسندی و همکاران، ۱۳۹۳).



شکل ۵-۸ درصد نشت الکترولیت‌ها از اکوتیپ‌های سیاهدانه تحت تأثیر دماهای پایین در شرایط کنترل شده، اقتباس از خورسندی و همکاران، (۱۳۹۳)

۵-۱۶ اثر تنش سرما بر روی نشت الکترولیتی گیاهچه‌های *D. palmatum*

برای ارزیابی میزان آسیب سلولی ناشی از تنش سرما در گیاهچه‌های تحت تنش سرما، نشت الکترولیت اندازه‌گیری شد. گیاهچه‌های *D. palmatum* پس از ۲۰ روز تحت تأثیر تنش سرما قرار گرفتند (النیکاو و همکاران ۲۰۱۷). میزان نشت الکترولیت ۱/۴۴ برابر بیشتر از گیاهان تحت دمای نرمال بودند که نشان می‌دهد، غشا احتمال دارد در این گیاهچه‌ها تحت تأثیر تنش سرما آسیب دیده باشد (ارمینا^۱ و همکاران، ۲۰۱۶).

۱۷-۵ تغییرات مالون دی آلدئید، آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و ظرفیت آنتی‌اکسیدانی گیاهچه‌های *D. palmatum* تحت تنش سرما

دمای پایین نه تنها موجب تغییرات فنوتیپی می‌شود، بلکه باعث ایجاد آسیب‌های سلولی می‌گردد و منعکس‌کننده افزایش نشت الکترولیت، عدم تعادل در مقادیر (ROS)، افزایش محتوای مالون دی آلدئید به عنوان شاخصی از آسیب غشای سلولی توسط ROS و فرایندهای پراکسیداسیون لیپیدی غشا و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی افزایش می‌یابد (النیکاو و همکاران، ۲۰۱۱).

تحت شرایط دمای نرمال، غلظت مالون دی آلدئید در گیاهچه‌های *D. palmatum* (۹۲/۷۴) نانو مول بر گرم وزن تر بود، در مقابل، گیاهانی که تحت دمای پایین قرار گرفتند، میزان آن به (۱۹۷/۰۲) نانومول بر گرم وزن تر رسید (جدول ۲-۵). این نتایج نشان دهنده افزایش قابل ملاحظه‌ای در مقدار مالون دی آلدئید در بافت برگ تحت شرایط دمای پایین است و موید این مطلب است که تنش سرما باعث آسیب به لیپیدهای غشا شده است. برای جaro کردن گونه‌های ROS، گیاهان یک مکانیسم آنتی‌اکسیدانی خاص شامل آنزیمی (سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز و غیره) و غیرآنزیمی آنتی‌اکسیدان‌ها را ایفا می‌نمایند (فان^۱ و همکاران، ۲۰۱۴).

آنزیم سوپراکسید دیسموتاز نقش تعیین‌کننده‌ای در حفاظت در مقابل اثرات سمی استرس اکسیداتیو با حذف رادیکال‌های سوپراکسید و تبدیل آن‌ها به اکسیژن و پراکسید هیدروژن دارد (سویدام^۲ و همکاران، ۲۰۱۳). فعالیت‌های دو آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی سوپراکسید دیسموتاز و کاتالاز در بافت برگ گیاهچه‌های *D. palmatum* تحت دمای نرمال و دمای پایین اندازه‌گیری شد. نتایج نشان داد که دمای پایین موجب افزایش قابل توجه فعالیت سوپراکسید دیسموتاز و کاتالاز به ترتیب به میزان ۴/۶ و ۱/۷ برابر نسبت به گیاهچه‌های تحت دمای نرمال گردید. فعالیت روزافزون آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، پاسخ گیاه به سطح بالای ROS است که منجر به حفاظت از غشای سلولی تحت تنش دمایی پایین می‌گردد (اسیمی و آتییسی^۳، ۲۰۱۶).

1. Fan

2. Soydam

3. Esimi & Atici

جدول ۵-۲) محتوای مالون دی‌آلدهید (MDA)، سوپر اکسید دیسموتاز (SOD) و فعالیت کاتالاز (CAT) برگ و فعالیت آنتی‌اکسیدانی عصاره‌های به‌دست آمده از گیاه *D. palmatum* رشد کرده تحت دماهای مختلف کشت و لوتولین-O-۷-گلوکوزید به عنوان یک ترکیب مرجع اکتباس از النیکاو و همکاران (۲۰۱۷)

صفات	و لوتولین-O-۷-گلوکوزید	دما	
		۲۰	۱
مقدار مالون دی‌آلدهید (نانومول بر گرم) و وزن تر	-	۹۲/۷۴±۷/۴۱	۱۹۷/۰۲±۱۵/۷۶
فعالیت سوپر اکسید دیسموتاز (U بر گرم بر دقیقه) و وزن تر	-	۵۷/۹۰±۵/۲۱	۲۶۴/۳۲±۱۲/۳۴
فعالیت کاتالاز (U بر گرم بر دقیقه) و وزن تر	-	۰/۹۳±۰/۰۶	۱/۵۳±۰/۱۲
ظرفیت آنتی اکسیدانی (mg-eq). و لوتولین-O-۷-گلوکوزید	۱۰۰۰ ⁱⁱⁱ	۲۸۰/۹۷±۸/۹۹ ⁱ	۶۸۲/۲۶±۲۱/۱۵ ^{ii,iii}
فعالیت آنتی اکسیدانی. IC ₅₀ DPPH (μg/mL)	۱۶/۹۷±۰/۳۴ ^{iv,v}	۳۳/۲۸±۰/۷۳ ^{vi}	۱۱/۴۰±۰/۲۴ ^{iv}
فعالیت آنتی اکسیدانی. IC ₅₀ ABTS (μg/mL)	۹/۸۶±۰/۱۹ ^{vii,viii}	۱۴/۶۲±۰/۳۱ ^{viii}	۵/۶۹±۰/۱۱ ^{vii}
فعالیت آنتی اکسیدانی، O ₂ ⁻ . IC ₅₀ (μg/mL)	۱۴/۹۲±۰/۴۳ ^{ix,x}	۱۸/۳۶±۰/۵۶ ^x	۹/۲۱±۰/۲۱ ^{ix}
فعالیت آنتی اکسیدانی، Br ⁻ . و لوتولین-O-۷-گلوکوزید	۱۰۰۰ ^{xii}	۱۵۰/۱۹±۱/۹۵ ^{xi}	۷۹۹/۶۳±۱۱/۱۹ ^{xii}
بدون هیچ فعالیت آنتی اکسیدانی IC ₅₀ (μg/mL)	≥۱۰۰	۳۷/۹۲±۱/۵۹	۲۱/۳۷±۰/۸۵ ^{xiii}
بدون هیچ فعالیت H ₂ O ₂	۰/۵۳±۰/۰۲ ^{xiv}	۱/۵۶±۰/۰۴	۲/۷۵±۰/۰۶ ^{xv}
فعالیت کلاته کردن، Fe ²⁺	۱۰۶/۱۲±۳/۱۸ ^{xvi}	۱۴۲/۸۴±۴/۴۲ ^{xvi,xvii}	۲۰۶/۱۱±۴/۷۸ ^{xviii}

A میانگین ± انحراف استاندارد میانگین (SD) به‌دست آمده از پنج آزمایش متفاوت. b اعداد با حروف رومی‌های مختلف (i-xviii) نشان دهنده اختلاف آماری معنی‌دار بین گروه‌ها در $p < ۰/۰۵$ و با تجزیه واریانس یک طرفه

گیاهانی که در شرایط دمایی نرمال قرار گرفته‌اند، فعالیت آنتی‌اکسیدانی را به میزان کمتری نشان دادند. ظرفیت آنتی‌اکسیدان در عصاره‌های گیاهچه *D. palmatum* به‌طور قابل توجهی از ۲۸۰/۹۸ میلی‌گرم بر گرم (تحت دمای نرمال) تا ۶۸۲/۲۶ میلی‌گرم بر گرم (تحت دمای پایین) متفاوت بود (جدول ۵-۲). در آزمایشات اندازه‌گیری فعالیت به روش ۲-دی فنیل-۱-پیکریل

هیدرازیل^۱ و ۲-آزین بیس-۳-اتیل بنزو تیا زولین-۶-سولفونیک اسید^۲، گیاهان تحت دمای پایین نشان دادند که بازده بالایی در جارو کردن رادیکال‌های آزاد وجود دارد که به ترتیب مقدار غلظت ۵۰ درصد مهار کنندگی^۳ ($IC_{50} = 11/40$ و $5/69$ گرم بر میلی لیتر) بود.

مقدار فعالیت آنتی اکسیدانی در برابر رادیکال‌های سوپراکسید به بیشترین میزان در گیاهان کشت شده در دمای پایین اختصاص یافت، که میزان ($IC_{50} = 9/21$ گرم بر میلی لیتر) بود. میزان بازدهی لوتئولین O-۷-گلوکوزید در این آزمایش ($IC_{50} = 14/92$ گرم بر میلی لیتر) بود.

لازم به ذکر است عصاره گیاهی کشت شده در گروه دمایی پایین فعال‌ترین ظرفیت آنتی اکسیدان را در کلیه آزمایشات در برداشت. از اطلاعات اولیه در مورد مقادیر کمی در تیمار تنش دمایی پایین می‌توان چنین استنباط کرد که پتانسیل آنتی اکسیدانی این عصاره با بالاترین غلظت فنول کل ارتباط دارد.

پیش از آن، خواص آنتی اکسیدانی چند استخراج *D. palmatum* مورد تجزیه و تحلیل قرار گرفت. به این ترتیب، عصاره متانول از قسمت‌های هوایی *D. palmatum* نشان دهنده کارایی بالا در از بین بردن آنیون رادیکال‌های آزاد DPPH^۴، ABTS^۴ و سوپراکسید با میزان (۲۳/۱۰، ۸/۰ و ۴۴۵/۵ گرم بر میلی لیتر = IC_{50}) بود. مقدار فنل کل ۵۵/۲۸۹ میلی گرم بر گرم عصاره خشک بود و اسید رزمارینیک به عنوان ترکیب مهم پلی فنول میزان آن (۱۰۷/۱۱ میلی گرم بر گرم عصاره خشک) شناخته شد (آپروتوسویی^۴ و همکاران، ۲۰۱۶).

فعالیت بیولوژیکی عصاره گیاه *D. palmatum* وابسته به درجه حرارت کشت می‌باشد. به خصوص، پتانسیل آنتی باکتریایی در برابر ذرات مختلف، از جمله DPPH^۴، ABTS^۴ رادیکال کاتیونی و آنیونی رادیکال سوپراکسید در بالاترین نمونه‌های کشت شده در شرایط تنش سرما بود. قدرت غیرفعال کردن همان عصاره گیاهی در رابطه با اکسید نیتریک (II) و مولکول H_2O_2 و همچنین قابلیت کلاته کردن Fe^{2+} به‌طور قابل توجهی بیشتر از نتایج حاصل شده در سایر

1. 2,2-diphenyl-1-picrylhydrazyl (DPPH)

2. 2,2-azin-bis (3-ethylbenzothiazolin-6-sulphonic acid) (ABTS)

3. Half maximal inhibitory concentration (IC_{50})

4. Aprotosoaie

موارد گروه‌های تجربی و فعالیت آنتی‌اکسیدان مرجع، لووتولین ۷-O-گلوکوزید بود (النیکاو و همکاران، ۲۰۱۱).

