



دانشگاه پیام نور

فیزیولوژی تنشهای گیاهی

(رشته زیست شناسی)

فریده احسانی طباطبایی

سرشت‌نامه	: احسانی، طباطبایی، فریده، ۱۳۴۶-
عنوان و پدیدآور	: فیزیولوژی تنش‌های گیاهی (رشته زیست‌شناسی) / فریده احسانی طباطبایی.
مشخصات نشر	: تهران: دانشگاه پیام‌نور، ۱۳۸۵.
مشخصات ظاهری	: دوازده، ۲۵۴ص: مصور، نمودار
فروست	: دانشگاه پیام‌نور: ۱۳۸۹. گروه زیست‌شناسی: ۹۷/ ۱.
شابک	: 964-387-295-5
یادداشت	: فیا
یادداشت	: کتاب‌نامه: ص: ۲۴۹.
یادداشت	: نمایه
موضوع	: آموزش از راه‌دور - ایران.
موضوع	: گیاهان - فیزیولوژی - آموزش برنامه‌ای.
موضوع	: گیاهان - مکانیسم‌های دفاعی - آموزش برنامه‌ای.
شناسه افزوده	: دانشگاه پیام‌نور
رده‌بندی کنگره	: ۲۴۷۲۵ الف ۹ الف ۵۸۰۸ LC
رده‌بندی دیویی	: ۳۷۷/۱۷۵۰۹۵۵
شماره کتابخانه ملی	: ۳۹۲۴۵ - ۸۵



دانشگاه پیام‌نور

فیزیولوژی تنش‌های گیاهی

فریده احسانی طباطبایی

ویراستار علمی: دکتر بهمن خلدبرین

حروفچینی و نمونه‌خوانی: مدیریت تولید مواد و تجهیزات آموزشی

طراح جلد: فرزانه شمع

لیتوگرافی، چاپ و صحافی: انتشارات دانشگاه پیام‌نور

شمارگان: ۲۰۰۰ نسخه

نوبت و تاریخ چاپ: چاپ اول اردیبهشت ۱۳۸۶

شابک ۳ - ۲۹۵ - ۳۸۷ - ۹۶۴ - ۹۷۸

ISBN 978 - 964 - 387 - 295 - 3

کلیه حقوق برای دانشگاه پیام‌نور محفوظ است.

قیمت: ۱۷۱۰۰ ریال

بسم الله الرحمن الرحيم

پیشگفتار ناشر

کتابهای دانشگاه پیام نور حسب مورد و با توجه به شرایط مختلف به صورت درسنامه، آزمایشی، قطعی، متون آزمایشگاهی، فرادرسی، و کمک درسی چاپ می شود. کتاب درسنامه (د) نخستین ثمره کوششهای علمی صاحب اثر است که براساس نیازهای درسی دانشجویان و سرفصلهای مصوب تهیه می شود و پس از داوری علمی در گروههای آموزشی چاپ می شود. با تجدیدنظر صاحب اثر و دریافت بازخوردها و اصلاح کتاب، درسنامه به صورت آزمایشی (آ) چاپ می شود. با دریافت نظرهای اصلاحی و متناسب با پیشرفت علوم و فناوری، صاحب اثر در کتاب تجدیدنظر می کند و کتاب به صورت قطعی (ق) چاپ می شود. در صورت ضرورت، در کتابهای چاپ قطعی نیز می تواند تجدیدنظرهای اساسی به عمل آید.

متون آزمایشگاهی (م) متونی است که دانشجویان با استفاده از آن و راهنمایی مربیان کارهای عملی آزمایشگاهی را انجام می دهند. کتابهای فرادرسی (ف) و کمک درسی (ک) به منظور غنی تر کردن منابع درسی دانشگاهی تهیه می شوند. کتابهای فرادرسی با تأیید معاونت پژوهشی و کتابهای کمک درسی با تأیید شورای انتشارات تهیه می شوند.

