

فيزيولوژی گیاهان زراعی

فیزیولوژی گیاهی زراعی

فهرست مطالب

12.....	فصل اول: روابط آبی گیاه
12.....	آب و نقش آن در گیاه
13.....	اندازه‌گیری میزان آب در گیاه
13.....	خواص محلول‌ها
15.....	پتانسیل شیمیایی آب
16.....	پلاسمولیز
17.....	اندازه‌گیری پتانسیل آب در گیاه
18.....	روش‌های اندازه‌گیری آب
19.....	روش شارداکف: اندازه‌گیری پتانسیل آب
19.....	تعیین میزان آب در گیاه: (روش خشک و تر)
20.....	نقصان اشباع آب
20.....	روزنه‌ها: (Stomata)
21.....	واکنش‌های شبانه‌روزی روزنه‌ها
22.....	مکانیزم حرکت روزنه‌ها:
23.....	تئوری تجمع یون پتاسیم:
24.....	میزان آب
24.....	درجه حرارت
24.....	رطوبت هوا
24.....	نقش ABA:
25.....	تعرق Transpiration:
25.....	محل تعرق
25.....	Russeting زنگار
26.....	اثرات مفید
26.....	روش‌های اندازه‌گیری تعرق
27.....	فاکتروهای مؤثر در تعرق
27.....	RA: مقاومت لایه مرزی
27.....	مقاومتهای لایه مرزی: Boundarylayer
28.....	تأثیر ساختمان گیاه روی تعرق:
29.....	آناتومی برگ گیاه:

30 لزوم تعرق برای گیاهان:
30 تعریق Sodation Gottation
31 جذب آب توسط گیاه:
31 آناتومی ریشه:
32 نظریات مربوط به معود آب در گیاهان:
34 نکات مورد توجه:
36 عامل مؤثر در جذب آب:
38 نظریه مونش (جریان توده‌ای)
38 تغذیه نبات:
38 اهمیت مواد معدنی:
39 روش‌های مطالعه در تغذیه گیاهی:
40 محلول‌های غذائی معروف
41 2- روش تجزیه خاک
42 3- روش تجزیه گیاه:
42 4- روش غلظت بحرانی و حد کفایت:
42 5- روش (Diagnosis and Recommendation Intergrated system) D.R.I.S
50 پیگمان‌های گیاهی:
52 تست‌های طبقه‌بندی شده فصل اول
56 پاسخ تشریحی تست‌های طبقه‌بندی شده فصل اول
59 فصل دوم: فتوسنتز
60 کلروفیل
61 ساخت کلروفیل
62 کارتنوئیدها رنگیزه زرد رنگ
63 فیکوبیلین‌ها
63 مکانیزم فرایند فتوسنتز
64 واکنش‌های نوری و تاریکی
64 خاستگاه اکسیژن آزاد شده در فرایند فتوسنتز
65 نیاز کوانتومی و واحد فتوسنتزی
66 ماهیت واکنش نوری
68 فتوفسفوریلاسیون چرخه‌ای
69 فتوفسفوریلاسیون غیر چرخه‌ای
69 سیستم‌های فتوسنتزی
72 ماهیت واکنش تاریکی در فتوسنتز
74 چرخه هاچ-اسلاک C4
76 تنفس نوری
77 مکانیسم تنفس نوری
78 متابولیسم گیاهان خانواده کراسولاسه CAM
80 تست‌های طبقه‌بندی شده فصل دوم

85	پاسخ تشریحی تست‌های طبقه‌بندی شده فصل دوم
89	فصل سوم: متابولیسم کربن
89	واکنش‌های مستقل از نور فتوسنتز
89	چرخه احیاء کربن فتوسنتزی C_3 (PCR)
89	مرحله کربوکسیلاسیون ریبولوز 1، 5-بی فسفات
90	مرحله احیاء 3-فسفو گلیسرات
90	مرحله بازسازی ریبولوز 1، 5- بی فسفات
91	تنظیم نوری آنزیم‌های چرخه احیاء کربن فتوسنتزی
92	چرخه اکسیداسیون کربن تنفس نوری C_2 (PCO)
97	گروه آنزیم مالیک وابسته به NADP (NADP-ME)
97	گروه آنزیم مالیک وابسته به NAD (NAD-ME)
97	گروه آنزیم فسفوانیول پیرووات کربوکسی کیناز (PEP-CK)
99	متابولیسم کراسولاسه اسید Crossulaceae Acid Metabolism (CAM)
99	مقایسه گیاهان C_4 و گیاهان CAM
101	تفاوت بین گیاهان C_3 , C_4
105	اثر عوامل محیطی بر فتوسنتز
105	نور
105	* نکته:
107	تفاوت گیاهان نورپسند و سایه‌پسند
107	غلظت دی‌اکسید کربن
108	تأمین CO_2 برای فتوسنتز
109	مقاومت لایه مرزی (ra)
115	تست‌های طبقه‌بندی فصل سوم
121	پاسخ تشریحی تست‌های طبقه‌بندی شده فصل سوم
125	فصل چهارم: تنفس
126	رابطه بین تنفس و فتوسنتز
127	کسر تنفسی
128	عوامل مؤثر در تنفس
130	تست‌های طبقه‌بندی شده فصل چهارم
135	پاسخ تشریحی تست‌های طبقه‌بندی شده فصل چهارم
139	فصل پنجم: تثبیت CO_2 توسط جوامع گیاهی
139	مقدمه:
139	سطح برگ و دریافت تشعشع خورشید
140	تجزیه و تحلیل رشد
141	سرعت رشد گیاه (CGR) Crop Growth Rate
142	سرعت رشد نسبی (CGR) (Relative Growth)
143	شاخص سطح برگ (LAI) Leafarea Index
144	سرعت جذب خالص (NAR) Net Assimilation Rate