۱۸-۵ اثر تنش سرما بر فعالیت آنتی‌اکسیدانی گیاه سرخارگل

اسدی صنم و همکاران (۱۳۹۴) اثر تیمارهای دمای کم بر میزان ظرفیت آنتی‌اکسیدانی گیاه سرخارگل بسیار معنی‌دار بود، با کاهش میزان دما نسبت به دمای شاهد (بدون تنش)، کاهش فعالیت جاروکندگی رادیکال آزاد DPPH دیده شد. بیشترین درصد بازدارندگی DPPH به میزان ۰/۹۳ درصد در تیمار شاهد به دست آمد. با وجود این کمترین، کمینه درصد بازدارندگی (۰/۸۳ درصد) در کمترین دما (۴- درجه سانتی‌گراد) ثبت شد که نسبت به تیمار شاهد (شرایط بدون تنش) با بیشترین درصد بازدارندگی، ۱۰/۷ درصد کاهش نشان داد. پایین بودن اثرات آنتی‌اکسیدانی در گیاهچه‌های سرخارگل می‌تواند احتمالاً به دلیل کاهش مقدار فنل و فلاونوئید کل در دماهای مورد آزمایش (۴ و ۴-) درجه سانتی‌گراد باشد. از طرفی، ممکن است عدم تعادل بین تولید ROSها و ترکیبات آنتی‌اکسیدانی موجب کاهش ظرفیت آنتی‌اکسیدانی شده باشد.

۱۹-۵ اثر تنش سرما بر میزان پروتئین

افزایش میزان پروتئین در گیاه سرخارگل تحت تنش دمایی ۴ درجه سانتی‌گراد نسبت به شاهد، احتمالاً می‌تواند به علت افزایش در سنتز پروتئین‌های ویژه (پروتئین شوک حرارتی و دهیدرین)، افزایش فعالیت آنزیم‌های نیتрат ردوکتاز^۱ و گلوتامین سنتتاز^۲ و فعال شدن آنزیم‌های درگیر در سنتز پروتئین‌ها باشد (اسدی صنم و همکاران، ۱۳۹۴ به نقل از شارما و دیتز^۳، ۲۰۰۹).

1. Nitrate reductase (NR)
2. Glutamine synthetase (GS)
3. Sharma & Dietz

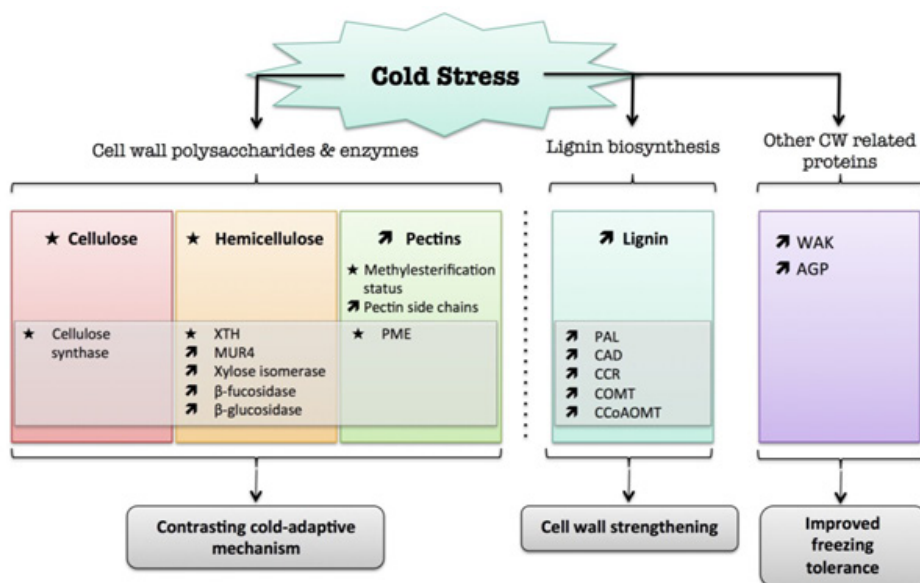
۲۰-۵ اثر تنش سرما بر میزان فنل

در آزمایش اسدی صنم و همکاران (۱۳۹۴) با افزایش شدت تنش به دمای ۴- درجه سانتی‌گراد، میزان فنل به عنوان آنتی‌اکسیدان کاهش معنی‌داری در گیاه سرخار گل نشان داد. این ترکیب آنتی‌اکسیدانی بیشترین میزان کاهش (۱۶/۱ میلی‌گرم گالیک اسید در گرم بافت تر) را در دمای ۴- درجه سانتی‌گراد نشان داد که نسبت به تیمار شاهد با بیشینه میزان فنل (۱۷/۸ میلی‌گرم گالیک اسید در گرم بافت تر ۹/۵ درصد کاهش داشت. در واقع کاهش میزان فنل کل در آزمایش ایشان را می‌توان، به افزایش تولید ROS و خسارت اکسیداتیو در سرخارگل‌های تحت تنش سرما اشاره نمود که موجب افزایش میزان مالون دی‌آلدهید، پروتئین و فعالیت بیشتر آنزیم‌های کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز، پراکسیداز با کاهش گستره دمایی شد. نتایج تجزیه واریانس داده‌های این پژوهش‌گران نشان داد که، اثر تیمار دمایی بر میزان فلاونوئید کل هم، معنی‌دار بود. مقایسه میانگین داده‌های این محققان نشان داد، بیشترین مقدار فلاونوئید کل (۱۲/۳ میلی‌گرم کاتچین^۱ در گرم بافت تر) مربوط به تیمار شاهد (عدم تنش) بود. با کاهش دما به ۴- درجه سانتی‌گراد، فلاونوئیدها به مانند ترکیبات فنلی روند کاهشی را نسبت به شرایط بدون تنش نشان دادند که این کاهش برای دمای ۴ و ۴- درجه سلسیوس، به ترتیب ۱۲/۲ و ۲۶/۱ درصد بود.

۲۱-۵ اثر تنش سرما بر پروفیل دیواره سلولی

اصولاً تنش سرما می‌تواند تغییراتی را در سطح سلول و دیواره سلولی به وجود آورد، از جمله پلی‌ساکاریدها، لیگنین‌ها^۲ و پکتین^۳ و به دنبال آن تغییراتی را نیز در پروفیل اسیدچرب، ترکیبات شیمیایی موجود در اسانس و ترکیبات فنلی به وجود آورد (شکل ۹-۵)، (النیکاو و همکاران، ۲۰۱۱).

1. Catechin
2. Lignin
3. Pectin



شکل ۹-۵ مکانیسم مقاومت دیواره سلولی در شرایط تنش سرما اقتباس از لیگال^۱ و همکاران (۲۰۱۵)

۵-۲۲ تغییرات پروفیل اسیدچرب گیاهچه‌ی *D. palmatum* تحت تنش سرما

در آزمایش النیکاو و همکاران (۲۰۱۱) تأثیر دما بر ترکیب اسیدهای چرب در گیاهچه‌ی *D. palmatum* مورد بررسی قرار گرفت. عملکرد کل اسیدهای چرب *D. palmatum* تحت تیمارهای دمایی نرمال ۱/۲۴٪ (وزن خشک گیاه) و پروفیل اسیدچرب اسید پالمیتیک^۲ (۲۷/۹ درصد)، لینولنیک اسید (۱۴/۶٪)، اسید لینولئیک (۱۴/۱٪) و اسید اولئیک^۳ (۱۱/۳٪) را به خود اختصاص داد.

اثر دمای پایین محیط بر روی گیاهچه‌های *D. palmatum* منجر به افزایش عملکرد کل اسیدهای چرب شد. عملکرد به حدود ۳/۲۲٪ وزن خشک رسید و کاهش نسبی اسیدهای چرب اشباع نسبت به شرایط نرمال مشاهده شد و شرایط درجه حرارت به ویژه (مقادیر اسید پالمیتیک و

1. Le Gall
2. Palmitic acid
3. Oleic acid

اسید آراشیدیک^۱ به ترتیب ۲/۸، ۲/۵ و ۹ برابر) کاهش یافت و افزایش مقدار اسیدچرب اشباع نشده اسید لینولئیک، اسید گواندیک^۲ و اسید اروسیک^۳ به ترتیب (۳/۵، ۱/۹ و ۱/۷ برابر) افزایش یافت. اثر دمای پایین در گیاهچه‌های *D. palmatum* باعث تغییر در نسبت اسیده‌های چرب اشباع به غیر اشباع در مقایسه با کشت در شرایط نرمال (۵۳/۳ و ۲۴٪) در مقابل یکدیگر شد. اسید پالمیتیک اشباع شده، به عنوان اسیدچرب غالب در گیاهچه‌های *D. palmatum* کشت شده در شرایط دمای نرمال به میزان ۹/۲۷٪ بود، در حالی که اسید لینولئیک غیر اشباع در نمونه‌هایی که تحت شرایط دمایی پایین رشد می‌کنند، ۱۹/۳٪ بالاترین میزان را در برداشت (النیکاو و همکاران، ۲۰۱۱).

۲۳-۵ تغییر ترکیبات شیمیایی موجود در اسانس تحت تنش سرما

تغییرات پروفیل ترکیبات شیمیایی موجود در اسانس در گیاهچه‌های *D. palmatum* تحت تنش دمایی پایین نشان داد که در محیط‌هایی با دمای متوسط (۲۰ درجه سانتی‌گراد) ۱/۱٪ و برای گیاه رشد یافته در محیط تحت تنش دمایی پایین ۳/۷٪ بود که در واقع تفاوت معنی‌داری وجود نداشت. مقدار کمی ترکیبات آلیفاتیک و فنولی ساده در هر دو درجه حرارت کشت شده مشاهده شد. غلظت مونوترپن ترانس پینوکامفون^۴ در تمام درجه حرارت دیده شد و از میزان ۳۷/۹٪ به ۴۰/۷٪ متغیر بود (النیکاو و همکاران، ۲۰۱۱).

تأثیر دمای پایین محیط بر روی عملکرد اسانس گیاهچه‌های *D. palmatum* منجر به افزایش جزئی در مقدار مونوترپن‌ها و کاهش قابل توجهی در کل سسکویی‌ترین‌ها در مقایسه با رشد تحت شرایط درجه حرارت نرمال گردید. مقدار کامفن، سیس پینوکاروول^۵، سیس پینوکاریل استات^۶، به ترتیب ۲، ۲/۵ و ۱/۸ برابر نسبت به نمونه‌های رشد یافته در ۲۰ درجه سانتی‌گراد افزایش یافت، کاهش سطوح آلفاتوجن، میرسن، فلاندرل و پی-منتا-۱ و ۴-دین-۷-ال^۷ در ۱/۵، به ترتیب ۳/۲ و ۴

1. Arachidic acid

2. Gondoic acid

3. Erucic acid

4. Trans-pinocamphone

5. Cis-Pinocarveol

6. Cis-Pinocarveol acetate

7. P-Mentha-1,4-dien-7-ol

برابر به ترتیب مشاهده شد.

مقدار کل سسکویی‌ترین در مقایسه با نمونه‌های رشد یافته کمتر از ۲/۹ برابر بود و در شرایط طبیعی می‌توان نتیجه گرفت که شرایط محیطی دمایی در کشت گیاهچه‌های *D. palmatum* باید در نظر گرفته شود تا غلظت مورد نظر ترپنوئید را به دست آورد.

پیش از این گزارش شده است که میزان درجه حرارت مقدار زیادی بر روی خانواده نعناعیان تأثیر می‌گذارد (سنگوان^۱ و همکاران، ۲۰۰۱). کاهش دما ممکن است منجر به تجمع گروه‌های مختلف ترپنوئیدهای فرار در غدد اسانس موجود در سطح برگ گردد (پراکاسا^۲ و همکاران، ۱۹۹۵). در برگ مریم‌گلی باغی بیشترین میزان مونوترپن‌ها تحت تنش سرما مشاهده شد (پوتیوسکی^۳ و همکاران، ۱۹۸۶). اثر مشابهی نیز بر تجمع مونوترپن نعناع فلفلی رشد یافته تحت تنش سرما به‌دست آمد (بوربوت و لومیس^۴، ۱۹۶۷ و کلارک و مناری^۵، ۱۹۸۰).

داده‌های به دست آمده نشان دهنده یک شباهتی از پاسخ‌های فیزیولوژیکی ناشی از تنش دمایی است که قبلاً در گیاهان بابونه و *D. palmatum* شناسایی شده است، به این ترتیب تولید اسانس در *D. palmatum* به دلیل مدولاسیون خاص، به شدت تحت تأثیر تنظیمات دمایی قرار می‌گیرد (النیکاو و همکاران، ۲۰۱۱).

