

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

سلولی در تنش خشکی

عزت اله اسفندیاری^{۱*}، سلطانعلی محبوب^۲، محمدرضا شکیبا^۳ و هوشنگ آلیاری^۳

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

۱- گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشگاه مراغه

۲- گروه تغذیه، دانشکده بهداشت و تغذیه، دانشگاه علوم پزشکی تبریز

۳- گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز

* مسئول مکاتبه E-mail: esfand1977@yahoo.com

چکیده

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

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

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

E Esfandiari^{1*}, SA Mahboob², MR Shakiba³ and H Alyari³

¹Department of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agriculture, University of Maragheh, Maragheh, Iran.

²Nutrition Department, Public Health and Nutrition Faculty, Tabriz University of Medical Sciences, Tabriz, Iran.

³Department of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agriculture, University of Tabriz, Tabriz, Iran.

*Corresponding author: esfand1977@yahoo.com

Abstract

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

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

مقدمه

(2002). بر خلاف اکسیژن اتمسفری، انواع اکسیژن فعال از میل ترکیبی بسیار بالایی با بیومولکول‌های حیاتی سلول برخوردار هستند. بطوریکه سوپراکسید می‌تواند اسیدهای آمینه هیستیدین، متیونین و تریپتوفان را اکسیده نماید (بریوسیژم و همکاران 2001). هیستیدین در جایگاه فعال آنزیم‌ها حضور دارد (نوری و همکاران 1371). متیونین نخستین اسید آمینه است که در فرآیند پروتئین‌سازی بکار می‌رود (گوپتا 2002). تریپتوفان بعنوان ماده اولیه بیوسنتز هورمون اکسین (زائو و همکاران 2002)، اسید نیکوتینیک (محبوب 1366) و آنتی‌اکسیدان ملاتونین (زائو و همکاران 2002) از

در گیاهان تنش‌های غیرزیستی نظیر خشکی، اختلالات متابولیسمی را در پی دارد که اغلب ناشی از افزایش تولید انواع اکسیژن فعال¹ می‌باشد. انواع اکسیژن فعال از احیای ناقص اکسیژن در فرآیندهای حیاتی سلول نظیر فتوسنتز، تنفس و تنفس نوری حاصل می‌شوند که با اخذ 1، 2 و 3 الکترون توسط اکسیژن به ترتیب رادیکال سوپر اکسید، پراکسید هیدروژن و رادیکال فوق‌العاده سمی هیدروکسیل بوجود می‌آید (میتلر

¹ Reactive oxygen species (ROS)

امنیت غذایی مردم سه رقم گندم آذر2، الوند و زرین انتخاب و پس از اعمال تیمار مورد نظر نمونه های برگیه و میزبان اسکوربات، گلوکاتایون، پرولین و پراکسیداسیون لیپیدی در آنها اندازه گیری گشت.

مواد و روش ها

بذور ارقام آذر2، الوند و زرین گندم نان از مرکز تحقیقات دیم کشور واقع در مراغه تهیه شد. بذور این گیاه برای ضد عفونی به مدت 20 دقیقه در محلول 0/1% سدیم دودسیل سولفات که بطور مداوم همزده می شد قرار گرفتند. بعد از سپری شدن این مدت، بذور گندم بطور کامل با آب دیونیزه شستشو داده شدند. سپس بذور گندم در پتری دیش های 9 سانتی متری چیده شده و تا زمان جوانه دار شدن، در دمای $20 \pm 0/5^{\circ}\text{C}$ و تاریکی قرار گرفتند. بذور جوانه دار شده یکنواخت به لگن های مخصوص پرورش هیدروپونیک منتقل شدند. گیاهچه های گندم تا مرحله 2-3 برگی با محلول هوگلند 50% و سپس با محلول هوگلند کامل تغذیه گشتند. بعد از مرحله 4-5 برگی، با استفاده از پلی اتیلن گلیکول 8000 پتانسیل های اسمزی 4، 8 و 12 بار طبق مایکل (1983) حاصل شدند. از محلول هوگلند کامل بعنوان شاهد استفاده گردید. گیاهچه ها به مدت 10 روز در تیمارهای مذکور نگهداری و بعد از سپری شدن این مدت از برگهای جوان و بالغ نمونه های برگیه و بلافاصله در نیتروژن مایع غوطه ور گشتند. نمونه های برگیه تا زمان اندازه گیری پارامترها در دمای 70°C - نگهداری شدند. لازم به ذکر است که در طول دوره رشد گیاهچه ها، دمای گلخانه در شبانه روز $20 \pm 2^{\circ}\text{C}$ ، مدت زمان روشنایی 12 ساعت و شدت نور 200 میکرومول فوتون بر مترمربع در ثانیه بود.