144	نسبت سطح برگ (LAR) Leaf Area Rate
145	سطح ویژه برگ (SLA) Specific Leaf Area (سطح مخصوص برگ)
145	نسبت وزن برگ (LWR)
146	وزن مخصوص برگ (SLW)
146	دوام سطح برگ (LAD) Leaf Area Duration
147	دوام بیوماس (BMD)
147	شاخص سطح برگ مطلوب و بحرانی
149	کاهش تشعشع درون جوامع گیاهی
150	زاویه برگ‌ها
150	تمایل برگ‌ها و بازده فتوسنتز
150	کاهش تشعشع و سرعت رشد گیاه
151	روایه خورشید، کاهش تشعشع و سرعت در رشد گیاه
151	زاویه برگ‌ها در داخل جامعه گیاهی
152	آرایش عمودی برگ‌ها
152	اثرات متقابل انرژی خورشیدی و درجه حرارت
152	کاربرد درجه روزهای رشد به جای زمان (GDD)
153	واحد فتونرمال (PTU)
154	تراکم بوته و عملکرد
154	عوامل گیاهی
154	عوامل محیطی
155	عکس‌العمل گیاه به تغییرات تراکم بوته
156	نحوه کشت و عملکرد
156	استراتژی‌های افزایش محصول
157	اجزاء عملکرد
158	تست‌های طبقه‌بندی شده فصل پنجم
164	پاسخ تشریحی تست‌های طبقه‌بندی شده فصل پنجم
170	فصل ششم - سلول‌های گیاهی
170	سلول‌های پروکاریوت
171	سلول‌های یوکاریوتی
172	پروتوپلاست سلول‌های یوکاریوت
173	میکروتوپول و میکروفیلانمت‌ها
173	واکوئول
173	شیره سلولی در واکوئل * پتانسی اسمزی سلول
174	هسته
175	شبکه اندوپلاسمی
175	ریبوزوم
175	دستگاه گلژی
176	میکروبادی و اسفروزوم‌ها

176	پلاستیدها
177	میتوکندریها
178	فصل هفتم – انتقال و توزیع مواد فتوسنتزی
178	مقدمه
178	انتقال مواد در آوندهای آبکشی
179	پروتئین P و رسوب کالوز
180	انتقال مواد در آوندها
180	مواد انتقالی در شیره آوند آبکش
181	سرعت انتقال مواد در آوندهای آبکش
181	انتقال مواد از منبع به مخزن
182	قوانین انتقال مواد از منبع به مخزن
182	مکانیزم بارگیری، انتقال و تخلیه آوندهای آبکش
184	تخلیه مواد در مخزن (Unloading)
186	تخصیص دوره‌ای (Durnal Allocation)
187	مکانیزم انتقال در آوند آبکش
188	تسهیم شیره پرورده بین مخزن‌ها
190	محدودیت منبع و مخزن
191	توزیع مواد فتوسنتزی در مرحله رشد و رویشی و زایشی
192	شاخص برداشت (Harvest Index (HI)
193	تعداد دانه و اندازه دانه
193	انتقال مجدد مواد فتوسنتزی (Remobilization)
193	مواد فتوسنتزی مورد نیاز پر شدن دانه
194	نقش ریشک‌ها در پر شدن دانه‌ها
195	انتقال مواد شیمیایی زنبیوتیک (Xenobiotic)
196	تست‌های طبقه‌بندی شده فصل هفتم
202	پاسخ تشریحی تست‌های طبقه‌بندی شده فصل هفتم
207	فصل هشتم – هورمون و ویتامین‌های گیاهی
207	اکسین‌ها
208	اکسین طبیعی
209	اکسین‌های صنعتی
209	مشخصات شیمیایی اکسین
209	مواد ضد اکسینی
209	بیوسنتز اکسین
210	انتقال اکسین
210	آزمون حیایت (زی‌سنجی) اکسین
211	نقش فیزیولوژیکی اکسین
228	PHOTO RESPIRATION تنفس نوری
229	سیکل تنفس نوری