۲۴-۵ تغییرات ترکیبات فنلی گیاهچه‌های *D. palmatum* کشت شده تحت تنش سرما

دو ترکیب مهم فنلی لوتئولین و آکاستین به ترتیب در زمان بازدارندگی^۶ (۲۹/۱۱ و ۳۸/۱۰) در *D. palmatum* شناسایی شد. مقدار او-مالونیل-آربوتین^۷ در یک نمونه کشت شده *D. palma-tum* در شرایط دمای نرمال ۳/۲ برابر کمتر نسبت به ارقام رشد یافته در دمای پایین محیط (۱/۲۴ میلی‌گرم بر گرم) بود (النیکاو و همکاران، ۲۰۱۷). مقدار آربوتین به مقدار ناچیزی در هر دو گروه

1. Sangwan

2. Prakasa

3. Putievsky

4. Burbott & Loomis

5. Clark & Menary

6. Retention time (RT)

7. O-malonyl-arbutin

آزمایشی تحت تنش سرما و دمای نرمال تغییر کرد. تفاوت‌های کیفی در پروفیل فنیل پروپانوییدی در همه گروه‌های آزمایشی وجود نداشت. مقدار بالای اسید کافئویلیکونیک^۱ (گای^۲ و همکاران، ۲۰۰۸ و سفرونو^۳، ۲۰۱۶) برای گیاه *D. palmatum* مشخص شد، در واقع به این ترتیب که گروه دمایی نرمال مقدار اسید کافئویلیکونیک بیشتری نسبت به شرایط تنش سرمایی داشتند. با این حال، سطح کافئین^۴ (دسیاتکین^۵ و همکاران، ۲۰۱۵) و اسیدهای رزمارینیک (گئورگیوا و لیچنتنالت^۶، ۲۰۰۶) برای نمونه‌هایی که تحت تنش سرمایی شدید قرار گرفتند، بیشترین مقدار را به خود اختصاص دادند.

فلونورید گلیکوزیدها^۷ با شرایط آب و هوایی مانند درجه حرارت تحت تأثیر قرار می‌گیرد. درجه حرارت پایین باعث افزایش کل فلاونوئیدها می‌شود که به عنوان اجزای محافظ و مسئول حفاظت از گیاهان در مقابل آسیب به عنوان یک نتیجه آنزیمی است که مقادیر بالاتری از انواع ROS را مهار می‌کنند (نیوگارت^۸ و همکاران، ۲۰۱۲ و کلیمو^۹ و همکاران، ۲۰۰۸).

در حال حاضر، بیوسنتز القا شده از گلیکوزیدهای لوتئولین^{۱۰} به عنوان یک پاسخ احتمالی فرض شده است. علاوه بر این، نشان داده شده است که فعالیت‌های آنتی‌اکسیدانی بالاتر از آپجینین مربوط به گلیکوزیدهای آن‌ها است که در واقع با توجه به اهمیت آن‌ها در پاسخ به تنش سرما گزارش شده است (النیکاو و همکاران، ۲۰۱۴).

لازم به ذکر است که آکاستین-او-استیل-هگزوساید^{۱۱} در شرایط دمایی نرمال شناسایی نشد. حداکثر مقدار گلیکوزیدهای آکاستین^{۱۲} در گروه دمایی پایین به میزان (۱/۴۱ میلی گرم بر گرم) که بیش از ۲/۵ برابر مقدار ترکیبات مشابه در گروه دمایی نرمال است. اطلاعات موجود حاصل از نتایج

1. Caffeoylquinic acid (CQA)

2. Guy

3. Safronov

4. Caffeine

5. Desyatkin

6. Georgieva & Lichtenthaler

7. Glycosyl fluorides

8. Neugart

9. Klimov

10. Luteolin -glucoside

11. Acacetin-O-acetyl-hexoside

12. Acacetin glycosides

موهب و همکاران (۲۰۱۱) نشان می‌دهد که افزایش مقدار فلاونوئیدها می‌تواند با مقادیر مشابه با افزایش فعالیت آنزیم او-متیل ترانسفراز^۱ در طی تنش سرما داشته باشد.

تنوع قابل توجهی در پروفیل‌های آگلیکون فلاون و فلاونون^۲ گیاهچه‌های *D. palmatum* در تمام شرایط دمایی مشاهده شد. آگلیکون‌های رایج مانند آپیجنین (اسپالت^۳ و همکاران، ۲۰۱۳) و لووتولین (مارین^۴ و همکاران، ۱۹۹۱) در هر دو گروه آزمایشی تشخیص داده شد. با این حال، مقدار لووتولین^۵ بیشتر از ۱۰ برابر در گیاهان تحت تنش دمایی پایین در گیاهچه‌های *D. palmatum* که تحت شرایط دمایی نرمال کشت شدند، بودند (النیکاو و همکاران، ۲۰۱۱).

علاوه بر این، وجود آگلیکون‌های فلوئور نادر متشکل شده مانند آکسستین (نژادعلی و همکاران، ۲۰۱۰)، ایزوتایموسین^۶ (سنبل و همکاران، ۲۰۱۰)، سالویگینین^۷ (اسماعیلی و همکاران، ۲۰۱۴) و جنک وانین (سنبل و همکاران، ۲۰۱۲) تنها در گیاهانی که در شرایط دمایی پایین بودند آشکار گردید. مجموع آگلیکون‌های فلاون در این گروه (۱۴/۶ میلی گرم بر گرم) به میزان قابل توجهی بیش از مقدار آن بود و مقدار ترکیبات آگلیکون در محیط دمایی پایین (۷۴/۱ میلی گرم بر گرم) بود (النیکاو و همکاران، ۲۰۱۱). فلاونون اریدیکتیلول^۸ در گروه دمایی نرمال در مقادیر کمتر از ۲/۹ برابر نسبت به گیاهان کشت شده در شرایط تنش سرما بود، شناسایی شد در حالی که ناريجنين^۹ تنها تحت شرایط سرما مشاهده گردید. بنابراین، تحت تنش سرما مشخص شد که گیاهان غلظت آگلیکون‌های آزاد، از جمله فلاونوئیدهای پلی متوکسیله شده^{۱۰} را افزایش می‌دهند (کرول و همکاران، ۱۹۸۸ و کرول و همکاران، ۲۰۱۵).

درجه حرارت پایین به‌طور مثبت بر فراوانی کرک‌ها در سطح برگ تأثیر می‌گذارد. در واقع موم این

1. O-methyltransferase (OMT)
2. Flavone and flavanone aglycones
3. Schulte
4. Marin
5. Luteolin
6. Isothymusin
7. Salvigenin
8. Flavanone eriodictyol
9. Naringenin
10. Polymethoxylated flavonoids

مکانیسم را ایجاد می‌کند که بافت‌های گیاهی را از تنش سرما محافظت می‌کند (امید^۱ و همکاران، ۲۰۱۲). آگلیکون فلاونوئید لیوفیل (پلی هیدروکسیله و پلی متوکسیله شده)^۲ با پیوند کوالانسی به کریستال یا متصل به موم‌ها پیوند برقرار می‌کند (یاتس و رز^۳، ۲۰۱۳ و پفاندل^۴ و همکاران، ۱۹۹۸). بنابراین حضور آگلیکون فلاونوئید پلی متوکسی شده نقش مهمی را در اولین مکان، جهت دفاع گیاه در برابر تنش‌های غیر زیستی، مانند تنش سرما ایفا می‌کند. بنابراین، قرار دادن گیاهچه‌های *D. palmatum* در معرض تنش دمایی بالا و پایین منجر به تغییرات قابل توجهی در متابولیسم ترکیبات فنلی می‌گردد (النیکاو و همکاران، ۲۰۱۱).

۲۵-۵ تغییرات کربوهیدرات‌های گیاهچه‌های *D. palmatum* تحت تنش سرما

سطوح گلوکز و الیگوساکارید در گیاهچه‌های *D. palmatum* به تدریج در طول دوره تیمار دمایی پایین افزایش یافت (النیکاو و همکاران، ۲۰۱۱). غلظت کل مونو و الیگوساکاریدها در گیاهچه‌های *D. palmatum* تحت دمای نرمال به ترتیب به میزان (۲۴۳/۹۵) میلی گرم بر گرم و تحت دمای پایین از (۵۴/۹۹) میلی گرم بر گرم افزایش یافته است. تفاوت بین مقادیر قند جدا شده در گروه‌های دمایی ۲۰ و ۱ درجه سانتی گراد ۱/۶، ۴/۸، ۱۰/۸ و ۲۲/۶ به ترتیب برای گلوکز، ساکارز، رافینوز و استیکوز مشخص گردیدند (النیکاو و همکاران، ۲۰۱۱).

مطالعات قبلی نشان داده است که قندهای محلول دارای وزن مولکولی پایین نقش کلیدی را در تحمل به دمای پایین در گیاهان دارند. غلظت گلوکز و ساکارز ممکن است چندین بار در معرض دمای پایین افزایش یابد (بوهنرت و شولوا^۵، ۱۹۹۸ و کائو و همکاران، ۲۰۱۴). تجمع ساکاروز و قند باعث تقویت عملکرد حفاظت کننده‌های اسمزی می‌گردد که در واقع به دنبال آن ثبات غشای سلولی و حفظ فشار تورگر می‌گردد (امامی بیستگانی و همکاران، ۲۰۱۷).

1. Amid

2. Lipophilic flavonoid aglycons (polyhydroxylated and polymethoxylated)

3. Yeats & Rose

4. Pfundel

5. Bohnert & Sheveleva

رافینوز^۱ و استاکیوز^۲ به ویژه با شرایط سرما، دمای پایین و رطوبت افزایش می‌یابد (ون دن انده^۳، ۲۰۱۳). واکنش ساده پروفیل قند گیاهچه‌های *D. palmatum* تحت دمای پایین برای محصولات متحمل در برابر سرما بود: افزایش در سطح مونوساکارید و الیگوساکارید نیز تحت تنش سرما مشاهده شد. سازگاری با سرما، همچنین باعث تغییر در پلی‌ساکاریدهای غیر ساختاری یا ذخیره شده در گیاهان می‌شود، به عنوان مثال نشاسته یا پلی‌ساکارید دیواره یونولین و دیواره سلولی مانند پکتین و پلیمرهای مرتبط با پکتین دچار تغییراتی می‌شوند (لیگال و همکاران، ۲۰۱۵). کربوهیدرات محلول آنالیز شده دارای مقدار زیادی اورونیک اسید است که از ۴۳/۵۷ به ۴۶/۱۶ درصد افزایش یافته است. غلظت پروتئین نیز از (۲/۷۵-۲/۶۱٪) تغییر یافته است (جدول ۵-۳). (النیکاو و همکاران، ۲۰۱۱).

تمام نمونه‌های کربوهیدرات محلول آنالیز شده یک واکنش مثبت به ید و معرف ید نشان دادند و حضور نشاسته و پروتئین‌های آرابینوگالاکتان^۴ به ترتیب مشاهده شد (النیکاو و همکاران، ۲۰۱۱). هیچ واکنشی با رزورسینول و معرف فالینگ^۵ و نشان دهنده عدم وجود اینولین بود. فسفرهای پلی‌ساکارید از اسید گالاکتورونیک^۶، گالاکتوز، گلوکز و آرابینوز^۷ با نسبت ۱:۴:۲:۶:۱، ۱،۴ و ۲:۴:۴ و ۷ برای گیاهان رشد یافته تحت دمای نرمال و دمای پایین به ترتیب تشکیل شده است. ساختار ترکیبات کمی عبارت بودند: از مانوز^۸، رامنوز^۹، گلوکورونیک اسید^{۱۰} و مونومرهای همچون زایلوز^{۱۱} و ریروز^{۱۲} هستند. بنابراین ترکیب پلی‌ساکارید گیاهچه‌های *D. palmatum* به نظر می‌رسد ترکیبی از نشاسته، آرابینوگالاکتان و یا ترکیب پیچیده‌ی پروتئینی تشکیل شده و اجزای پکتین با مقدار اورونیک^{۱۳} بالا می‌باشد (النیکاو و همکاران، ۲۰۱۱).