اندازه گیری متغیرهای مورد مطالعه

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

اهمیت ویژه ای برخوردار است. لازم به ذکر می باشد که فرم آمید اسید نیکوتینیک در ساختار NAD^{+} و NADP^{+} بکار می رود. دی نوکلئوتیدهای مذکور به ترتیب در راه اندازی زنجیر انتقال الکترون میتوکندری و کلروپلاست بسیار حائز اهمیت هستند (اسفندیاری و همکاران 1387). پراکسید هیدروژن سبب اکسیده شدن گروه های تیول می گردد (نیل و همکاران 2002). در نتیجه این عمل، آنزیم ها بطور ناخواسته فعال یا غیر فعال می شوند (نیل و همکاران 2002). رادیکال هیدروکسیل خطرناکترین فرم اکسیژن فعال بوده و با هدف قرار دادن تمامی بیومولکول ها، اختلالات متابولیسمی شدیدی را سبب می شود. انواع اکسیژن فعال در مقادیر غیر طبیعی به دلیل تخریب نقاط کلیدی در متابولیسم منجر به عوارض جبران ناپذیری در سلول شده و در نهایت ممکن است سبب مرگ آن گردند (میتلر 2002).

یکی از راه های مقابله گیاهان با اثرات منفی انواع اکسیژن فعال، استفاده از مکانیسم های دفاعی متشکل از آنزیم های آنتی اکسیدان و آنتی اکسیدان هاست (هربینگر و همکاران 2002). از مهمترین آنتی اکسیدان ها می توان به اسکوربات و گلوکاتایون اشاره کرد که به دو فرم اکسید و احیا در سلول حضور دارند (کارابال و همکاران 2003). این ترکیبات علاوه بر شرکت در چرخه های بسیار مهمی نظیر مهلر (آسادا 2000)، گزانتوفیل (ابراهیم زاده 1372 و هاوکس و نیوجی 1999)، اسکوربات - گلوکاتایون (بلوخینا و همکاران 2003)، توانایی واکنش مستقیم با انواع اکسیژن فعال را داشته و با احیای آنها به آب، از اثرات مضر آنها پیشگیری می کند (پوترز و همکاران 2002 و ردی و همکاران 2005). امروزه برخی از محققان معتقدند که افزایش میزان این آنتی اکسیدان ها تحمل گیاه به تنش های محیطی را افزایش می دهند (اسفندیاری و همکاران 1387، آسادا 2000، گو و همکاران 2005 و اسفندیاری و همکاران 2008).

با توجه به مطالب ذکر شده، اهمیت استراتژیک گندم در تغذیه انسان ها و نقش تنش خشکی در تهدید

بیتز و همکاران (1973) و استوارت و بولی (1980) سنجش شدند.

کاهش قابل ملاحظه‌ای داشت و کمترین مقدار آن در سطح 12 بار مشاهده شد (جدول 1).