230	راه‌های اندازه‌گیری تنفس نوری
230	تفاوت گیاهان C3 و C4:
232	دلایل عدم اشباع نوری C4
233	نقطه موازنه نوری (جبران نوری) LIGHT COMPENSATION:
234	ضریب تعرق (نسبت تعرق):
234	تنفس RESPIRATION:
234	سیکل کربس
235	عوامل مؤثر تنفس:
237	نقل وانتقال مواد در داخل گیاهان
239	تست‌های طبقه‌بندی شده فصل هشتم
243	پاسخ تشریحی تست‌های طبقه‌بندی شده فصل هشتم
246	فصل نهم – جوانه‌زنی و گل‌دهی در گیاهان
246	بذر و قسمت‌های آن
247	ساختمان‌های ذخیره‌ای بذر
255	فرایند جوانه‌زنی
257	قابلیت حیات و جوانه‌زنی بذر
258	عوامل مؤثر و مورد نیاز به جوانه‌زنی
260	اثر فیتوکروم‌ها بر جوانه‌زنی
260	بلوغ بذر
260	طول عمر بذر longevity
261	توان رویش گیاهچه (seedling vigor) یا بینه بذر
261	جوانه‌زنی و سبز شدن بذور
262	خواب بذر Seed dormancy
262	انواع خواب بذر
263	خواب ذاتی (خواب اولیه)
263	تعادل هورمونی
264	عوامل ژنتیکی مؤثر بر خواب اولیه
265	تأثیر عوامل محیطی در طول دوره نمو بر خواب اولیه بذر
266	خواب ثانویه (القایی با انگیخته‌ای) Induced dormancy
266	خواب اجباری Enforced dormancy
267	خواب نسبی Relative dormancy
267	عوامل ایجاد خواب بذر
267	نفوذناپذیری پوسته بذر نسبت به وجود آب، اکسیژن و با ترکیبی از هردو
267	وجود مواد بازدارنده
268	نارس بودن جنین
268	محدودیت‌های مکانیکی ناشی از پوسته بذر
268	تغییرات زیاد درجه حرارت و دما
268	کمبود برخی عناصر مثل نیتروژن و پتاسیم

268	تأثیر فاکتورهای محیطی بر روی گیاه مادری
268	بذرهای هتروپلاستیک
269	برطرف کردن خواب بذر
269	پس‌رسی (After ripening)
269	تحت شرایط انباردهی
270	روش استفاده از درجه حرارت
270	تیمار سرمادهی (Stratification)
270	استفاده از درجه حرارت متناوب
271	فاکتورهای تأثیرگذار بر دمای متناوب
272	شکستن خواب مربوط به پوسته بذر
273	روش آیشویی
273	استفاده از هورمون‌ها و ترکیبات شیمیایی جهت رفع خواب بذر
273	مکانیسم شکستن خواب
274	عوامل محیطی و جنبش‌های گیاهی
274	تروپیسیم
275	فتوتروپیسیم
275	کراوی تروپیسیم
275	ناستی
276	سیموناستی
276	تولید گل و میوه
276	طول روز در گل‌انگیزی نقش دارد یا طول شب؟
277	تأثیر کیفیت نور
277	منحنی‌های پاسخ فتوپریودی گیاهان روز کوتاه و روز بلند
278	تثبیت بیولوژیکی نیتروژن
278	تثبیت نیتروژن
279	چذب نیتروژن
280	تجمع نیتروژن
280	عوامل مؤثر بر جذب نیتروژن
280	دلایل جذب بهتر آمونیم نسبت به نیتروژن
281	آسیمیلاسیون نیتروژن
283	تست‌های طبقه‌بندی شده فصل نهم
288	پاسخ تشریحی تست‌های طبقه‌بندی شده فصل هشتم
291	فصل دهم – آزمون جامع
295	پاسخ تشریح آزمون جامع
299	منابع

فصل اول: روابط آبی گیاه

آب و نقش آن در گیاه

اهمیت آب در زندگی گیاه: اولاً مهم‌ترین ماده تشکیل دهنده پروتوپلاسم سلول است (تا 95 وزن) فعالیت پروتوپلاسم بستگی به آب موجود دارد. اگر آب کم شود فعالیت کم می‌شود و کم‌تر از حد باعث مرگ سلول می‌شود به علت اینکه پروتئین‌ها، اسیدهای نوکلئیک و کربوهیدرات‌ها در حالت طبیعی با مقداری آب همراه هستند اگر آب از آن‌ها جدا شوند تحت تأثیر قرار می‌گیرند. آب در تعدادی از واکنش‌های شیمیایی در پروتوپلاسم نقش مستقیمی دارد. واکنش‌هایی مانند هیدرولیز و تراکم که در آن‌ها آب به مولکول‌های عالی اضافه و یا از آن‌ها گرفته می‌شود در فعالیت‌های متابولیتی اهمیت خاصی دارد. در تبدیل کربوهیدرات‌ها به یکدیگر و یا آنزیم‌ها به یکدیگر وجود آب لازم است.