مدیریت تولید مواد و تجهیزات آموزشی

فهرست

یازده

مقدمه

۱	فصل اول: معرفی اصول و مفاهیم اساسی در فیزیولوژی تنشهای گیاهی
۱	هدف آموزشی
۱	فیزیولوژی تنش
۳	القای مراحل مختلف در طی تنش
۷	چگونگی تشخیص تنش در گیاهان
۹	تنش و زندگی گیاه
۹	۱. تأثیر تنش بر کل پیکر گیاه
۹	۲. تنظیم یا میزان شدن موجود زنده در پاسخ به تنش
۱۰	۳. هزینه غلبه بر تنش
۱۱	عوامل تنش را
۱۲	راههای مختلف پاسخ گیاهان به تنش
۱۵	خلاصه فصل اول
۱۷	خودآزمایی فصل اول
۱۹	فصل دوم: تنش نور
۱۹	هدف آموزشی
۱۹	تنش ناشی از تابش نور شدید
۲۱	سازش و مقاومت به تنش نور شدید
۲۲	الف) مکانیسمهای حفاظتی گیاه از آسیب ناشی از نور شدید
۲۴	ب) تنش ناشی از تابش اشعه ماوراء بنفش
۲۶	فرایندهای نور شیمیایی مربوط به اثرات VU-B
۲۸	مقاومت در برابر اثرات اشعه VU-B
۳۰	خلاصه فصل دوم
۳۲	خودآزمایی فصل دوم
۳۳	فصل سوم: تنش دما
۳۳	هدفهای آموزشی

۳۴	الف) تنش گرما
۳۶	مکانیسمهای سازشی چندگانه محافظت‌کننده برگها و مقاومت گیاه در برابر تنش گرما
۳۹	پروتئین‌های شوک گرمایی
۴۰	ب) تنش سرما
۴۱	طرحهای آسیب ناشی از سرما در گیاهان
۴۴	ج) تنش یخبندان
۴۶	ایستادگی و بقا در مقابل تنش یخبندان
۴۷	پیشگیری از یخ‌زدگی
۴۷	نزول نقطه انجماد و به حالت مایع ماندن در زیر نقطه انجماد
۴۸	خو گرفتن به سرمای اقلیمی و افزایش تحمل یخبندان
۵۲	سخت شدن در مقابل سرمای زیر صفر و یخبندان
۵۳	صدمات ناشی از یخ‌زدگی خاک
۵۶	خلاصه فصل سوم
۵۹	خودآزمایی فصل سوم
۶۳	فصل چهارم: تنش خشکی
۶۳	هدف آموزشی
۶۳	خشکی یک عامل تنش‌زا
۶۵	اختلالات طرح و آسیبهای ناشی از تنش خشکی
۶۹	راههای مقاومت و بقای گیاهان در خشکی
۷۰	دوری یا پرهیز از خشکی
۷۳	تحمل و مقاومت به خشکی
۷۷	خلاصه فصل چهارم
۷۹	خودآزمایی فصل چهارم
۸۱	فصل پنجم: تنش شوری
۸۱	هدف آموزشی
۸۳	تنوع گونه‌های گیاهی مقاوم به نمک
۸۴	زیستگاههای پر نمک (شور)
۸۷	اثرات غلظت بالای نمک به روی گیاهان
۸۸	الف) اثرات مستقیم
۹۲	ب) اثرات غیرمستقیم
۹۵	مکانیسمهای سازش و مقاومت گیاهان در زیستگاههای شور
۹۶	تنظیم محتوای نمک
۹۶	الف) دفع نمک: حفظ تعادل یونی درونی
۹۸	ب) حذف نمک
۹۹	ج) رقیق شدن نمک
۱۰۱	د) تراکم نمک و کدبندی آن در داخل سلول
۱۰۳	ه) تحمل نمک
۱۰۳	۱. اتباشتن مواد محلول رقابتی
۱۰۴	۲. پایداری غشاهای زیستی
۱۰۵	۳. تغییرات هورمونهاى رشد در بافتها