-
1. Raffinose
 2. Stachyose
 3. Van den Ende
 4. Arabinogalactan
 5. Resorcinol and Fehling's reagent
 6. Galacturonic acid
 7. Arabinose
 8. Mannose
 9. Rhamnose
 10. Glucuronic acid
 11. Xylose
 12. Ribose
 13. Uronic

جدول ۵-۳) عملکرد پلی ساکارید خام محلول در آب (RWSP) گیاه *D. palmatum* تحت شرایط مختلف دمایی کشت شده، خصوصیات کلی آن‌ها و ترکیب مونوساکارید از اقتباس از النیکاو و همکاران (۲۰۱۷)

صفات	دما	
	۲۰	۱
عملکرد پلی ساکارید خام محلول در آب	$0.04 \pm 2/29$	$9/86 \pm 0/20$
خصوصیات کلی پلی ساکارید خام محلول در آب		
مقدار درصد پروتئین	$0.07 \pm 2/61$	$0.09 \pm 2/75$
اورونیک اسید	$1/01 \pm 43/57$	$1/14 \pm 46/16$
واکنش با ید (نشاسته)	مثبت	مثبت
واکنش با ریزورنیکول (اینولین)	منفی	منفی
واکنش با معرف یاریو	مثبت	مثبت
واکنش با معرف فهلینگ	مثبت	مثبت
ترکیبات مونوساکاریدی (پلی ساکارید خام محلول در آب)		
آرابینوز	۱۰/۱	۱۰/۲
گالاکتوز	۲۶/۱	۲۷/۷
گلوکز	۱۴/۴	۱۰/۲
فروکتوز	۰/۱	۰/۱
مانوز	۴/۳	۰/۴
رافینوز	۱/۹	۱/۷
ریبوز	Tr	Tr
زایلوز	Tr	Tr
گالاکتوز A	۴۱/۲	۴۴/۶
گلوکتوز A	۱/۸	۱/۴

Tr., traces

باتوجه به ترکیب مونوساکارید نمونه‌های پلی‌ساکارید خام محلول در آب^۱، دو تغییرات آشکار مشاهده شده با کل پلی‌ساکارید در گیاهچه‌های *D. palmatum* که در دمای پایین رشد می‌کند باید ذکر شود: (۱) مقدار گلوکزهای پلی‌ساکارید خام محلول در آب (RWSP) پس از افزایش دمای کشت افزایش یافت و (۲) مقدار اسید گالاکتوورونیک، گالاکتوز و آرابینوز در (RWSP) پس از کاهش دمای کشت افزایش می‌یابد. این رویداد ممکن است ناشی از تأثیر تنش سرما بر روی پلیمرهای گلوکزی (نشاسته) موجود در گیاه باشد و مقدار آن معمولاً در دمای پایین به دلیل هیدرولیز کاهش می‌یابد (پولوک و لوید^۲، ۱۹۸۷ و تارکسکی^۳ و همکاران، ۲۰۱۵). بدین ترتیب می‌توان اظهار نمود که پاسخ پروفیل اسید چرب و ترکیبات شیمیایی موجود در اسانس موجود در گیاه *D. palmatum* به تنش سرما متفاوت است و به شدت تحت تأثیر قرار می‌گیرد (النیکاو و همکاران، ۲۰۱۷).

1. Raw water-soluble polysaccharides (RWSP)
 2. Pollock & Lloyd
 3. Tarkowski

فهرست منابع

- ابراهیمی، م.، مختاری، آ و امیری، ر. ۱۳۹۶. بررسی تأثیر محیط کشت و پارامترهای فیزیکی نور و دما بر تکثیر درون شیشه-ای گیاه استویا (*Stevia rebaudiana* Bertoni). دو ماهنامه علمی- پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۳۳ (۳): ۳۸۵-۳۷۳.
- اسدی صنم، س.، زواره، م.، پیردشتی، ه.، سفیدکن، ف و نعمت‌زاده، ق. ع. ۱۳۹۴. بررسی پاسخ‌های بیوشیمیایی و فیزیولوژیک گیاه دارویی سرخارگل (*Echinacea purpurea* (L) Moench) به تنش دمای پایین. فرآیند و کارکرد گیاهی. ۴ (۱۲).
- بخشنده، ع. م. ۱۳۹۱. جزوه درسی فیزیولوژی تنش‌های محیطی. دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان.
- پوراسماعیل، م و شریفی، م. ۱۳۸۲. بررسی اثر تیمار سرما و برخی سیتکینین‌ها در رفع خواب بذرهای زیره سیاه. تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۱۹ (۲): ۱۹۳-۱۸۳.
- جانعلی‌زاده، م. ۱۳۹۱. ارزیابی تحمل به سرمای اکوتیپ‌های بارهنگ سرنیزه‌ای (*Plantago lanceolata* L.) در شرایط کنترل شده. پایان‌نامه کارشناسی ارشد زراعت. دانشگاه فردوسی مشهد.
- حسین‌پور قزوینی، ع. ا.، علیزاده، م. ع.، جعفری، ع. ا و ولدآبادی، ع. ر. ۱۳۹۱. اثر تیمارهای خراش دهی سرما و پس‌رسی در شکستن خواب بذر هشت اکوتیپ از چهار گونه مرزه (*Satureja*) به روش استاندارد جوانه‌زنی. فصلنامه علمی- پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۲۸ (۱): ۵۸-۴۸.
- خورسندی، ط.، نظامی، ا.، کافی، م و گلدانی، م. ۱۳۹۳. اثرات سرمای دیررس بهاره بر گیاه سیاه‌دانه (*Nigella sativa* L.) تحت شرایط کنترل شده. نشریه‌ی پژوهش‌های زراعی ایران. ۱۲ (۴): ۶۷۶-۶۶۵.
- راهنما، ا. ۱۳۸۹. فیزیولوژی گیاهی. انتشارات پوران پژوهش. ۳۹۹ صفحه.

سلطانی، ا. ۱۳۸۲. فلور سانس کلروفیل و کاربرد آن. انتشارات دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان.

سلیمانی، ع.، لسانی، ح و طبائی عقدایی، س. ر. ۱۳۸۴. مطالعه تأثیر سرمای مصنوعی و طبیعی بر روی برخی شاخص‌های مورفولوژیک و فیزیولوژیک ارقام زیتون. فصلنامه پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۲۱ (۲): ۱۵۹-۱۵۱.

سیاهمرگویی، آ.، عزیزی، گ.، نظامی، ا و جهانی کندی، م. ۱۳۹۰. بررسی تحمل به یخ‌زدگی اکوتیپ‌های رازیانه رشد یافته در مزرعه تحت شرایط کنترل شده. نشریه علوم باغبانی (علوم و صنایع کشاورزی). ۲۵ (۱): ۶۴-۷۲.

شمس، ز.، عصاره، م. ح.، انتشاری، ش.، متینی‌زاده، م و قمری زارع، ع. ۱۳۹۰. تأثیر تنش سرما بر فعالیت پراکسیداز در نهال‌های اکالیپتوس. دو فصلنامه علمی-پژوهشی تحقیقات ژنتیک و اصلاح گیاهان مرتعی و جنگلی ایران. ۱۹ (۲): ۳۱۳-۳۰۴.

علیزاده، م و عیسوند، ح. ۱۳۸۰. بررسی درصد جوانه‌زنی، سرعت تجمع‌ی جوانه‌زنی و شاخص بنیه بذر ۹ گونه دارویی تحت شرایط آزمایشگاه مطلوب و پیش سرما. تحقیقات ژنتیک و اصلاح گیاهان مرتعی و جنگلی ایران. ۷: ۱۴۶-۱۳۳.

موسوی، ث.، ارزانی، ک.، حسینی مزینانی، م و یدالهی، ع. ۱۳۹۴. بررسی واکنش ارقام تجاری زیتون (*Olea europaea* L.) به تنش سرما با استفاده از روش نشت یونی و اندازه‌گیری کربوهیدرات محلول کل. نشریه تولید و فرآوری محصولات زراعی و باغی. ۵ (۱۶): ۹۴-۸۵.

نبئی، م.، روشندل، پ و محمدخانی، ع. ر. ۱۳۹۰. روش‌های مؤثر در شکست خواب و افزایش جوانه‌زنی بذر ریواس (*Rheum ribes* L.). فصلنامه علمی-پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۲۷ (۲): ۲۲۳-۲۱۲.

نظامی، ا.، ج. نباتی، ا.، برزویی، ع. کمندی، ع. معصومی، و م. صالحی. ۱۳۸۹. ارزیابی تحمل به یخ‌زدگی ارقام جو (*Hurdeum vulgar*) در مرحله گیاهچه‌ای تحت شرایط

کنترل شده. مجله تنش‌های محیطی در علوم زراعی. ۳ (۱): ۹-۲۲.

Al-Fageeh, M. B and Mark Smales, C., 2006. Control and regulation of the cellular responses to cold shock: the responses in yeast and mammalian systems. *Biochemistry Journal*. 397: 247–259.

Allen, D. J and Ort, D. R. 2001. Impacts of chilling temperatures on photosynthesis in warm climate plants. *Trends In Plant Science*. 6: 36-41.

Amid, A., Lytovchenko, A., Fernie, A. R., Warren, G and Thorlby, G. J. 2012. The sensitive to freezing3 mutation of *Arabidopsis thaliana* is a cold-sensitive allele of homomeric acetyl-CoA carboxylase that results in cold-induced cuticle deficiencies. *Journal of Experimental Botany*. 14: 5289–5299.

An, D., Yang, J and Zhang, P. 2012. Transcriptome profiling of low temperature treated cassava apical shoots showed dynamic responses of tropical plant to cold stress. *BMC Genomics* 13:1-24.

Anisko, T and Lindstrom, M. 1995. Applying the Richards function in freezing tolerance determination with electrolyte and phenolic leakage techniques. *Physiologia Plantarum*. 95: 281-287.

Aprotosoiaie, A. C., Mihai, C. T., Vochita, G., Rotinberg, P., Trifan, A., Luca, S. V., Petreus, T., Gille, E and Miron, A. 2016. Antigenotoxic and antioxidant activities of a polyphenolic extract from European *Dracocephalum moldavica* L. *Industrial Crop and Products*. 79: 248–257.

Awasthi, R., Bhandari, K and Nayyar, H., 2015. Temperature stress and redox homeostasis in agricultural crops. *Frontiers of Environmental Science & Engineering*.

Bartolozzi, F., Mencuccini, M and Fontanazza, G. 2001. Enhancement of frost tolerance in olive shoots in vitro by cold acclimation and sucrose increase in the culture medium. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*. 67: 299-302.

Bohnert, H. J and Sheveleva, E. 1998. Plant stress adaptations—Making metabolism move. *Current Opinion in Plant Biology*. 1: 267–274.

Bradáčová, K., Weber, N. F., Morad-Talab, N., Asim, M., Imran, M., Weinmann, M and Neuman, G. 2016. Micronutrients (Zn/Mn), seaweed extracts, and plant growth-promoting bacteria as cold-stress protectants in maize. *Chemical and Biological Technologies in Agriculture*. 3:19.

Burbott, A. J and Loomis, W. D. 1967. Effects of light and temperature on the monoterpenes of peppermint. *Plant Physiology*. 42: 20–28.

Cansev, A and Gulen Hand Eris, A. 2009. Cold-hardiness of olive (*Olea europaea* L.) cultivars in cold acclimated and non-acclimated stages: seasonal alteration of antioxidative enzymes and dehydrin-like proteins. *Journal of Agricultural Science*. 147: 51-61.

Cao, Y. Y., Tao Yang, M., Li, X., Qing, Z., Juan, X., Ji, W and Bai, G. 2014. Exogenous sucrose increases chilling tolerance in cucumber seedlings by modulating antioxidant enzyme activity and regulating proline and soluble sugar contents. *Scientia Horticulturae*. 179:67-77.

Clark, R. J and Menary, R. C. 1980. Environmental effects on peppermint (*M. piperita* L.) effect of day length, photon flux density, night and day temperature on yield and composition of peppermint oil. *Australian Journal of Plant Physiology*. 7: 685–692.

Desyatkin, R., Fedorov, A., Desyatkin, A and Konstantinov, P. 2015. Air temperature changes and their impact on permafrost ecosystems in Eastern Siberia. *Journal of Thermal Science*. 19, S351–S360.