در فتوسنتز آب منبع تولیدکننده پروتون است. در فرآیندهای تنفس آب یکی از محصولات این واکنش‌هاست اب حلالی است که بسیاری از مواد در آن حل می‌شوند واکنش‌های شیمیایی متعددی در محیط آبی انجام می‌پذیرد. عامل نگهدارنده آماس (تورژسانس سلولی) آب می‌باشد بنابراین آب نقش مهمی در نگهداری شکل طبیعی گیاه باز می‌کند از طرفی دیگر این آماس سلولی برای سرپا نگهداشتن گیاهان علفی بسیار لازم است. علاوه بر این آماس سلولی در فرآیندهایی مانند باز و بسته شدن روزنه‌ها، حرکت برگ‌ها، گلبرگ‌ها را برگ‌های تخصص یافته گیاه از اهمیت خاصی برخوردار است.

Polinus باعث خروج آب از سلول‌های این اندام شده و باعث حذف آماس شده و برگ‌ها جمع می‌شوند.

حرکت گلبرگ‌ها در لاله عباسی و mesembrianthemum دیده می‌شود.

سلول‌ها غالباً توسط یک لایه نازکی از آب پوشیده شده‌اند که در فضای نازک بین سلولی و اندام‌ها قرار دارد این لایه از سلولی به سلول دیگر ادامه یافته و شبکه‌ای را در گیاه به وجود می‌آورد که در نقل و انتقال مواد محلول نقش مهمی را بازی می‌کند.

انتقال مواد به آوندها توسط آب صورت می‌گیرد در انتقال گامت‌های گیاهی (گیاهان آبزی) انتقال و پراکندگی هاگ‌ها، میوه‌ها و بذور نقش مهمی را در گیاهان آبزی علاوه بر یک محیط تعادلی و نقش نگهداری می‌باشد.

اندازه گیری میزان آب در گیاه

خشک کردن گیاه در اتو، تا رسیدن به وزن ثابت که از سوخت باید جلوگیری شود. چرا که موجب سوختن مواد آلی می شود حرارت از 80-100-120 درجه سانتی گراد نباید بیش تر باشد البته در این دامنه حرارتی آبی که مربوط به مواد آلی است باقی می ماند.

آب داخل گیاه براساس وزن تر Fresh wight یا وزن خشک Dry wight می باشد.

خشک کردن نباید خیلی طولانی باشد چرا که مواد فرار ممکن است تخریب شوند از بین بروند مانند اسانس ها برای اینکه از فعالیت آنزیم ها جلوگیری شود بهتر است از قبل از خشک کردن نمونه ها آن ها را به مدت چند دقیقه در 110 درجه در فشار کم قرار دهیم سپس در دمای پایین تر از 60-80 درجه خشک کنیم.

$$OF = \frac{\text{وزن آب } E}{\text{وزن تر گیاه } P} \quad \text{یا} \quad OS = \frac{E}{\text{وزن خشک گیاه } P}$$

خواص محلول ها

1- فشار بخار آب:

مولکول ها از سطح مایع حرکت می کنند و بالعکس. در حالت تعادل اگر فشار سنج به کار بریم فشار نشان داده شده برابر فشار بخار اشباع است. اگر آب خالص نباشد فشار بخار آب را کم تر می کند. این کاهش فشار بخار آب را می توان توسط

$$e = e \cdot \frac{nw}{nw + ns} \quad \text{قانون راولت محاسبه کنیم:}$$

E فشار بخار محلول e فشار بخار آب خالص، w تعداد مدل های حلال یا آب، s تعداد مول های جسم حل شده

2- نقطه جوش و نقطه انجماد:

با حل کردن جسمی در آب نقطه جوش بالا می رود و نقطه ذوب پایین می آید.

3- فشار اسمزی:

با استفاده از معادله، می توان فشار اسمزی محلول ها را محاسبه نمود.

$$P = MIRT$$

P : فشار بر حسب بار یا اتمسفر

M : غلظت محلول بر حسب مولال

I: تخریب یونیزاسیون جسم حل شده

R: ضریب ثابت گازها = (0/083)

T: درجه حرارت مطلق محلول که برابر است با (X + 273)

ضریب I برای ترکیباتی مثل ساکاروز که یونیزه نمی‌شوند برابر 1 است و برای مولکول‌هایی که یونیزه می‌شوند برحسب درجه یونیزاسیون بیش‌تر از 1 است.

مثال: فشار اسمزی محلول 0/2 از مولال ساکاروز را در دمای 27 درجه محاسبه کنید؟ (اسمومتر ساده)

$$P = 0/2 \times 1 \times 0/083 \times 300 = 498$$

مثال: اگر 34/2 گرم ساکاروز خالص را در 1000 گرم آب خالص حل بکنیم فشار اسمزی محلول حاصل چقدر

خواهد بود؟

$$C_{12}H_{22}O_{11} = 342 \frac{342}{34/2} = \frac{1}{x} = 0/1$$

$$P = 0/1 \times 1 \times 0/84 \times 400 = 2/49$$

اندازه‌گیری‌های دقیق نشان داده است که رابطه فوق فقط برای محلول‌هایی که رقیق باشد وقت زیادی دارد، و حداقل یونیزه شوند.