۱۰۶	حساسیت گیاهان نمک گریز به نمک
۱۰۸	بیان و بروز ژنها هنگام تنش شوری
۱۱۰	خلاصه فصل پنجم
۱۱۲	خودآزمایی فصل پنجم
۱۱۵	فصل ششم: تنش ناشی از کمبود اکسیژن
۱۱۵	هدف آموزشی
۱۱۶	اختلالات و صدمات ناشی از بی‌هوای شدن محیط خاک به روی ریشه‌ها
۱۱۷	آسیب شاخه‌ها بر اثر صدمات ریشه‌ای ناشی از کمبود اکسیژن
۱۱۹	چگونگی کسب اکسیژن مورد نیاز گیاهان غوطه‌ور در آب از طریق اندامهای ویژه‌یافته
۱۲۲	مقاومت و بقای بافتها و گیاهان در شرایط کمبود اکسیژن
۱۲۵	خلاصه فصل ششم
۱۲۷	خودآزمایی فصل ششم
۱۲۹	فصل هفتم: تنش‌های ناشی از عوامل بیماری‌زای گیاهی و گیاهخواران
۱۲۹	هدف آموزشی
۱۲۹	الف) تنش ناشی از عوامل بیماری‌زا در گیاهان میزبان (امراض گیاهی)
۱۳۰	راههای پخش و ورود عوامل بیماری‌زا به گیاه
۱۳۱	عوامل مورد نیاز جهت رشد موجود بیماری‌زا در بافتهای میزبان
۱۳۲	اثرات فیزیولوژیکی عامل بیماری‌زا به روی گیاه
۱۳۳	الف) پاسخ فتوسنتزی میزبان به عامل بیماری‌زای گیاهی
۱۳۴	ب) پاسخ تنفسی گیاه میزبان به عامل بیماری‌زای گیاهی
۱۳۵	تنفس نوری
۱۳۵	چرخه مهار پتوزی
۱۳۵	تنفس غیرسیتوکرومی
۱۳۶	ج) پاسخ دفاعی گیاه علیه حمله بیماری‌زا
۱۳۷	۱. دفاعهای شیمیایی از پیش موجود
۱۳۷	۲. دفاع القا شده از طریق آلودگی
۱۳۹	فیتو آلكسینها (مواد گیاهی بازدارنده عوامل بیماری‌زا)
۱۴۲	تأثیر عوامل محیطی غیرزیستی به روی پیشرفت بیماری در گیاهان
۱۴۴	ب) تنش ناشی از گیاهخواران
۱۴۶	تأثیر گیاه‌خواران به روی گیاهان
۱۴۶	۱. مرحله زندگی گیاه
۱۴۷	۲. نوع بافت گیاهی مورد مصرف
۱۴۷	۳. زمان حمله گیاه‌خوار
۱۴۷	۴. ژنوم یک گیاه مستقل
۱۴۷	۵. شرایط محیطی
۱۴۷	۶. پاسخهای ویژه گونه گیاهی
۱۴۸	مکانیسمهای سازشی علیه گیاه‌خواران
۱۴۸	۱. دفاعهای غیرمستقیم غیرفیزیولوژیکی و شیمیایی
۱۴۹	۲. دفاعهای مستقیم فیزیولوژیکی و شیمیایی
۱۵۱	مکانیسمهای فیزیولوژیکی اساسی جهت القای مواد شیمیایی دفاعی

۱۶۵	تنش‌های محیطی و گیاه‌خواری
۱۶۵	خلاصه فصل هفتم
۱۵۹	خودآزمایی فصل هفتم

۱۶۱	فصل هشتم: آللوپاتی
۱۶۱	هدف آموزشی
۱۶۳	شواهدی در تأیید و رد آللوپاتی
۱۶۵	حالت ویژه خود مسموم‌سازی
۱۶۶	رقابت و آللوپاتی
۱۶۸	شناخت اکولوژیکی آللوپاتی
۱۶۹	زیست ستنز و طبقه‌بندی آللوکمیکالها
۱۷۳	فیزیولوژی عملکرد آللوپاتیکی یکی از ترکیبات فنلی مهم
۱۷۳	محل تجمع آللوکمیکالها و چگونگی رهایی و توزیع آنها از گیاه منبع
۱۷۵	الف) محلول خاک
۱۷۵	ب) رطوبت هوا
۱۷۵	ج) صدمات فیزیکی
۱۷۶	د) اکسایش
۱۷۶	ه) متصاعد شدن (Volatilization)
۱۷۶	و) ترشحات ریشه (Root exulation)
۱۷۶	ز) تجزیه و تلاشی
۱۷۶	سم‌زدایی آللوکمیکالها
۱۷۹	تنشهای محیطی و آللوپاتی
۱۸۰	الف) تنشهای غیرزیستی و آللوپاتی
۱۸۱	ب) تنشهای زیستی و آللوپاتی
۱۸۳	کاربرد آللوپاتی در کشاورزی
۱۸۵	خلاصه فصل هشتم
۱۸۷	خودآزمایی فصل هشتم