Emami Bistgani, Z., Siadat, S. A., Bakhshandeh, A., Ghasemi Pirbalouti, A and Hashemi, M. 2017. Interactive effects of drought stress and chitosan application on physiological characteristics and essential oil yield of *Thymus daenensis* Celak. *The Crop Journal*. 5: 407–415.

Eremina, M., Rozhon, W and Poppenberger, B. 2016. Hormonal control of cold stress responses in plants. *Cellular and Molecular Life Sciences*. 73: 797–810.

Erikson, M. E and Webb, A. A. R. 2011. Plant cell responses to cold are all about timing. *Plant Biology*. 14: 731-737.

Eris, A., Gulen, H., Barut, E and Cansev, A. 2007. Annual patterns of total soluble sugars and proteins related to coldhardiness in olive (*Olea europaea* L. ‘Gemlik’). *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*. 82: 597-604.

Esimi, N and Atici, O. 2016. Relationships between some endogenous signal compounds and the antioxidant system in response to chilling stress in maize (*Zea mays* L.) seedlings. Turkish Journal of Biology. 40: 37–44.

Esmaeli, M. A., Sonboli, A and Mirjalili, M. H. 2014. Oxidative stress protective effect of *Dracocephalum multicaule* essential oil against human cancer cell line. Natural Product Research. 28: 848–852.

Fan, J., Ren, J., Zhu, W., Amombo, E., Fu, J and Chen, L. 2014. Antioxidant responses and gene expression in bermudagrass under cold stress. Journal of the American Society for Horticultural Science. 139: 699–705.

Georgieva, K and Lichtenthaler, H. K. 2006. Photosynthetic response of different pea cultivars to low and high temperature treatments. Photosynthetica. 44: 569–578.

Glaszmann, J. C., Kaw, R. N and Khush, G. S. 1990. Genetic divergence among cold tolerant rices (*Oryza sativa* L.). Euphytica. 45: 95–104.

Gusta, L. V and Wisniewski, M. 2013. Understanding plant cold hardiness: an opinion. Physiologia Plantarum. 147: 4-14.

Guy, C., Kaplan, F., Kopka, J., Selbig, J and Hinch, D. K. 2008. Metabolomics of temperature stress. Physiologia Plantarum. 132: 220–235.

Hana, B and Bischof, J. C. 2004. Direct cell injury associated with eutectic crystallization during freezing. Society for Cryobiology. 48: 8-21.

Jackson, M. B., Ishizawa, K and Ito, O. 2009. Evolution and mechanisms of plant tolerance to flooding stress. Annals of Botany. 103: 137-42.

Janska, A., Marsil, P., Zelenkova, S and Ovesna, J. 2010. Cold stress and acclimation-what is important for metabolic adjustment? Plant Biology. 12: 395-405.

Johnson, A. M., Huiwer, Z., Thioaraja, M. R and Saini, H. S. 1991. Role of abscisic acid in the induction of freezing tolerance in *Brassica napus* suspension-cultured cell. Plant Physiology. 95: 1024-1028.

Klimov, S. V., Burakhanova, E. A., Dubinina, I. M., Alieva, G. P., Sal'nikova, E. B., Olenichenko, N. A., Zagorskina, N. V and Trunova, T. I. 2008. Suppression of the source activity affects carbon distribution and frost hardiness of vegetating winter wheat plants. Russian Journal of Plant Physiology. 55: 308–314.

Kopyra, M. and Gwozdz, E. A. 2003. Nitric oxide stimulates seed germination and counteracts the inhibitory effect of heavy metals and salinity on root growth of *Lupinus luteus*. Plant Physiology and Biochemistry 41: 1011-1017

Krol, M., Huner, N. P. A and McIntosh, A. 1988. Chloroplast biogenesis at cold hardening temperatures. Development of photosystem I and photosystem II activities in relation to pigment accumulation. Photosynthesis Research. 14: 97-112.

Krol, A., Amarowicz, R and Weidner, S. 2015. The effects of cold stress on the phenolic compounds and antioxidant capacity of grapevine (*Vitis vinifera* L.) leaves. Journal of plant physiology. 189:97-104.

Le Gall, H., Philippe, F., Domon, J. M., Gillet, F., Pelloux, J and Rayon, C. 2015. Cell wall metabolism in response to abiotic stress. Plants Science. 16: 112-166.

Le Gall, H., Philippe, F., Domon, J.M., Gillet, F., Pelloux, J and Rayon, C. 2015. Cell Wall Metabolism in Response to Abiotic Stress. Plants. 4:112-166.

Li, Q. Y., Niu, H. B., Yin, J., Wang, M. B., Shao, H. B., Deng, D. Z., Chen, X. X., Ren, J. P and Li, Y. C. 2008. Protective role of exogenous nitric oxide against oxidative stress induced by salt stress in barley (*Hordeum vulgare*). Colloids and Surfaces B: Biointerfaces. Journal. 56: 220-225.

Ma, B. L., Morison, M. J and Videng, H. D. 1995. Leaf greenness and photosynthetic rates in soybean. Crop Science. 35: 1411-1414.

Marin, P. D., Sajdl, V., Kapor, S., Tatic, B and Petkovic, B. 1991. Fatty acids of the Saturejoideae, Ajugoideae and Scutellarioideae (Lamiaceae). Phytochemistry Journal. 30: 2979-2982.

Moheb, A., Ibrahim, R. K., Roy, R and Sarhan, F. 2011. Changes in wheat leaf phenolome in response to cold acclimation. Phytochemistry Journal. 72: 2294-2307.

Murillo-Amador, B., Morales-Prado, L. E., Troyo-Diéguez, E., Córdoba-Matson, M. V., Hernández-Montiel, L. G., Rueda Puente, E. O and Nieto-Garibay, A. 2015. Changing environmental conditions and applying organic fertilizers in *Origanum vulgare* L. Front. Plant Science. 6: 549.

Murillo-Amador, B., Nieto-Garibay, A., López-Aguilar, R., Troyo-Diéguez, E., Rueda Puente, E. O., Flores-Hernández, A and Ruiz-Espinosa, F. H. 2013. Physiological, morphometric characteristics and yield of *Origanum vulgare* L. and *Thymus vulgaris* L. exposed to open-field and shade-enclosure. *Industrial Crop and Products*. 49: 659–667.

Neugart, S., Klaring, H. P., Zietz, M., Schreiner, M and Rohn, S. 2012. The effect of temperature and radiation on flavonol aglycones and flavonol glycosides of kale (*Brassica oleracea* var. sabellica). *Food Chemistry Journal*. 133: 1456–1465.

Nezhadali, A., Khazaeifar, A., Akbarpour, M and Masrournia, M. 2010. Chemical composition of essential oil and antibacterial activity of *Dracocephalum subcapitatum*. *Journal of Essential Oil Bearing Plants*. 13: 112–117.

Nezami, A., S. Sanjani, M. Ziaee, M. Bannayan Awal, M. R. Soleimani, and M. Nasiri- Mahalati. 2012. Evaluation of freezing tolerance of Cumin (*Cuminum cyminum* L.) under controlled conditions. *Agricultura – Știință și practică*. 1(2): 75-84.

Olennikov, D. N and Tankhaeva, L. M. 2011. A quantitative assay for total fructans in burdock (*Arctium spp.*) roots. *Russian Journal of Bioorganic Chemistry*. 37: 893–898.

Olennikov, D. N., Stolbikova, A. V., Rokhin, A. V., Khobrakova, V. B and Tankhaeva, L. M. 2011. Polysaccharides from Fabaceae. V. Glucan from *Sophora flavescens* roots. *Chemistry of Natural Compounds*. 47: 1–6.

Olennikov, D. N., Kashchenko, N. I and Chirikova, N. K. 2014. A novel HPLC-assisted method for investigation of the Fe²⁺-chelating activity of flavonoids and plant extracts. *Molecules Journal*. 19: 18296–18316.

Olennikov, D. N., Kashchenko, N. I and Chirikova, N. K. 2017. Meadowsweet teas as new functional beverages: Comparative analysis of nutrients, phytochemicals and biological effects of four *Filipendula* species. *Molecules Journal*. 27: 16.

Olennikov, D. N., Chirikova, N. K., Kashchenko, N. I., Gornosta, T. G., Selyutina, Y. I and Zilfikarov, I. N., 2017. Effect of Low Temperature Cultivation on the Phytochemical Profile and Bioactivity of Arctic Plants: A Case of *Dracocephalum palmatum*. *International journal of Molecular Science*. 1-29

Ortega, F and Peragon, J. 2009. The response of phenylalanine ammonialyase, polyphenol oxidase and phenols to cold stress in the olive tree (*Olea europaea* L. cv. Picual). Journal of the Science of Food Agriculture. 89: 1565–1573.

Palliotti, A and Bongi, G. 1996. Freezing injury in the olive leaf and effects of mefluidide treatment. Journal of American Society for Horticultural Science. 71: 57-63.

Palta, J. P., Levitt, J and Stadelmann, E. J. 1977. Freezing injury in onion bulb cells: Evaluation of the conductivity methods and analysis of ion and sugar flux from injured cells. Plant Physiology. 60: 393-70.

Pfundel, E. E., Agati, G and Cerovic, Z. G. 1998. Optical properties of plant surfaces. In Biology of the Plant Cuticle; Riederer, M., Muller, C., Eds.; Blackwell: Oxford, UK, 2006.

Poirier, M., Lacointe, A and Ameglio, T. 2010. A semi-physiological model of cold hardening and dehardening in walnut stem. Tree Physiology. 30: 1555-1569.

Pollock, C. J and Lloyd, E. J. 1987. The effect of low temperature upon starch, sucrose and fructan synthesis in leaves. Annals of Botany. 60: 231–235.

Prakasa Rao, E. V. S., Rao, R. S. G and Ramesh, S. 1995. Seasonal variation in oil content and its composition in two chemotypes of scented geranium (*Pelargonium spp.*). Journal of Essential Oil Research. 7: 159–163.

Prasil, I. T., Prasilova, P and Marik, P. 2007. Comparative study of direct and indirect evaluation of frost tolerance in barley. Field Crops Research. 102: 1-8.

Putievsky, E., Ravid, U and Dudai, N. 1986. The influence of season and harvest frequency on essential oil and herbal yields from a pure clone of sage grown under cultivated conditions. Journal of Natural Products. 49: 326–329.

Qrunfleh, M. M. 1991. Studies on the hawthorn (*Crataegus azarolus*): II Changes in abscisic acid content during cold stratification in relation to seed germination. The Journal of Horticultural Science. 66: 223-226.

Rashed Mohassel, M. H., Nezami, A., Bagheri, A., Hajmohammadnia,

K and Bannayan, M. 2009. Evaluation of freezing tolerance of two fennel (*Foeniculum vulgare* L.) ecotypes under controlled conditions. Journal of Herbs, Spices and Medicinal Plants. 15: 131–140.

Rezaei, S., Afshar Mohammadian, M., Malekroudi, M. R. 2013. The impact of cold stress on two olive cultivars. Journal of Plant Process and Function. 1:1-11.

Sadhu, S., Thirumdas, R., Deshmukh, R.RD., Annapure, U. S. 2017. Influence of cold plasma on the enzymatic activity in germinating mung beans (*Vigna radiate*). LWT - Food Science and Technology. 78:91-104.

Safronov, V. M. 2016. Climate change and mammals of Yakutia. Biology Bulletin. 43: 1256–1270.

Said-Al Ahl, H. A. H and Abdou, M. A. A. 2009. Impact of water stress and phosphorus fertilizer on fresh herb and essential oil content of dragonhead. International Agrophysics. 23: 403–407.

Sangwan, N. S. A., Farooqi, H. A., Shabih, F and Sangwan, R. S. 2001. Regulation of essential oil production in plants. Plant Growth Regulation. 34: 3–21.

Schreiber, S. G., Hamann, A., Hacke, U. G and Thomas, B. R. 2013. Sixteen years of winter stress: an assessment of cold hardiness, growth performance and survival of hybrid poplar clones at a boreal planting site. Plant, Cell and Environment. 36: 419-429.