الکترولیت‌هایی را که یونیزه می‌شوند و اجزای بیش‌تری را آزاد می‌کند را نمی‌توان به‌طور دقیق از این فرمول محاسبه کنیم به‌خاطر اینکه از انرژی آزاد آب چیزی بیش‌تر از آن که مدنظر است کاسته می‌شود. بعضی از ترکیبات در داخل آب یونیزه نمی‌شوند بلکه به‌صورت هیدراته درمی‌آیند و در نتیجه مولکول‌های آب را در اطراف خود نگه می‌دارد بنابراین غلظت مؤثر مولکول‌های آب کم شده و فشار اسمزی واقعی بالاتر از فشار اسمزی است که توسط فرمول محاسبه می‌شود. اندازه‌گیری دقیق نشان داده است که فشار اسمزی محلول - امولال ساکاروز 25/1 بار است دما معادله ون خوف عدد 22/7 بار را نشان می‌دهد.

در مناطقی که بین غلظت محلول، فشار بخار محلول، فشار اسمزی وجود دارد برای ما ممکن می‌کند که فشار اسمزی یک محلول را با استفاده از افت نقطه انجماد آن و یا با استفاده از فشار بخار آن محاسبه بکنیم.

افت نقطه انجماد محلول یک موال برابر 1/86 درجه است و فشار اسمزی آن در دمای صفر درجه برابر با 22/7 است.

$$\frac{\pi}{22/7} = \frac{T}{1/86}$$

پتانسیل شیمیایی آب

پتانسیل شیمیایی هر ماده در هر سیستمی تعدادی از توانائی آن ماده برای انجام کار است یا به عبارت دیگر پتانسیل هر ماده معادل انرژی آزاد کیبیس است. بنابراین هنگامی که پتانسیل آب در نقطه A بیش تر از B یعنی اینکه انرژی بیش تری در نقطه A دارد و توانایی انجام کار بیش تری است.

پتانسیل شیمیایی آب دارای اجزاء زیر است:

پتانسیل فشاری (P) + پتانسیل ماتریکی m برابر با پتانسیل اسمزی یا s است.

پتانسیل اسمزی از نظر مقدار برابر همان فشار اسمزی است با این اختلاف که علامت آن منفی (-) است. همیشه در طبیعت آن از پتانسیل بالا به طرف پتانسیل پایین حرکت می کند (جریان انرژی از پتانسیل زیاد به کم است) پتانسیل آب خالص بیش تر از محلول هاست. با حل کردن هر ماده ای در داخل آب پتانسیل آن را کاهش داده ایم.

براساس قرارداد پتانسیل آب خالص را یک در نظر می گیرند بنابراین پتانسیل اسمزی منفی خواهد بود پتانسیل ماتریک جزء دیگری از پتانسیل آب است و عبارت است از جاذبه بین مولکول های آب در موادی که نام ماتریکس از آن به وجود می آید) نمونه هایی از ماتریکس ها، رس، پکتین، پروتئین، سلولز و بعضی ارکان های محلول است. بنابراین آب بر روی این مواد رونشین می شود و مقداری از پتانسیل خود را از دست می دهد این کاهش پتانسیل را پتانسیل ماتریکی می گویند.

پتانسیل ماتریک به خاطر خاصیت آبنوشی Imbibitidn علامت آن منفی است.

دیواره سلولزی سلول مقاومت کمی در برابر عبور آب و مواد محلول نشان می دهد و به عنوان یک پرده نیمه تراوا در بیرونی ترین قسمت پروتوپلاست قرار دارد غشاء واکوئلی نیز یک پرده نیمه تراوا است بنابراین این یک سلول یک اسمومتر ساده است.

در درون سیتوپلاست و واکوئل مواد مختلف معدنی و آلی وجود دارند که دارای پتانسیل اسمزی هستند بنابراین جزء پتانسیل اسمزی پتانسیل آب مربوطه به ترکیبات معدنی و آلی موجود در سیتوپلاسم است. مقداری از پتانسیل آب هم به خاطر رونشینی آن بر روی پروتئین ها، ارگان ها و برخی از اجزای سیتوپلاست کاهش پیدا می کند این بخش از پتانسیل آب مربوط به پتانسیل ماتریکی آب می باشد چون آب به دلیل منفی بودن مجموع پتانسیل اسمزی و ماتریکی آب به درون سلول می رود و در سلول انبساط پیدا می کند و دیواره سلول مانند توپ فوتبال در برابر این انبساط مقاومت می کند و این مقاومت با انتشار بیش تر سلول افزایش می یابد طبق قانون نیوتن دیواره به محتویات سلول فشاری را وارد می کند که به فشار تورژانس - آماس - یاتورگود نامیده می شود. بنابراین پتانسیل آب در سلول گیاهی مشابه برابر مجموع

جبری پتانسیل اسمزی و باتریک و فشاری است. پتانسیل آب به ندرت در سلول‌های که پرآب هستند در گیاه به صفر می‌رسد و حتی در گیاهانی که به‌طور مناسب آبیاری شده‌اند. پتانسیل آب عملاً منفی اهمیت در محاسبات بیوفیزیکی پتانسیل ماتریک‌ها را ناچیز در نظر می‌گیرند. اول تحقیقات نشان داده است که پتانسیل ماتریک جزء قابل توجهی از پتانسیل آب را به خود اختصاص می‌دهد.