میزان اسکوربات احیا در رقم آذر 2 تا سطح 8 بار افزایش و سپس بطور معنی‌داری ($P < 5\%$) کاهش نشان داد. در حالیکه در ارقام الوند و زرین میزان اسکوربات احیا بطور قابل توجهی کاهش و کمترین مقدار آن در سطح 12 بار مشاهده گردید. بعلاوه درصد اسکوربات احیا به کل در هر سه رقم گندم با افزایش شدت تنش اسمزی کاهش یافت. اما در بین ارقام مذکور بیشترین میزان آن در سطوح 8 و 12 بار به رقم آذر 2 تعلق داشت (جدول 1).

جدول ۱- میزان اسکوربات کل، فرم احیا آن (میکرومول بر گرم وزن خشک) و نسبت اسکوربات احیا به اسکوربات کل (درصد)

گیاهچه‌های گندم در سطوح مختلف اسمزی

ارقام	متغیرهای اندازه‌گیری شده											
	اسکوربات کل				اسکوربات احیا				اسکوربات احیا به کل			
	شاهد	۴ بار	۸ بار	۱۲ بار	شاهد	۴ بار	۸ بار	۱۲ بار	شاهد	۴ بار	۸ بار	۱۲ بار
آذر ۲	۶۱/۱۲	۸۷/۲۷	۱۲۱/۲۷	۱۲۰/۶۳	۵۴/۹۱	۶۷/۵۱	۸۱/۴۱	۶۷/۸	۸۹/۸۴	۷۷/۳۶	۶۷/۱۳	۵۶/۲
الوند	۹۰/۲۹	۸۶/۳۶	۶۲/۸۶	۵۱/۹۵	۸۳/۰۵	۷۰/۹۲	۳۰/۶۷	۱۸/۴۸	۹۱/۹۸	۸۲/۱۲	۴۸/۷۹	۳۵/۵۷
زرین	۷۴/۴۷	۸۱/۷۶	۵۲/۴۸	۵۱/۴۱	۷۰/۴۹	۶۴/۳۵	۲۴/۸۹	۱۹/۹۳	۹۴/۶۶	۷۸/۷۱	۴۷/۴۳	۳۸/۷۷
LSD5%	۱۱/۹۲				۱۰/۲۸				---			

میزان گلوتاتینون کل در رقم آذر 2 تا سطح 8 بار افزایش یافت. به گونه ای که میزان گلوتاتینون کل در رقم مذکور در این سطح با سطوح 4 بار و شاهد تفاوت معنی‌داری ($P < 5\%$) نشان داد. ولی میزان گلوتاتینون کل در 12 بار بطور قابل توجهی نسبت به بقیه سطوح کاهش یافت. اما تغییرات میزان این آنتی‌اکسیدان در ارقام الوند و زرین در سطوح مختلف اسمزی معنی‌دار ($P < 5\%$) نبود (جدول 2).

تغییرات میزان گلوتاتینون احیا در رقم آذر 2، با افزایش شدت تنش اسمزی معنی‌دار ($P < 5\%$) نبود. اما در ارقام الوند و زرین در سطوح 8 و 12 بار میزان گلوتاتینون احیا بطور معنی‌داری ($P < 5\%$) کاهش یافت. بعلاوه رقم آذر 2 از مقدار گلوتاتینون احیا بیشتری نسبت به دو رقم دیگر برخوردار بود (جدول ۲).

جدول ۲- میزان گلوتاتینون کل، فرم احیا آن (میکرو مول بر گرم وزن خشک) و نسبت گلوتاتینون احیا به گلوتاتینون کل (درصد)