Schulte, L. R., Ballard, T., Samarakoon, T., Yao, L., Vadlani, P., Staggenborg, S and Rezac, M. 2013. Increased growing temperature reduces content of polyunsaturated fatty acids in four oilseed crops. Industrial Crop and Products. 51: 212–219.

Sharma, S. S and Dietz, K. J. 2009. The relationship between metal toxicity and cellular redox imbalance. Trends in Plant Science. 14: 43–50.

Shi, Q., Fei, D., Wng, X and Wei, M. 2007. Exogenous nitric oxide protect cucumber roots against oxidative stress induced by salt stress. Plant Physiology and Biochemistry. 45: 542-550.

Sonboli, A., Esmaeili, M. A., Gholipour, A and Kanani, M. R. 2010. Composition, cytotoxicity and antioxidant activity of the essential oil of *Dracocephalum surmandinum* from Iran. Natural Product Communications.

5: 341–344.

Sonboli, A., Gholipour, A and Yousefzadi, M. 2012. Antibacterial activity of the essential oil and main components of two *Dracocephalum* species from Iran. *Natural Product Research*. 26: 2121–2125.

Soydam, A. S., Büyük, I and Aras, S. 2013. Relationships among lipid peroxidation, SOD enzyme activity, and SOD gene expression profile in *Lycopersicum esculentum* L. exposed to cold stress. *Genetics and Molecular Research Journal*. 12: 3220–3229.

Strasser, R, J., Tsimilli-Michael, M and Srivastava, A. 2004. Analysis of the fluorescence transient. In: *Chlorophyll a fluorescence: A signature of photosynthesis* (eds. Papageorgiou, G. C. and Govindjee, C.) Rotterdam. Pp: 321-362.

Tanou, G., Molassiotis, A and Diamantidis, G. 2009. Induction of reactive oxygen species and necrotic death like destruction in strawberry leaves by salinity. *Environmental and Experimental Botany*. 65: 270-281.

Tarkowski, L. P., Van, P., Ende, V. D. 2015. Cold tolerance triggered by soluble sugars: a multifaceted countermeasure. *Front in Plant Science*. 6:203.

Tipirdamaz, R and Gomurgen, N. 2000. The effects of temperature and gibberellic acid on germination of *Eranthis hyemalis* Salisb. *Turkish Journal of Botany*. 24: 143-145.

Tobeh, A., Somarin, S. J. 2012. Low temperature stress effect on wheat cultivars Germination. *African Journal of Microbiology Research*. 6:1265-1269.

Valizadeh, R., Toorchi, M., Mogadam, M., Pessarakli, M. 2017. Effects of Freeze and Cold Stress on Certain Physiological and Biochemical Traits in Sensitive and Tolerant Barley (*Hordeum vulgare*) Genotypes. *Journal of Plant Nutrition*. 41:1, 102-111.

Van den Ende, W. 2013. Multifunctional fructans and raffinose family oligosaccharides. *Front. Plant Science*. 4: 247.

Wan, Y. Y., Chen, S. Y., Wen, Y., Xue, H., Yue, L., Xiu-Juan, W., Ji, W and Bai, J. G. 2014. Caffeic acid pretreatment enhances dehydration tolerance in cucumber seedlings by increasing antioxidant enzyme activity and proline

and soluble sugar contents. *Scientia Horticulturae*. 173:54-64.

Yadollahi Nooshabadi, S. J, Sharifzadeh, F and Entesari, M. 2012. The effect of gibberellic acid and salicylic acid priming on *agropyron elongatum* seed germination under cold stress conditions. *Seed research (journal of seed science and technology)*. 1:53-60.

Yeats, T. H and Rose, J. K. C. 2013. The formation and function of plant cuticles. *Plant Physiology*. 163: 5–20.

Yoon, Y. E., Kuppusamy, S., Cho, K. M., Kwack, Y. B and Lee, Y. B. 2017. Influence of cold stress on contents of soluble sugars, vitamin C and free amino acids including gamma-aminobutyric acid (GABA) in spinach (*Spinacia oleracea*). *Food Chemistry*. 215:185-192. Zhou, P. X., Chen, S., Wu, H and Xu, H. 2017. Effects of Cold Stress on the Photosynthesis and Antioxidant System of *Rhododendron chrysanthum*. Preprints (www.preprints.org).

واژه نامه

Aantagonist	آنتاگونیستی
Absciscic acid (ABA)	اسید آبسزیک
Acacetin glycoside _s	گلیکوزیدهای آکاستین
Acacetin-O-acetyl-hexoside	آکاستین - او - استیل - هگزوساید
Acarenone	آکارنون
Acetyl coenzyme A	استیل کوآنزیم آ
<i>Achillea millefolium</i>	بومادران
Acid invertase	اسید اینورتاز
Actin	اکتین
Actin filaments	فیلامنت‌های اکتین
Activity of the water-splitting complex on the donor side of the PSII	کارایی کمپلکس تجزیه کننده آب در سمت دهنده فتوسیستم (Fv/Fo) II
Adenosine triphosphate (ATP)	آدنوزین تری فسفات
AgNO ₃	نیتрат نقره
Alakalin lipase	آلکالین لیپاز
Alkolide	آلکالوئید
Alkoxy radicals (RO)	آلکوکسی رادیکال
<i>Allium sativum</i>	پیاز سیر
Allylphenol	آلیل فنل
<i>Althaea officinalis</i>	ختمی
Amorpha-4,11-diene synthase	آمورفا - ۴ و ۱۱ دی آن سینتتاز

Anethole	آنتول
<i>Anethum graveolens</i>	شوید
Antenna chlorophyll	کلروفیل های آنتن
Antioxidant enzymes	آنزیم های آنتی اکسیدانی
Antiport	آنتی پورت
Apigenin	آپیجنین
<i>Apium graveolens</i>	میوه کرفس
Apoplast	آپوپلاست
<i>Arabidopsis thaliana</i>	آرابیدوپسیس تالیانا
Arabinogalactan	پروتئین های آرابینوگالاکتان
Arabinose	آرابینوز
Arachidic acid	اسید آراشیدیک
Arachidonic acid	اسید آراشیدونیک
Arginine	آرژنین
Aromadendrene	آروماندرن
Arsenic	آرسنیک
<i>Artemisia annua</i>	درمنه خزری
<i>Artemisia dracunculu</i>	ترخون
<i>Artemisia sieberi</i>	درمنه کوهی
Artemisinic acid	آرتمیزینیک اسید
Artemisinin	آرتمیزین
Artemisinin	آرتمیزینین
Ascorbate peroxidase (APX)	آسکوربات پراکسیداز

Ascorbic acid	آسکوربیک اسید
Ascorbic acid	اسید اسکوربیک
Atriplex	آتریپیکس
<i>Atropa caucosica</i>	شابیژک
Auxin (IAA)	اکسین
<i>Avicennia marina</i> (Forsk)	حرا
B- sesquiphellandrene	بتا سزکوئی فیلاندرن
Backwards regulations	تنظیم رو به پایین
Bacoside-A	باسوئید- A
Berberine	بربرین
Betaine	بتائین
Beta-Sitosterol	بتاسیتوسترول ۲
Beta-thujene	بتاتوجن
<i>Betula alba</i>	توس
Bhasma	بهاسما
Bicyclogermacrene.	بیسیکلوجرماکرن
Biochemical index	شاخص‌های بیوشیمیایی
Biogenesis	بیوژنز
Bisabolenoid	بیسابولنوئید
Blue light	نور آبی
<i>Borago officinalis</i> L.	گاوزبان اروپایی
Borneol	بورنئول
Bornyl acetate	بورنئول استات

<i>Brassica junica</i>	نوعی کلم
<i>Brassica napus</i>	کلزا
Bulnesol	بالنسول
Bunium persicum	زیره ایرانی
Cadmium (Cd)	کادمیوم
Caffeic acid	اسید کافئیک
Caffeine	کافئین
Caffeoylquinic acid (CQA)	اسید کافئویلکوینیک
Cadmium chloride (CdCl_3)	کلرید کادمیوم
<i>Calendula officinalis</i>	همیشه بهار
Calomelas	کالوملاس
Camphen	کامفن
Camphor	کامفور
Capitate	سرسان
Carboxylation	کربوکسیلاسیون
Carotenes	کاروتن
Carotenoids	کاروتنوئید
<i>Carthamus tinctorius L.</i>	گلرنگ
<i>Carum carvi L.</i>	زیره سیاه
Carvacrol	کارواکرول
Carvacrol acetate	کارواکرول استات
Carvone	کارون
Caryophyllene oxide	اکسید کاروفیلین

Casparian strip	نوار کاسپاری
Castor	کرچک
Catalase (CAT)	کاتالاز
Catechin	کاتچین
<i>Catharanthus roseus</i>	پریوش
Cell membrane	غشاهای سلولی
Cell turgescence	تورژسانس سلول
Cell volume	حجم سلولی
Cell wall elasticity	الاستیسیته دیواره سلولی
Chamazulene	کامازولن
Chaperone	چاپرون
Chavicol O-methyltransferase (CVOMT)	چاویکول -O- متیل ترانسفراز
Chemical Composition of Essential Oil	ترکیبات شیمیایی موجود در اسانس
Chlorogenic acid	کلروژنیک اسید
Chlorophyll	کلروفیل
Chlorophyll fluorescence	فلورسانس کلروفیل
Chlorophyllase	کلروفیلاز
Chloroplast respiration	تنفس کلروپلاستی
Chromium (Cr)	کروم
<i>Cichorium intybus</i>	کاسنی
<i>Cinnabaris</i>	سیناباریس
Cinnamic acid	اسید سینامیک

Cinnamyl-alcohol dehydrogenase (CAD)	سینامیل الکل دهیدروژناز
Cis-Pinocarveol	سیس پینوکاروول
Cis-Pinocarveol acetate	سیس پینوکاریل استات
Cl ⁻	کلر
Closed photosystem	فتوسیستم II بسته
Cocaine	کوکائین
Codeine	کدئین
<i>Coffea arabica</i>	قهوه
Comprehensive transcription	رونوشت مطلق
Copper (Cu)	مس
Coriander	گشنیز
<i>Cornus mas</i>	زغال اخته
<i>Crocus sativus</i> L.	زعفران
<i>Cucurbita pepo</i>	کدوی پوست کاغذی
Cultivar	کولتیوار
<i>Cuminum cyminum</i>	زیره سبز
Cyanogenic glycosides	گلیکوزیدهای سیانوزنی
Cyclooxygenase (COX)	آنزیم سیکلواکسیژناز
<i>Cynara scolymus</i>	کنگر فرنگی
Cytochrome P450 monooxygenase	سیتوکروم P450 مونوکسی ژناز
Cytokinins (CK)	سیتوکینین
Cytologic	سیتولوژیک
Cytoplasm	سیتوپلاسم

Cytosol	سیتوسول
Dark reaction	واکنش‌های تاریکی
<i>Datura innoxia</i>	تاتوره
Delta 1-pyrroline-5-carboxylase reductase (P5CR)	Δ -پرولین-۵-کروبوکسیلات ردوکتاز
Delta 1-pyrroline-5-carboxylate synthase (P5CS)	Δ -پرولین-۵-کروبوکسیلات سنتتاز
Delta-Cadinene	دلتا-کادینن
Delta-Cadinol	دلتا-کادینول
Deoxy-D-xylulose-5-phosphate reductoisomerase (DXR)	دی اکسی دی زایلوز ۵ - فسفات ردوکتوایزومراز
Deoxyribose	دی اکسی ریبوزها
Deoxyxylulose-5-phosphate (DXP)	دی اکسی زایلوز ۵ فسفات
<i>Deracocephalum aucheri</i>	بادرنجبویه دماوندی
D-glyceraldehyde (G_3P)	دی گلیسر آلدهید
<i>Digitalis lanata</i>	گل انگشتانه
Diglycerides (DAGs)	دی گلیسریدها
Dihydro-5,6-dehydrokawain	دی هیدرو-۵,۶-دی هیدروکاوآن
Dihydroartemisinic acid	دی هیدرو آرتیمیزینیک اسید
Dimethylallyl pyrophosphate (DMAPP)	دی متیل آلیل دی فسفات
Diosgenin	دیوسجنین
Diterpene	دی ترپن
DNA replication	همانندسازی
Down regulation	فرو تنظیمی
<i>Dracocephalum moldavica</i>	بادرشو