فشاری P	ماتریکی m	اسمزی s	پتانسیل کل		
+3/76	-1/59	-7/67	-5/5	آبیاری معمولی	خيار
+0/46	-3/53	-15/43	-18/5	چندروز بی آبی	
+4/06	-1/94	-6/42	-4/3	آبیاری معمولی	گوجه‌فرنگی
+1/6	-3/33	-16/67	-18/4	چندروز بی آبی	

وقتی که کمبود آب در گیاه پیش بیاید پتانسیل آب و اجزاء آن کم می‌شود (طبق جدول) پلاسیده شدن برگ‌ها و گل‌ها پس از جدا شدن گیاه به‌خاطر کم شدن پتانسیل فشاری (آماس) است چنانچه اجزاء جدا شده در گیاه در آب قرار بگیرند می‌توانند فشار آماس خود را حفظ نمایند این پتانسیل مسئول پابرجا نگه‌داشتن گیاهان علفی و شادابی اندام‌های آن‌هاست وقتی بافت‌ها پژمرده بشوند آماس آن‌ها از بین رفته و بنابراین فشار آماس صفر می‌شود و گاهی هم منفی می‌شود.

و در شرایطی که پتانسیل اسمزی بسیار زیاد باشد پتانسیل آب برابر با پتانسیل اسمزی خواهد بود چرا که از پتانسیل ماتریک ممکن است صرف‌نظر شود در این حالت گیاه به نقطه پژمردگی دائم خود می‌رسد.

$$Y = Y_s = \text{پژمردگی دائم}$$

در چنین شرایطی قبلی گیاه بستگی به مقاومت گیاه در برابر پتانسیل‌های کم اسمزی است به عبارت دیگر بقای گیاه بستگی به این دارد که غلظت‌های زیاد نمک (املاح) را نمی‌تواند تحمل کند پتانسیل اسمزی در گیاه بیش‌تر براساس غلظت املاح در نظر گرفته می‌شود به خاطر همین مقاومت گیاهان نسبت به خشکی و نسبت به شوری با هم ارتباط مستقیم دارد.

پلاسمولیز

اگر سلولی گیاه در محلولی که پتانسیل آب آن کم‌تر از پتانسیل آب سلول باشد قرار بگیرد آب شیب پتانسیل را طی نموده و به تدریج از سلول خارج می‌شود در نتیجه پتانسیل آب سلول کاهش پیدا کرده و اگر پتانسیل آب محلول خیلی پایین باشد سلول آن قدر آب از دست می‌دهد تا از بین برود و در جایی می‌رسد که ممکن است قبل از مرگ پتانسیل آب

سلولی برابر با پتانسیل آب بیرون باشد.

سپس وقتی که سلول آب از دست بدهد به خاطر چسبندگی که بین دیواره و سیتوپلاسم وجود دارد سلول ممکن است تا حدی فرورفتگی پیدا کند و بنابراین پتانسیل فشار در این حالت منفی می‌شود استحکام دیواره سلولی مانع از فرورفتگی بیش از حد دیواره بشود پروتوپلاست سلول از دیواره جدا می‌شود و به اصطلاح سلول حالت پلاسمولیز به خود می‌گیرد.

در پلاسمولیز محل‌های اتصال قاعداً همراه با مکان‌هایی به نام پلاسمودسماها هستند. معمولاً سلول‌ایی که پلاسمولیز شده‌اند تا مدت زیادی باقی می‌مانند حالت پلاسمولیز به آرامی برگشت داده شود سلول‌ها به حالت اولیه برمی‌گردند.

اگر که سلول به مدت زیادی در محلول پلاسمولیز کننده نگهداری شود تدریجاً به حالت عادی خود می‌رود دلیل این حالت تجمع نمک از اطراف سلول به داخل واکوئل و کم شدن پتانسیل اسمزی آن و در نتیجه ورود آب طبق شیب اسمزی است. این پدیده، خاصیتی از سیتوپلاسم را نشان می‌دهند که اختلال آن با پرده‌هایی نیمه تراوی بی‌جان است.

اندازه‌گیری پتانسیل آب در گیاه

قدرت سلول در جذب آب بستگی به پتانسیل آب شیره واکوئلی دارد. اگر بافت گیاه در محلولی قرار بگیرد که پتانسیل آب آن محلول کم‌تر از پتانسیل آب بافت باشد پلاسمولیز اتفاق می‌افتد و بافت منقبض می‌شود. به چنین محلولی محلول هیپرتونیک می‌گویند. چنانچه بافت گیاهی در محلول قرار بگیرد که پتانسیل آب محلول بیش‌تر از پتانسیل آب گیاه باشد تورژسانس اتفاق می‌افتد و به این محلول، محلول هیپوتونیک گفته می‌شود هرگاه پتانسیل آب محلول و سلول گیاه یکی باشد محلول را ایزوتوپیک می‌گویند.