گیاهچه‌های گندم در سطوح مختلف اسمزی

ارقام	متغیرهای اندازه‌گیری شده											
	گلوتاتینون کل				گلوتاتینون احیا				گلوتاتینون احیا به کل			
	شاهد	۴ بار	۸ بار	۱۲ بار	شاهد	۴ بار	۸ بار	۱۲ بار	شاهد	۴ بار	۸ بار	۱۲ بار
آذر ۲	۲۸/۹۸	۳۱/۲۲	۳۷/۲۲	۲۲/۰۵	۲۷/۲۴	۲۷/۳۳	۲۱/۳۴	۲۱/۰۴	۹۴/۰۰	۸۷/۵۴	۵۷/۳۳	۹۵/۴۲
الوند	۲۳/۳۵	۲۴/۵۴	۲۳/۴۱	۲۴/۵۸	۲۰/۳۱	۱۸/۶۳	۷/۱۵	۳/۱۸	۸۶/۸۹	۷۵/۹۲	۳۰/۵۴	۱۲/۴۸
زرین	۲۴/۰۴	۲۵/۵۲	۲۲/۵۸	۲۳/۵۸	۲۱/۸۷	۲۰/۶۲	۶/۹۳	۳/۵۵	۹۰/۹۷	۸۰/۸	۳۰/۶۹	۱۵/۰۶
LSD5%	۵/۷۲				۹/۴۶				---			

با افزایش شدت تنش اسمزی پرولین در هر سه رقم مورد مطالعه تجمع یافت. بطوریکه بیشترین مقدار آن در 12 بار بدست آمد. البته در رقم آذر2 و الوند میزان تجمع در 12 بار نسبت به سایر سطوح معنی دار ($P < 5\%$) بود. در حالیکه در رقم زرین علی رغم تجمع پرولین میزان آن بین سطوح مختلف معنی دار ($P < 5\%$) نبود (جدول 3).

جدول 3- میزان آسیب به غشای سلولی (نانومول بر گرم وزن تر) و میزان تجمع پرولین (میلی مول بر گرم وزن خشک)

در گیاهچه های گندم در سطوح مختلف اسمزی

ارقام	متغیرهای اندازه گیری شده							
	پراکسیداسیون لیپیدی				پرولین			
	شاهد	۴ بار	۸ بار	۱۲ بار	شاهد	۴ بار	۸ بار	۱۲ بار
آذر۲	۳۰/۷۸	۸۶/۷	۱۵۱/۹	۶۸/۹۸	۵/۱۹	۲۹/۱	۲۴/۶۶	۱۴۳/۸۹
الوند	۱۹/۳۸	۶۸/۲	۱۴۳/۳۸	۱۶۵/۰۸	۱۰/۴۴	۱۲/۵۳	۶۱/۷۸	۸۷/۴۳
زرین	۲۴/۴۲	۶۳/۵۵	۱۱۶/۲۵	۱۶۰/۴۳	۸/۰۸	۱۹/۷۶	۱۱/۵۵	۴۴/۸۹
LSD5%	۱۵/۱۳				۳۸/۸۴			

بحث

گلوتاتیون و اسکوربات از مهمترین آنتی اکسیدان های محلول در آب می باشند که در اکثر اندامک های سلول حضور دارند (اسمیرنوف 2000). این آنتی اکسیدان ها توانایی واکنش مستقیم با رادیکال های فعال اکسیژن نظیر سوپراکسید و هیدروکسیل را داشته و آنها را جمع آوری می کنند (میتلر 2002). نسبت احیا به اکسید آنتی اکسیدان های مذکور بیانگر وضعیت سلول در شرایط تنش است. بطوریکه هرچه این نسبت در آنتی اکسیدان های مذکور بیشتر باشد سلول از پتانسیل ردوکس مطلوبی برخوردار بوده و مکانیسم های تدافعی آن در شرایط تنش بهتر عمل می کند (بریوسیژم و همکاران 2001). افزایش میزان اسکوربات کل و بالا بودن نسبت احیا به کل هر دو آنتی اکسیدان سبب افزایش پتانسیل ردوکس سلول در رقم آذر2 می گردد. این ویژگی در رقم مذکور سبب می گردد که حتی در سطح 12 بار سلول های برگی در شرایط مطلوبی به سر برده و میزان آسیب به غشای سلولی آن در 12 بار بطور قابل توجهی کاهش یابد. بعلاوه وجود این توانایی