Drought stress	تنش خشکی
<i>Eucalyptus camaldulensis</i>	اکالیپتوس کامالدونیسیس
<i>Eucalyptus rubida</i>	اکالیپتوس روبیدا
Effective quantum efficiency of photo-system II (PSII) Y(II)	کارایی کوانتومی شیمیایی موثر فتوسیستم II
<i>Elaeagnus angustifolia</i>	گونه سنجد
Electro leakage	نشت الکترولیت
Electron transport rate (ETR)	نرخ انتقال الکترون
Elicitors	السیتور
<i>Eruca sativa</i>	منداب
Erucic acid	اسید اروسیک
Essential Oil	اسانس
Ethylene diamine tetra acetic acid (EDTA)	اتیلن دی آمین تترا استیک اسید
Eucalyptus	اکالیپتوس
<i>Eucalyptus saligna</i>	اکالیپتوس سالینگا
Euphorbia	اوفوربیا
(E)- α - bisabolene	ای- آلفا بیسابولن
Farnesyl diphosphate	فارنیل دی فسفات
Farnesyl pyrophosphate (FPP)	فارنسیل پیروفسفات
Farnesyl transferase	فارنسیل ترانسفراز
Fenton reaction	واکنش فنتون
Flavanone eriodictyol	فلاونون اریدیکتیلول
Flavone and flavanone aglycones	آگلیکون فلاون و فلاونون

Flavonol O-glycosides	فلاونول-O-گلیکوزیدها
Fluorescent	نور فلورسنت
<i>Foeniculum vulgare</i>	رازیانه
Food and Agriculture Organization (FAO)	سازمان خوار و بار جهانی
Freeze-thaw	یخ‌زدگی
Fructan	فروکتان
Fructose	فروکتوز
<i>Fumaria officinalis</i>	شاتره
Galacturonic acid	اسید گالاکتوورونیک
Gamma ray	گاما
Gene expression	بیان ژن
Genetic diversity	تنوع ژنتیکی
Geranial dehydrogenase	ژرانیل دهیدروژناز
Geranyl diphosphate synthase (GPPS)	ژرانیل دی فسفات سنتاز
Geranyl pyrophosphate	ژرانیل دی فسفات
Geranyl pyrophosphate (GPP)	ژرانیل پیروفسفات
Germacrene	جرماکرن
Germacrene D	جرماکرن-دی
Germination percentage	درصد جوانه‌زنی
Globular glandular trichome (GG)	کرک‌های غده‌ای کروی
Glucose	گلوکز
Glucose 6 phosphate dehydrogenase	گلوکز ۶ فسفات دهیدروژناز
Glucuronic acid	گلوکورونیک اسید

Glutamate	گلو تامات
Glutamic acid	گلو تامیک اسید
Glutamine synthetase (GS)	آنزیم گلو تامین سنتتاز
Glutathione peroxidase (GPx)	گلو تاتیون پراکسیداز
Glutathione-ascorbate cycle	چرخه آسکوربات-گلو تاتیون
Glycine	گلایسین
Glycophyte	گلیکوفیت
Glycosides	گلیکوزید
Glycosyl fluorides	فلوئورید گلیکوزیدها
<i>Glycyrrhize glabra</i>	شیرین بیان
<i>Glyoxysome</i>	گلی اکسی زوم
Gold (Au)	طلا
Gondoic acid	اسید گواندیک
Guaiacol peroxidase (GP)	گایاکول پراکسیداز
H ⁺ -pyrophosphatase	H پیروفسفاتاز
Haber-Weiss reaction	واکنش هابر-ویس
Half maximal inhibitory concentration (IC ₅₀)	۵۰ درصد مهار کشندگی
Halophyte	هالوفیت ها
Hardening	مقاوم سازی
Heat shock proteins (Hsps)	شوک های حرارتی
Heavy oxygenated compounds	ترکیبات اکسیژن دار شده سنگین
Heroin	هروئین
<i>Hordeum vulgare</i>	جو

Hydrargyri oxydum rubrum	هایدرارجرى اکسیدوم روبروم
Hydrated radius	شعاع هیدراته
Hydrogen peroxide (H_2O_2)	پراکسید هیدروژن
Hydrophile	آب‌دوست
Hydrophobe	آب‌گریز
Hydroxamic acid	اسید هیدروکسامیک
Hydroxyl ($HO-$)	هیدروکسیل
Hyoscyamine	هیوسيامین
<i>Hyoscyamus niger</i>	بذرالبنج
Hyperaccumulator	تجمع کننده بالا
Hypericin	هیپرسین
<i>Hypericum perforatum</i>	گل راعی
Hyperosmotic	هیپر اسموتیک
Hypophyllanthin	هیپوفیلانتین
<i>Hyssopus officinalis</i>	زوفا
Indole alkaloid	ایندول آلکالوئید
Introns chloroplast	اینترون‌های کلروپلاست
Invitro	این ویترو
Ion Homeostasis	هموستازی یونی
Iron (Fe)	آهن
Isoelectric point (IP)	نقطه ایزوالکتریک
Isomenthone	ایزومنثون
Isopentenyl pyrophosphate(IPP)	ایزوپنتیل دی فسفات

Isoritin	ایزوریتین
Isothymusin	ایزوتایموسین
Japanese mint	نعناع ژاپنی
Lavandula angustifolia Miller	اسطوخودوس
Lavender	اسطوخودوس
Lead (Pb)	سرب
leaf area ratio (LAR)	نسبت سطح برگ
leaf length	طول برگ
Leaf mass per area (LMA)	سطح برگ
Leaf mesophyll	مزوفیل برگ
Leaf thickness	ضخامت برگ
Leaf width	عرض برگ
Lethal Temperature for 50% of plant according to the plant necrosis in Test Tube (LT_{50tt})	دمای ۵۰ درصد کشندگی بر اساس روش لوله آزمایش
Lethal Temperature for 50% of plants according to the Electrolyte Leakage percentage (LT_{50el})	درجه حرارت کشنده برای ۵۰ درصد بوته‌ها بر اساس نشت الکترولیت‌ها
Lethal Temperature for 50% of plants according to the survival percentage (LT_{50su})	دمای کشنده ۵۰ درصد گیاهان بر اساس درصد بقا
Lethal temperature (LT_{50})	تغییرات سالانه مقاومت به سرما
Leukemic	لوسمی
light oxidation	اکسیداسیون نوری
Light oxygenated compounds	ترکیبات اکسیژن‌دار شده سبک
Light stimulator	محرك‌های نوری

Lignin	لیگنین
Limonene	لیمونن
Linalool	لینالول
Linoleic acid	اسیدلینولئیک
Linolenic acid	اسیدلینولئیک
<i>Linum usitatissimum</i>	کتان
Lipid peroxidation	پراکسیداسیون لیپیدی غشا
Lipo- oxygenase (LOX)	آنزیم لیپو اکسیژناز
Lipophilic flavonoid aglycons (polyhydroxylated and polymethoxylated)	آگلایکون فلاونوئید لیپوفیل (پلی هیدروکسیله و پلی متوکسیله شده)
Lipoxygenases	آنزیم لیپو اکسیژناز
<i>Lippia citriodora</i>	به لیمو
Long non-glandular trichome (LNG)	کرک‌های غیر غده‌ای بلند
<i>Lonicera japonica</i>	پیچ امین الدوله
Luteolin	لوتئولین
Luteolin –glucoside	گلیکوزیدهای لوتئولین
Lycopene	لیکوپن
Magnetic	مغناطیسی
Magnolia	مگنولیا
Malondialdehyde (MDA)	مالون‌دی‌آلدهید
Manganese (Mn)	منگنز
Mangrove	مانگرو
Mannose	مانوز
Manol	مانول

<i>Marjoram</i>	مرزنجوش
<i>Matricaria chamomilla</i>	بابونه
<i>Matricaria recutita</i> L.	گونه بابونه
Maximum fluorescence (F_m)	حداکثر فلورسانس
Maximum photochemical quantum yield of photosystem II (PSII) (F_v/F_m)	حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم II Fv/Fm
<i>Melissa officinalis</i>	بادرنجبویه
<i>Menta pulegium</i>	پونه معطر
<i>Mentha cordifolia</i> Opiz	نعناع ژاپنی
<i>Mentha piperita</i>	نعناع فلفلی
<i>Mentha pulegium</i> L.	پونه معطر
<i>Mentha</i> sp.	گونه نعناع
Menthone	منتون
Mercury (Hg)	جیوه
Mesophyll resistance	مقاومت مزوفیلی
Messengers	پیام رسان
Methionine	متیونین
Mevalonate pathway	مسیر موالونات
Mexican Oregano	پونه کوهی مکزیکی
Mg^{+2}	منیزیم
Mineral nutrient	غلظت عناصر
Minim Iminhibitory Concentration	حداقل غلظت بازدارندگی
Minimum fluorescence (F_0)	حداقل فلورسانس
Mitochondria	میتوکندری

Molybdenum (Mo)	مولیبدن
Monogalactosyl	مونوگالاکتوزیل
Monoterpene synthases	مونوترپن سنتازها
Monoterpenes	مونوترپن
Morphin	مورفین
<i>Mycobacterium tuberculosis</i>	مایکوباکتریوم توبرکلوزیس
Mycotoxin	مایکوتوکسین
Myrcene	میرسن
<i>Myrtus communis</i>	مورد
Na ⁺	سدیم
NaCl	کلرید سدیم
Naphthaleneacetic acid (NAA)	نفتالین استیک اسید
Narcotine	نارکوتین
Naringenin	ناریجنین
Net assimilation rate (NAR)	سرعت جذب خالص
Nickel (Ni)	نیکل
<i>Nicotina tobacum</i>	توتون
Nicotinamide adenine dinucleotide phosphate (NADPH)	نیکوتین آمید آدنین دی‌نوکلئوتید فسفات
<i>Nigella sativa</i>	سیاه‌دانه
Nitrate reductase (NR)	آنزیم نیتрат ردوکتاز
Non-photochemical quenching	خاموشی غیر فتوشیمیایی
<i>Ocimum basilicum</i>	ریحان
<i>Ocimum gratissimum</i>	گیاه ریحان

<i>Olea europaea</i> L. Gemlik	رقم زیتون
Oleic acid	اسید اولئیک
Olive	زیتون
O-malonyl-arbutin	او-مالونیل-آربوتین
O-methyltransferase (OMT)	او-متیل ترانسفراز
Open photosystem	فتوسیستم II باز
Oregano	مرزنجوش
<i>Origanum Majorana</i>	گونه مرزنجوش
<i>Origanum vulgare</i>	گونه مرزنجوش
Ornithine	آرنین
Osmo-regulator	تنظیم اسمزی
Palmitic acid	اسید پالمیتیک
<i>Panax ginseng</i>	گیاه جینسنگ
Papaver	خشخاش
<i>Papaver bracteatum</i>	خشخاش کبیر
<i>Papaver somniferum</i>	گونه خشخاش
Paraquat	پاراکوات
Parsley	جعفری
<i>Parthenium argentatum</i> Gray	وایول
Pathogens	پاتوژن ها
P-cymene	پاراسیمن
Pectin	پکتین
Peltate	سپری

Pentacosane	پنتاکوسان
Peroxidase (POX)	پراکسیداز
Peroxisome	پراکسی زوم
<i>Petunia hybrid</i>	اطلسی
Pharmacological activity	فعالیت فارماکولوژیکی
Phenolic compounds	ترکیبات فنلی
Phenoxy hydrogen	فنوکسی هیدروژن
Phenylacetaldehyde	فنیل استالدهید
Phenylalanine	فنیل آلانین
Phenylalanine ammonia lyase (PAL)	فنیل آلانین آمونیا لایاز
Phenylpropane	فنیل پروپان
Phenylpropanoids	فنیل پروپانوئیدها
Phenylpropanoids	مسیر فنیل پروپانوئید
Photochemical quenching	خاموشی فتوشیمیایی
Photomorphogenesis	فتومورفوژنز
Photorespiration	تنفس نوری
Photosynthesis	فتوسنتز
Photosynthetic efficiency of photosystem II	کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II (Fv/Fm)
Photosynthetic photon flux density (PPFD)	جریان فوتون فتوسنتزی
Photosynthetic pigment	پیگمان‌های فتوسنتزی
Photosystem I (P ₇₀₀)	فتوسیستم I
Phyllanthin	فیلانتین