در روش‌های اندازه‌گیری آب در گیاه از این روش‌ها استفاده می‌شود و برآن اساس استوار است. در تعیین پتانسیل آب در گیاه دست نخورده یا سالم Intact plant هنگامی که قسمتی از گیاه را برای اندازه‌گیری آب جدا می‌کنیم. ممکن است دچار تغییر شود و علت آن رفع تنش‌هایی است که بافت‌های مجاور در گیاه کامل برای عضو گیاه ایجاد می‌کنند.

اندازه‌گیری پتانسیل آب بر روی بافت‌هایی که از گیاه جدا می‌شود فقط میزان تقریبی پتانسیل آب در گیاه کامل می‌شود.

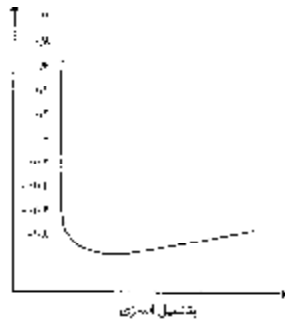
روش‌های اندازه‌گیری آب

روش حجمی:

برای تعیین مقدار آب در غده سیب‌زمینی ابتدا محلول‌های مختلفی از ترکیباتی مثل ساکاروز، KCl یا NaCl را می‌سازیم.

	1	0/7	0/6	0/5	0/4	0/3	0/2	0/1	
پتانسیل اسمزی	-38/7	-27/9	-23/8	-20/3	-41/5	-12/4	-8/7	-4/5	KCL

سپس با استفاده از چوب پنبه سوراخ کن 12 استوانه سیب‌زمینی تهیه کرده و طول‌شان را با خط‌کش یکسان می‌کنیم و سپس داخل محلول‌ها می‌ریزیم سپس 1 ساعت صبر کرده تا عمل تبادل صورت گیرد سپس طول آن‌ها را محاسبه می‌کنیم.



روش وزنی:

مشابه روش بالاست فقط از طریق وزن کردن قطعات سیب‌زمینی قبل و بعد از تبادل انجام می‌شود (بعد از تبادل توسط کاغذ خشک کن سریعاً سطح قطعات را خشک می‌کنیم).

موفقیت در روش وزنی بستگی به سرعت توزین نمونه‌ها و نحوه خشک کردن آن‌ها دارد استفاده از ترازوهای دقیق باعث افزایش دقت آزمایش می‌شود در مورد روش حجمی اگر بافتی که انتخاب می‌کنیم غیرمتجانس باشد وقتی در محلول‌های مختلف قرار گیرد این بافت خم می‌شود از درجه خمیدگی می‌توان استفاده نمود. باید به دنبال پتانسیلی بگردیم که خمیدگی در آن وجود دارد این روش برای میانگین‌های ساقه نخود یا دمگل گیاهان مثل گل تا صدک استفاده می‌شود.

در مورد اعضای ذخیره‌ای گیاه مثلاً غده سیب‌زمینی ممکن است پتانسیل آب کم‌تر از آن چیزی که هست به دست آید به خاطر اینکه در بین سلول‌های مقداری فضای خالی وجود دارد و بنابراین مقداری از آب جذب شده در روش وزنی ممکن است بدون دخالت آب صورت گرفته باشد پس در جدول ما کمی بالاتر از صفری که داریم قرار می‌گیرد اگر به

جدول نگاه کنیم می بینیم که پتانسیل آب واقعی آب بیش تر از آنچه ما به دست آورده ایم است.

روش شارداکف: اندازه گیری پتانسیل آب

محللول هایی با غلظت های مختلف مانند مانیتول تهیه می کنیم. از هر کدام 10cc برمی داریم سپس متیلن بلو به هر کدام اضافه می کنیم. مشابه روش قبل نمونه های بافت گیاه را در ظرف اصلی می اندازیم بعد از تبادل آن ها را خارج می کنیم سپس یک قطره از محللول آبی رنگ به بالا اضافه می کنیم محللولی که از بافت گیاه آب جذب کرده باشد پتانسیل آب آن بیش تر از پتانسیل محللول رنگی مورد نظر است. بنابراین آن قطره آبی که به سمت پایین حرکت می کند و محللولی که بافت گیاه آب داده است (بافت از آن محللول جذب کرده) پتانسیل آب آن کم تر از محللول شاهد رنگی خود است بنابراین قطره محللول شاهد تا مدتی روی سطح باقی می ماند و محللولی که هیچ گونه تبدالی، با بافت گیاهی انجام نداده است به طبع پتانسیل آب برابر با پتانسیل آب گیاه است که محض اضافه نمودن محللول رنگی شاهد این محللول سریعاً به رنگ آبی در می آید.