در رقم آذر2 کاهش فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز را پوشش داده و از تجمع رادیکال سوپراکسید پیشگیری می کند (نتایج آورده نشده اند). همانطوریکه شکل 1 (الف، ب و ج) نیز نشان می دهد آنتی اکسیدان های محلول در آب گلوتاتیون و اسکوربات در چرخه های بسیار مهمی نظیر گلوتاتیون - اسکوربات (ادروا 2005)، مهلر (آسادا 2000) و گزانتوفیل (جیانگ و همکاران 2006) حضور دارند. آنتی اکسیدان های مذکور بعنوان کوفاکتور آنزیم های درگیر در این چرخه ها عمل می کنند. به عبارت دیگر فرم احیای این آنتی اکسیدان ها پتانسیل هیدروژن لازم برای احیای کامل پراکسید هیدروژن را در چرخه های گلوتاتیون - اسکوربات، و مهلر تامین می کنند همچنین فرم احیا آنتی اکسیدان های محلول در آب مذکور در چرخه گزانتوفیل هیدروژن لازم برای احیا کامل اکسیژن اتمسفری و تبدیل آن به آب نقش بسیار موثری دارند. هرگاه آنتی اکسیدان های اسکوربات و گلوتاتیون کاهش یابند و یا نسبت احیا به کل آنها در حد

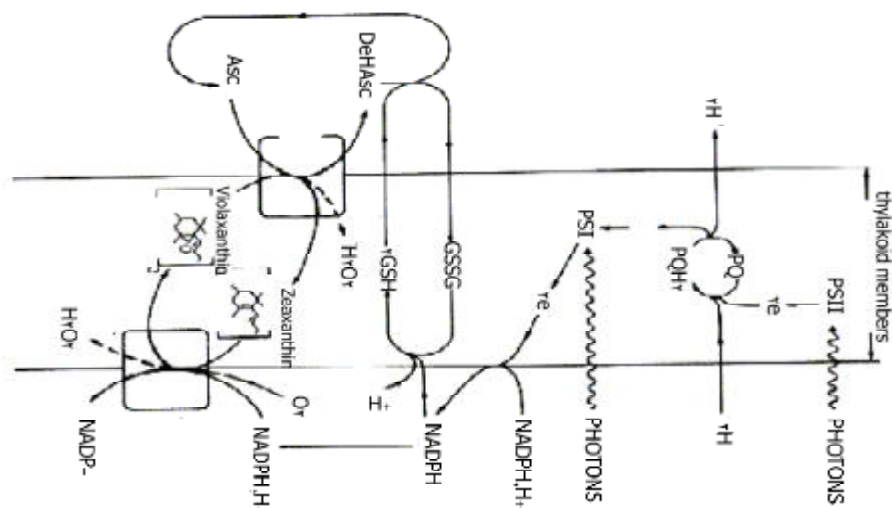
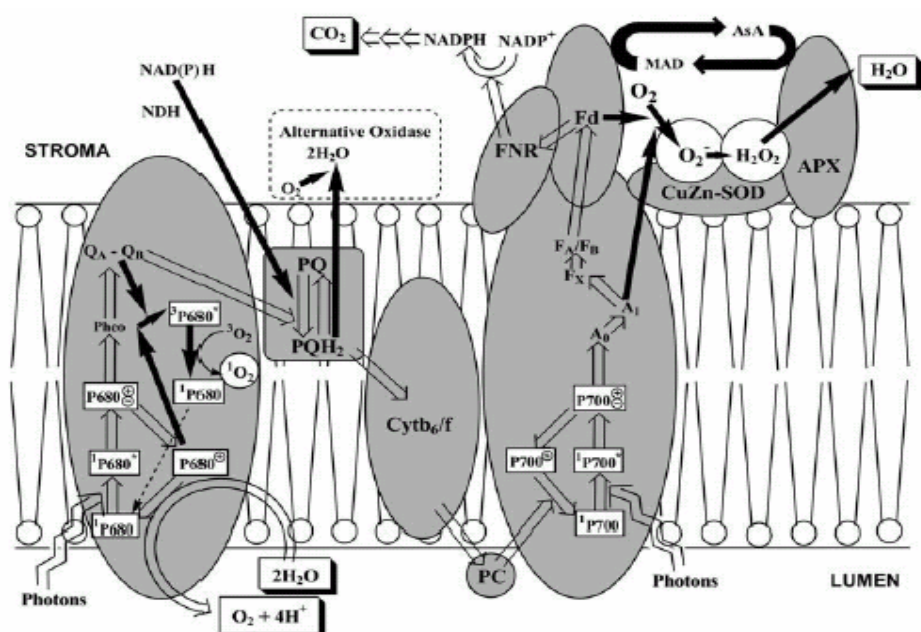
پائین باشد سبب کاهش کارایی مکانیسم‌های مذکور شده و انواع اکسیژن فعال تجمع می‌یابد.