۱۸۹	فصل نهم: آلودگی فلزات سنگین و حشره‌کشها در خاک
۱۸۹	هدف آموزشی
۱۸۹	الف) آلودگی فلزات سنگین
۱۹۰	فیزیولوژی و بیوشیمی جذب و مسمومیت‌های فلزی در گیاهان
۱۹۱	الف) پیوند شدن و چسبیدن به لیگاندهای آلی
۱۹۱	ب) هم‌کرداری و پادکرداری
۱۹۳	ج) جذب مستقیم یون فلزی و ایجاد مسمومیت
۱۹۴	عادت کردن و سازش یافتن گیاهان به غلظت بالای فلزات
۱۹۵	گیاهان فلز دوست
۱۹۷	مکانیسمهای دوری از فلزات و مقاومت به آنها در گیاهان
۱۹۹	معرفی چند عنصر فلزی مسموم‌کننده و چگونگی مکانیسمهای مقاومتی در گیاهان در برابر آنها
۱۹۹	۱. آلومینیوم
۲۰۰	۲. کادمیوم
۲۰۰	۳. جیوه

۲۰۱	۴. سرب
۲۰۱	(ب) آلودگی آفت‌کشهای مورد استفاده در کشاورزی
۲۰۲	اثرات آفت‌کشها بر روی محصولات گیاهی و گیاهان طبیعی
۲۰۴	معدنی شدن آفت‌کش
۲۰۸	متابولیسم آفت‌کشها (گزنوبونیکها)
۲۱۰	خلاصه فصل نهم
۲۱۲	خودآزمایی فصل نهم
۲۱۵	فصل دهم: تنش آلودگی هوا
۲۱۵	هدف آموزشی
۲۱۷	واکنش‌های فتوشیمیایی و چگونگی تشکیل گازهای آلوده‌کننده هوا
۲۱۹	تأثیر عوامل آلوده‌کننده هوا به‌روی اجتماعات گیاهی و فیزیولوژی آنها
۲۲۲	اثرات فیزیولوژیکی و زیست شیمیایی اوزون به‌روی گیاهان
۲۲۲	الف) مکانیسم ورود O_3 به درون گیاهان
۲۲۳	(ب) برهم‌کنشهای شیمیایی O_3 با اجزای سلولی و تأثیر آن بر واکنشهای متابولیسمی
۲۲۵	(ج) تأثیر O_3 به‌روی فرایندهای فیزیولوژیکی گیاه
۲۲۷	مکانیسمهای مقاومت به تنش ناشی از اکسیدانت‌ها (اوزون)
۲۲۹	دی‌اکسید گوگرد و اثرات آن به‌روی گیاهان
۲۲۹	الف) منابع SO_2 و علائم آسیب آن در گیاه
۲۳۰	(ب) جذب، سمیت‌زدایی و متابولیسم SO_2
۲۳۳	(ج) مکانیسمهای مقاومت به تنش SO_2
۲۳۴	اکسیدهای نیتروژن و تأثیر آنها به‌روی گیاهان
۲۳۴	الف) منابع اکسیدهای نیتروژن در جو و علائم آنها در گیاهان
۲۳۵	(ب) اثرات متابولیسمی، اکولوژیکی و فیزیولوژیکی دی‌اکسید نیتروژن
۲۳۷	دی‌اکسید کربن و تأثیر آن بر گیاهان
۲۳۷	الف) شواهد و منابع افزایش سطوح CO_2 جوی
۲۳۸	(ب) اثرات افزایش CO_2 به‌روی گیاهان C_3 ، C_4 و CAM
۲۴۱	(ج) تأثیر سطوح بالای CO_2 بر ارتباطات آبی گیاه، جابایی (اختصاص یافتن) کربن و متابولیسم نیتروژن
۲۴۲	(د) دی‌اکسیدکربن و اثر گلخانه‌ای
۲۴۳	خلاصه فصل دهم
۲۴۶	خودآزمایی فصل دهم
۲۴۹	فهرست منابع
۲۵۱	واژه‌نامه فارسی به انگلیسی
۲۵۳	واژه‌نامه انگلیسی به فارسی