Phytol	فیتول
Phytoremediation	پالایش گیاهی
<i>Pimpinella anisum</i>	انیسون
<i>Pinus pinea</i>	گونه کاج
<i>Pistacia lentiscus</i>	مصطکی
<i>Plantago lanceolata</i>	بارهنگ سرنیزه‌ای
<i>Plantago psyllium</i>	اسفرزه
Plastid terminal oxidase (PTOX)	اکسیداز انتهایی تیلاکوئید
Plastid pathway	مسیر پلاستییدی
Plastoquinone (PQ)	پلاستوکوئینون
P-Mentha-1,4-dien-7-ol	پی-منتا ۱-و ۴-دین-۷-ال
Polyethylene glycol (PEG)	پلی اتیلن گلیکول
Polymethoxylated flavonoids	فلاونوئیدهای پلی متوکسیله شده
Polysome	پلی زوم‌ها
Polyterpenes	پلی ترپن
<i>Populus L.</i>	صنوبر
Pre-hardening	قبل از مقاوم سازی
Priming	پرایمینگ
Profilin	پروفیلین
Programmed cell death (PCD)	مرگ سلولی
Proline	پرولین
Propenylphenol	پروپنیل فنل
Prostacyclin	پروستاسیکلین

Prostaglandin G ₂ (PGG ₂)	پروستاگلاندین G ₂
Prostaglandin H ₂ (PGH ₂)	پروستاگلاندین H ₂
Prostaglandins (PG)	پروستاگلاندین‌ها
Prostanoids	پروستانوئیدها
Protein kinase	پروتئین کیناز
Protein phosphatase	پروتئین فسفاتاز
Protium	نقشه ی پروتئوم
Protochlorophyll reductase	پروتوکلروفیل ردوکتاز
Pseudohypericin	شبه‌هایپرسیکین
<i>Pterocarya fraxinifolia</i> Lam	گیاه لرگ
Pulegone	پولگون
Pulegone reductase	پولگون ردوکتاز
Purine	پورین
Pyrimidine	پیریمیدین
Pyruvate	پیروات
Quantum yield of non-regulated non-photochemical energy loss in PS II, equivalent to Y(NO)	کارایی کوانتومی غیر فتوشیمیایی تنظیم نشده فتوسیستم II
Quantum yield of regulated non-photochemical Y(NPQ)	کارایی کوانتومی غیر فتوشیمیایی تنظیم شده فتوسیستم II
Quinone	کینون
Raffinose	رافینوز
Raw water-soluble polysaccharides (RWSP)	پلی ساکارید خام محلول در آب
Reactive oxygen species (ROS)	گونه‌های فعال اکسیژن

Real time PCR	ریل تایم پی سی آر
Red cabbage	کلم قرمز
Red light	نور قرمز
Redox potential	نیروی احیایی
<i>Rehmannia glutinosa</i>	رهمانیا
Relative growth rate (RGR)	رشد نسبی
Relative transcription	رونوشت نسبی
Reniform glandular trichome (RG)	کرک‌های غده‌ای هلالی شکل
Resorcinol and Fehling's reagent	رزورسینول و معرف فالینگ
Retention time (RT)	زمان بازدارندگی
Rhamnose	رامنوز
<i>Rheum ribes</i> L.	ریواس
Ribose	ریبوز
Ribulose 1,5-bisphosphate (RuBP)	ریبولوز ۱-و-۵ فسفات (روبیسکو)
<i>Ricinus communis</i>	کرچک
Root length	طول ریشه
Rosmarinic acid	رزمارینیک اسید
<i>Rosmarinus officinalis</i>	اکلیل کوهی
Rutin	روتین
Sabinene 6	سابینین ۶
<i>Sacchromyses</i>	ساکارومیسس
<i>Salvia hypoleuca</i>	مریم گلی
<i>Salvia mirzayanii</i>	مریم گلی کارواندري

<i>Salvia officinalis</i>	مریم‌گلی
Salvigenin	سالویجینین
<i>Satureja bachtiarica</i> Bunge	مرزه بختیاری
<i>Satureja douglasi</i>	گونه مرزه
<i>Satureja hortensis</i>	مرزه تابستانه
<i>Satureja khuzistanica</i> Jamzad.	مرزه خوزستانی
<i>Satureja sahendica</i>	مرزه سهندی
Scopolamine	آسکوپولامین
<i>Scrophularia striata</i>	تنش‌داری
Second messengers	پیک‌های ثانوی
Secondary metabolites	متابولیت‌های ثانویه
Selective permeability	خاصیت انتخابی غشا
Selenium (Se)	سلنیوم
Sesquiterpene	سزکوئی ترپن
Shikimate dehydrogenase	شیکیمات دی هیدروژناز
Short nonglandular trichome (SNG)	کرک‌های غیر غده‌ای کوتاه
Signal	سیگنال
Silver (Ag)	نقره
<i>Silybum marianum</i>	ماریتیغال
Singlet oxygen(O_2^{1-})	اکسیژن تکی
SO_4^{2-}	سولفات
<i>Solanum dulcamera</i>	تاجریزی ایرانی
<i>Solanum laciniatum</i>	گیاه تاجریزی

<i>Solanum lycopersicum</i>	گوجه‌فرنگی
Sorbitol	سوربیتول
SPAD	سبزینه‌گی
Spearmint	نعناع تند
Specific leaf area (SLA)	سطح ویژه برگ
<i>Spinacia oleracea</i>	اسفناج
Splicing	ویرایش
Stachyose	استاکیوز
<i>Stachys lavandulifolia</i>	چای کوهی
<i>Staphylococcus aureus</i>	استافیلوکوکوس اورئوس
Stem length	طول ساقه
Steroid	استروئیدها
Sterol	استرول
Sterol esters	استرهای استرول
<i>Stevia rebaudiana</i> Bertoni	استویا
Stomatal resistance	مقاومت روزنه‌ای
Stress avoidance	اجتناب از تنش
Stress escaper	فرار از تنش
Stress tolerance	تحمل تنش
Stroma	استروما
<i>Suaeda aegyptiac</i>	سیاه شور
<i>Suaeda fruticosa</i>	سیاه شور
<i>Suaeda maritime</i>	سوئدا

Sucrose	ساکارز
Superoxide anion (O_2^-)	آنیون سوپراکسید
Superoxide dismutase (SOD)	سوپراکسید دیسموتاز
Tamarisk	گز
Tanene	تانن‌ها
Terpene synthetase	ترپن سینتاز
Terpenoid components	ترکیبات ترپنوئیدی
Terpin-4-ol	ترپینولن ۴-ال
Terpinollene	ترپینولن
Tetraterpene	تترا ترپن‌ها
<i>Teucrium polium</i>	کلپوره
Thiol	تیول
Thioredoxin	تیوریدوکسین
Thylakoid membranes	غشای تیلاکوئید
Thymol	تیمول
<i>Thymus daenensis</i>	آویشن دناپی
<i>Thymus vulgaris</i>	آویشن باغی
Tocopherols	توکوفرول‌ها
<i>Tonoplast</i>	تونوبلاست
<i>Trachyspermum ammi</i>	زنیان
Trans-beta-Farnesene	ترانس-بتا-فارنسن
Trans-caryophyllene	ترانس-کریوفیلن
Transcription	رونویسی

Trans-farnesene	ترانسفراز فارنسن
Transfer factor	فاکتور انتقال
Trans-Ocimen	ترانس-اوسیمین
Trans-pinocamphone	ترانس پینوکامفون
Transpiration	تعرق
Transporter	ناقل
Trehalose	ترهالوز
<i>Trigonella foenum-graecum</i>	شنبلیله
Triterpene	تری ترپین
Tromboxan (Tx)	ترومبوکسان
Turger	تورگر
Turgor pressure	فشار تورگر
Turnover	ترن آور
TvHMGR	آنزیم هیدروکسی متیل گلو تاریل کو آنزیم آ ردوکتاز
Tyrosine	تیروزین
Unsaturated fatty acids	اسیدهای چرب غیر اشباع
Up regulation	فرا تنظیمی
Upward regulation	تنظیم رو به بالا
Uranium (U)	اورانیوم
Urease	اوره آز
Uronic	اورونیک
Vacuole	واکوئل
<i>Valeriana officinalis</i>	سنبل الطیب

Vanillin	وانیلین
Variable fluorescence (Fv)	فلورسانس متغیر
<i>Verbosum speciosum</i> Schard	گل ماهور تماشایی
<i>Vinca minor</i>	پیچ تلگرافی معمولی
Viridiflorol	ویریدیفلورول
Vitexin	ویتکسین
<i>Vitis vinifera</i> L.	انگور
Water use efficiency	کارایی مصرف آب
Water-oxidizing complex (WOC)	کمپلکس تجزیه آب
White Light	نور سفید
World Health Organization (WHO)	سازمان بهداشت جهانی
Xanthophyll	زانتوفیل
X-ray	اشعه ایکس
Xylem	آوند چوبی
Xylose	زایلوز
<i>Zataria multiflora</i>	آویشن شیرازی
Zegantin	زاگزانتین
Zinc (Zn)	روی
<i>Zingiber officinale</i>	گیاه زنجبیل
<i>Ziziphora clinopodioides</i>	کاکوتی
(Z)-alpha-Bisabolene	z-آلفا بیسابولن
(Z)-a-santalol	z-آلفا ساندالول
α -bisabolol	آلفا-بیسابولول

α -bisabolol oxide A	آلفابولول اکساید A
α -bisabololoxide B	آلفابیزوبولول اکساید B
α -bolonoxide A	آلفابولونو اکساید A
α -Cadinol	آلفاکادینول
α -Eudesmol	آلفا ادمول
α -flandren	آلفافلاندرن
α -humulene	آلفاهومولن
α -Patchoulene	آلفا-پاتچولن
α -Pinene	آلفاپینن
α -terpinolene	آلفا-ترپینولن
α -terpinyl acetate	آلفا ترپینیل استات
α -terpineol synthase	آلفا ترپینول سینتاز
α -thujene	آلفا توجن
α -Tocopherol	آلفاتوکوفرول
β -borbounene	بتا بوربونن
β -caryophyllene	بتاکاریوفیلن
β -myrcene	بتامیرسن
β -sesquiphellandrene	بتا-سسکوئی فلاندرون
γ -Terpinene	گاماترپینن
1,7-Octadiene	۱-و-۷ اکتادیان
1,8-cineole	۱،۸-سینئول
1-phosphate enzyme	آنزیم ۱ فسفات
2,2-azin-bis (3-ethylbenzothiazolin-6-sulphonic acid) (ABTS)	۲-و-۲ آزین بیس ۳-اتیل بنزو تیازولین ۶-سولفونیک اسید

2,2-diphenyl-1-picrylhydrazyl (DPPH)	۲ و ۲-دی فنیل-۱-پیکریل هیدرازیل
2,4-Dimethyl-2,4-heptadiene	۲ و ۴-دی متیل، ۲، ۴-هپتادین
2,6-Dimethyl-5-heptenal	۲ و ۶-دی متیل ۵-هپتانال
2-C-Methyl-D-erythritol-4-phosphate (MEP)	مسیر ۲-سی-متیل-اریتریتول-۴-فسفات
3-hydroxy-3-methylglutaryl CoA (HMG-CoA)	۳-هیدروکسی ۳-متیل-گلوتاریل کوآنزیم آ-ردوکتاز
3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme A reductase	۳-هیدروکسیل ۳-متیل گلوتاریل کوآنزیم آ-ردوکتاز
3-hydroxy-3-methylglutaryl-CoA reductase (HMGR)	سه هیدروکسی-سه متیل کوآنزیم آ-ردوکتاز
5-Aminolevulinic acid (ALA)	۵-آمینو لوولئیک اسید
6-Benzylaminopurine (BAP)	۶-بنزیلامینوپورین