در گیاهان زراعی به هنگام بروز تنش خشکی کلروپلاست مهمترین اندامک تولید کننده انواع اکسیژن فعال به شمار می‌آید. زیرا در چنین شرایطی روزه‌ها بسته می‌شوند. به همین دلیل تثبیت دی اکسید کربن در چرخه کالوین کاهش می‌یابد. اما در مقابل بخش‌های هوایی گیاه همچنان در معرض ریزش‌های فوتون‌های نوری قرار دارند. کاهش تثبیت دی اکسید کربن در چرخه کالوین و اجرای مرحله نوری فتوسنتز، سبب تجمع $NADPH, H^+$ و کاهش نسبت $NADP^+/NADPH, H^+$ می‌گردد. افت این نسبت در شرایط تنش خشکی سبب احیای ناقص اکسیژن اتمسفری و افزایش تولید انواع اکسیژن فعال در کلروپلاست می‌شود. لازم به ذکر است که هر سه مکانیسم دفاعی مذکور در کلروپلاست اجرا می‌گردند. بنابراین کاهش خزانه آنتی اکسیدان اسکوربات و پائین بودن نسبت احیا به کل آن در سطوح بالای تنش اسمزی در ارقام الوند و زرین سبب کاهش فعالیت آنزیم اسکوربات پراکسیداز شده است (نتایج آورده نشده‌است). بعلاوه اسکوربات پراکسیداز بعنوان آنزیم کلیدی در چرخه‌های گلوکاتیون - اسکوربات و مه‌لر ایفای نقش می‌کند. در حالیکه در رقم آذر 2 افزایش خزانه اسکوربات سبب شده‌است که میزان اسکوربات احیا در سطوح بالای تنش خشکی نسبت به دو رقم دیگر اختلاف معنی‌داری ($P < 5\%$) داشته باشد. گلوکاتیون آنتی اکسیدان مهم دیگری است که نقش بسیار موثری را در محافظت از ساختار گیاهان ایفا می‌کنند. بطوری که این متابولیت علاوه بر شرکت در چرخه‌های ذکر شده، کوفاکتور آنزیم گلوکاتیون پراکسیداز می‌باشد (میتلر 2002). کاهش میزان احیای این آنتی اکسیدان سبب ایجاد محدودیت در کارایی مکانیسم‌های دفاعی فوق خواهد نمود. در رقم آذر 2، فعالیت خوب آنزیم گلوکاتیون ردوکتاز باعث شده‌است تا میزان گلوکاتیون احیا نسبت به دو رقم دیگر در سطوح بالای تنش اسمزی بیشتر باشد. این ویژگی‌ها در رقم آذر 2 سبب شده‌است که سلول در شرایط