مقدمه

گیاهان در طی دوران زندگی خود همواره در شرایط عادی و مطلوب خود قرار نداشته و بلکه اغلب با شرایط غیرعادی و یا تنش‌زا روبرو می‌شوند. درواقع هیچ مکانی در جهان وجود ندارد که گیاهان در آنجا از تنش‌های محیطی (غیرزیستی یا زیستی) در امان باشند. کره زمین انباشته از مکان‌هایی با شرایط تنشی مختلف است و مثال‌های فراوانی از زندگی گیاهان تحت تنش در جهان وجود دارد. بسیاری از گیاهان مانند گیاهان آلبی سرما را تجربه کرده و حتی در دمای 35°C نیز بسر می‌برند، حال آنکه برخی گیاهان مناطق گرم تا دمای 55°C را تحمل می‌کنند. بسیاری از گیاهان زراعی یا محصول‌دار که در معرض وزش بادهای خشک و یا غلظت بالای نمک در خاک قرار می‌گیرند، بالاجبار دوره‌های خشکی و شوری را سپری می‌سازند و یا در نقاطی از زمین مثل دره مرگ در آمریکا که ۹۰٪ بافت‌های گیاهی سالیانه توسط علف‌خواران مصرف می‌شود، گیاهان تحت تنش‌های مکانیکی شدید قرار دارند.

علاوه بر عوامل فیزیکی شیمیایی محیطی، عوامل دیگری نظیر آلوده‌کننده‌های خاک، آب و هوا که با دخالت انسان ایجاد می‌شوند نیز تنش‌زا بوده و گیاهان باید درمقابل آنها مقاومت و ایستادگی کنند. از طرف دیگر برخی پدیده‌های زیستی نظیر بیماری‌زایی، رقابت و آلودگی را نیز باید به فهرست عوامل تنش‌زا اضافه نمود زیرا تمام آنها شرایط تنش‌آلودی را برای گیاهان ایجاد می‌کنند که ممکن است اثرات مشخصی بر فیزیولوژی رشد و نمو و بقای آنها داشته باشند.

فرآیندهای تکاملی، با تلفیقی از صفات زیست‌شناختی، تشریحی، فیزیولوژیکی و رفتاری گیاهان را به گونه‌ای طراحی یا به عبارت بهتر معماری کرده‌اند که می‌توانند تحت این شرایط متغیر و متنوع، فشارهای وارد شده به آنها را به حداقل برسانند ولی به هر حال به خاطر وجود برخی محدودیتهای زیست‌فیزیکی و زیست‌شیمیایی در ساختار و عمل گیاه، بسیاری از گیاهان با وجود داشتن صفات فوق، تحت تنش قرار گرفته و از خود پاسخ نشان می‌دهند.

مطالعه پاسخهای (واکنش‌های) گیاهان به تنشهای محیطی، محور و موضوع اصلی کار فیزیولوژیستهای گیاهی و اکوفیزیولوژیست‌ها است. با درک چگونگی پاسخ گیاهان به عوامل تنش‌زا می‌توان توزیع جغرافیایی گیاهان و عملکرد آنها را در شرایط محیطی مختلف توصیف نمود. از طرف دیگر با توجه به تأثیر تنش بر تولید و تکثیر گیاهان، مطالعه پاسخهای تنشی در نزد دانشمندان علم کشاورزی نیز کاربرد داشته و بخصوص در اصلاح نژاد جهت ایجاد ارقام کشاورزی مقاوم در برابر خشکی، شوری و دیگر عوامل محدودکننده محصولات زراعی بسیار اهمیت دارد. بالاخره چون شرایط تنش‌زا موجب اختلال در اعمال گیاه می‌شود از این‌رو مطالعه گیاهان در شرایط پرتنش، ابزار خوبی برای فیزیولوژیستهای گیاهی جهت مطالعه فیزیولوژی و بیوشیمی پایه در گیاهان محسوب می‌شود.

مبحث فیزیولوژی تنشهای گیاهی با توجه به عوامل تنش‌زای زیستی و غیرزیستی، مبحثی بسیار مفصل و پیچیده است که توصیف کامل آن نیاز به صفحات بیشماری دارد، ولی در این نوشتار سعی شده است که اصول مهم و رئوس مطالب اساسی دانش فیزیولوژی تنشهای گیاهی یا فیزیولوژی گیاهان تحت تنش مورد بررسی قرار گیرد. به این لحاظ این مطالب طی ۱۰ فصل در کتاب حاضر ارائه شده است که برای درک و فراگیری بهتر، هدف آموزشی از مطالعه هر فصل بیان شده است. انتظار می‌رود در پایان پس از مطالعه کامل کتاب، فراگیران به هدف آموزشی نهایی زیر دست یابند:

«آشنایی با مفهوم تنش و عوامل تنش‌زای زیستی و غیرزیستی در محیط زندگی گیاهان و چگونگی تأثیر آنها به روی فیزیولوژی و رشد و نمو گیاهان و شناخت مکانیسمهای مقاومت در گونه‌های مقاوم به تنش»