مطلوب‌تری به سر برده و شدت آسیب به غشاهای سلولی را کاهش دهد. اما در ارقام الوند و زرین با افزایش شدت تنش اسمزی، میزان اسکوربات کل به همراه فرم احیا هر دو آنتی اکسیدان کاهش یافت. کارابال و همکاران (2003) کاهش اسکوربات کل را ناشی از حساسیت مسیر بیوسنتز این متابولیت به تنش اسمزی و یا اکسیده شدن فرم اسکوربات توسط رادیکال‌های فعال اکسیژن دانسته‌اند. همچنین این محققین کاهش میزان اسکوربات احیا را ناشی از فعالیت کم آنزیم‌های درگیر در تبدیل فرم اکسید به فرم احیا اظهار داشته‌اند.

در رقم آذر 2، پرولین بطور قابل توجهی در 12 بار نسبت به بقیه سطوح افزایش یافته‌است. در حالیکه در ارقام الوند و زرین همانند آنتی اکسیدان‌ها تجمع پرولین کمتر از این رقم بود. پرولین علاوه بر کاهش پتانسیل اسمزی سلول، به دلیل مصرف $NADPH, H^+$ در مسیر بیوسنتز آن، نسبت $NADP^+/NADPH, H^+$ را افزایش داده و به این شکل پتانسیل ردوکس سلول را کنترل می‌کند. بعلاوه پرولین توانایی واکنش مستقیم با رادیکال هیدروکسیل را داشته و به پایداری غشاها کمک می‌کند (سیرم و همکاران 2002 و اسفندیاری و همکاران 2008). بنابراین تجمع پرولین در رقم آذر 2 سبب کاهش آسیب به غشاهای سلولی نسبت به دو رقم دیگر می‌گردد.

بعنوان نتیجه‌گیری کلی می‌توان اظهار داشت که افزایش حجم خزانه آنتی اکسیدان‌های محلول در آب اسکوربات و گلوکاتیون، بالا بودن نسبت احیا به کل آنها و تجمع پرولین سبب کاهش آسیب به غشاهای سلولی می‌گردد. بطوریکه هرچه مقدار این پارامترها در شرایط تنش خشکی بیشتر باشد سلول از پتانسیل ردوکس بالایی برخوردار شده و تحمل گیاه به شرایط دشوار افزایش می‌یابد. همچنین پارامترهای مورد ارزیابی نشان دادند که رقم آذر 2 در مقایسه با ارقام الوند و زرین در مرحله گیاهچه‌ای به تنش خشکی متحمل‌تر است.



شکل 1- مکانیسم های دفاعی گیاه که آنتی اکسیدان های اسکوربات و گلوکاتینون در آنها ایفای نقش می نماید

(الف) چرخه مهلر، (ب) چرخه گلوکاتینون - اسکوربات و (ج) چرخه گزانتوفیل

منابع مورد استفاده

- ابراهیمزاده، ح، ۱۳۷۲. فیزیولوژی گیاهی (فتوسنتز). انتشارات دانشگاه تهران.
- اسفندیاری ع، محبوب س ع و شکاری ف، ۱۳۸۷. اثرات مخرب انواع اکسیژن فعال، مکانیسم‌های محافظتی گیاه و ضرورت توجه به آن. مقالات کلیدی دهمین کنگره زراعت و اصلاح نباتات ایران، کرج. صفحه‌های ۱ الی ۲۲.
- محبوب س ع، ۱۳۶۶. بیوشیمی ساختمانی (ویتامین‌ها و کوآنزیم‌ها) (ترجمه). انتشارات دانشگاه تبریز.
- نوری م، رهبانی م و محبوب س ع، ۱۳۷۱. بیوشیمی (ترجمه). انتشارات احرار. تبریز.
- Asada K, 2000. The water-water cycle as alternative photon and electron sinks. *Phill Trans R Soc Lond*, B 355: 1419-1431.
- Bates L, Waldren RP and Teare ID, 1973. Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant Soil* 39: 205-207.
- Blokhina O, Virolainen E and Fagerstedt KV, 2003. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: A review. *Annals of Botany* 91: 179-194.
- Breusegem FV, Vranova E, Dat JF and Inze D, 2001. The role of active oxygen species in plant signal transduction. *Plant Sci* 161: 405-414.
- Edreva A, 2005. Generation and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts: A submolecular approach. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 106: 119-133.
- Esfandiari E, Shakiba MR, Mahboob S, Aliari H and Shahabivand S, 2008. The effect of water stress on antioxidant content, protective enzyme activity, proline content and lipid peroxidation in wheat seedling. *Pak J Bio Sci* 11: 1916-1922.
- Fadzilla NM, Finch RP and Burdon RH, 1997. Salinity, oxidative stress and antioxidant responses in shoot cultures of rice. *J Exp Botany* 48: 325-331.
- Guo Z, Tan H, Zhu Z, Lu S and Zhou B, 2005. Effects of intermediates on ascorbic acid and oxalate biosynthesis of rice and in relation to its stress resistance. *Plant Physiol Biochem* 43: 955-962.
- Gupta PK, 2002. *Cell and Molecular Biology*. Rastogi Publications, India.
- Havaux M and Niyogi KK, 1999. The violoxanthin cycle protects plants from photooxidative damage by more than one mechanism. *Proc Natl Acad Sci* 96: 8762-8767.
- Herbinger K, Tausz M, Wonisch A, Soja G, Sorger A and Grill D, 2002. Complex interactive effects of drought and ozone stress on the antioxidant defense systems of two wheat cultivars. *Plant Physiol Biochem* 40: 691-696.
- Jiang, CD, Gao H, Zou Q, Jiang G and Li LH, 2006. Leaf orientation, photorespiration and xanthophyll cycle protect young soybean leaves against high irradiance in field. *Environ Exp Botany* 55: 87-96.

- Karabal E, Yücel M and Öktem HA, 2003. Antioxidant responses of tolerant and sensitive barley cultivars to boron toxicity. *Plant Sci* 164: 925-933.
- Law MY, Charles SA and Halliwell B, 1983. Glutathione and ascorbic acid in spinach (*Spinacia oleracea*) chloroplasts. *Biochem J* 210: 899-903.
- Michel BE, 1983. Evaluation of the water potentials of solutions of polyethylene glycol 8000 both in the absence and presence of other solutes. *Plant Physiol* 72: 66-70.
- Mittler R, 2002. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Sci* 7: 405-410.
- Neill S, Desikan R and Hancock J, 2002. Hydrogen peroxide signaling. *Current Opinion Plant Biol* 5: 388-395.
- Potters G, Gara LD, Asada H and Horemans N, 2002. Ascorbate-glutathione: Guardians of the cell cycle, partners in crime? *Plant Physiol Biochem* 40: 537-548.
- Reddy AR, Chaitanya KV and Vivekanandan M, 2005. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *J Plant Physiol* 161: 1189-1202.
- Sairam RK, Rao KV and Srivastava GC, 2002. Differential response of wheat genotypes to long term salinity stress in relation to oxidative stress, antioxidant activity and osmolyte concentration. *Plant Sci* 163: 1037-1046.
- Smirnoff N, 2000. Ascorbic acid: Metabolism and functions of a multi-faceted molecule. *Current Opinion Plant Biol* 3: 229-235.
- Stewart RRC and Bewley JD, 1980. Lipid peroxidation associated aging of soybean axes. *Plant Physiol* 65: 245-248.
- Zhao Y, Hull AK, Gupta NR, Goss KA, Alonso J, Ecker JR, Normally J, Chory J and Celenza JL, 2002. Trp-dependent auxin biosynthesis in *Arabidopsis*: Involvement of cytochrome P450s CYP79B2 and CYP79B3. *Genes and Development* 16: 3100-3112