روش اتاقک فشار (bomb) pressure chamber: (یا سلول فشار) اندازه گیری پتانسیل آب

در شکل دستگاه: دمبرگ بیرون قرار گرفته. سپس به آرامی شیر هوا را باز می کنیم. مبنای فیزیولوژیکی این است که تنشی که در آوندهای چوبی وجود دارد چون با بقیه سلول ها در تعادل است ما می توانیم با فشاری که از طریق کپسول وارد می کنیم آب را از آوندها به خارج بفرستیم در این روش برگ گیاهان را در محل خاصی که مربوط به نمونه است قرار می دهیم و به آرامی فشار هوا را باز می کنیم به طبع فشار سنج فشار موجود در محفظه سخت چپ را نشان می دهد. به تدریج فشار را افزایش می دهیم به طوری که قطرات آب از دمبرگ خارج شود و در همان لحظه شیر را می بندیم و عدد فشار سنج را یادداشت می کنیم.

تعیین میزان آب در گیاه: (روش خشک و تر)

تعیین میزان نسبی آب: ابتدا چند قطعه از بافت مورد نظر را با چوب پنبه سوراخ کن جدا می کنیم و بعد روی ترازوی دقیق می کنیم و وزن اشباع آنرا بدست می آوریم سپس آنرا خشک می کنیم وزن خشک آنرا بدست می آوریم.

$$\text{میزان نسبی آب} = \frac{(\text{وزن خشک}) - (\text{وزن اولیه})}{(\text{وزن خشک}) - (\text{وزن اشباع})}$$

برای دقیق تر انجام دادن آزمایش به چند نکته باید توجه کنیم.

1. موقعی که قطعات جدا شده در روی آب مقطر شناور هستند باید از تغییراتی که در وزن خشک روی می‌دهد جلوگیری کنیم مثلاً در اثر فتوسنتز ممکن است وزن خشک افزایش یابد (در محیط تاریک)
2. باید از تنفس جلوگیری شود (در محیط خشک) به میانی دیگر باید در نقطه موازنه فتوسنتز و تنفس قرار بگیرند.

نقصان اشباع آب

$$\text{نقصان اشباع آب} = \frac{(\text{وزن اولیه}) - (\text{وزن اشباع})}{(\text{وزن خشک}) - (\text{وزن اشباع})}$$

با مقایسه دو فرمول 1 و 2 می‌توان به این نتیجه رسید که 100 منهای میزان نسبی آب برابر با نقصان اشباع آب است:

$$\text{میزان نسبی آب} - 100 = \text{نقصان اشباع آب}$$

منطق حکم می‌کند که بین پتانسیل آب گیاه و مقدار نسبی آب ارتباط نزدیک وجود داشته باشد.

این تحقیق نشان می‌دهد که یک ارتباط خطی بین پتانسیل آب گیاه و مقدار نسبی آب وجود دارد. چرا که هر گیاهی که بتواند در پتانسیلهای کم آب آماس نسبی خود را حفظ کند می‌تواند فعالیت‌های فیزیولوژیکی خود را بهتر انجام دهد.

روزنه‌ها: (Stomata)

روزنه‌های هوایی باعث گسیختگی سلولهای اپیدرم می‌شود که این منافذ توسط سلولهای گارد guard cells محافظت می‌شوند به مجموع منفذ و سلولهای گارد استومات گفته می‌شود در کنار سلولهای گارد سلولهای همراه Subsidiary cell و یا Accessory cell وجود دارد.

در غلات سلولهای گارد دمبلی شکل‌اند.

روزنه‌های در اثر تکامل بوجود آمده‌اند و هدف از بوجود آمدن آنها ایجاد تبادلات گازی مثل O_2, CO_2 و جلوگیری از دست رفتن آب است ولی به محض اینکه روزنه‌ها باز می‌شوند مولکول‌های آب سریعاً از فضای بین روزنه خارج می‌شود سرعت خروج آب از فضای روزنه بسیار بیشتر از ورود CO_2 یا تبادلات گازی دیگر است به چند دلیل:

1. جرم مولکولی CO_2 (44) است ک حدود 2/5 برابر آب است. H_2O 18 می‌باشد. (جرم مولکولی بیشتر انتشار کمتر)
2. نیروی محرکه آب فشار بخار آب می‌باشد اختلاف فشار بخار آب بین فضای سلولی و خارج سلول که بسیار قابل توجه است ولی نیروی محرکه برای CO_2 اختلاف غلظت این گاز در درون و بیرون گیاه است و در درون گیاه (فضای مزوفیل برگ) کمتر از هوا که حدود 300ppm است می‌باشد ولی در هنگام تنفس CO_2 کلروفیل برگ بیشتر خواهد شد و حدود (200-300) پی‌پی‌ام می‌شود در خشکی مشکلی ایجاد می‌شود که گیاه فقط نتوانسته است که سلولهای روزنه‌های خود

را ببندد.

روزنه‌ها صرفاً جهت استفاده Co2 ساخته شده‌اند روزنه‌ها در برگها و ساقه‌های علقی و پوست ساقه‌های جوان وجود دارند. تعداد روزنه‌ها و پراکندگی آن‌ها در سطح زیر برگ بیشتر است و در گیاهان مختلف این اختلاف شدیداً دیده می‌شود ولی در بعضی از آن‌ها اختلافی وجود ندارد.

به عنوان مثال در پیاز اختلاف شدید نیست بلکه وجود ندارد ولی در بلوط اختلاف خیلی شدید است.

سطح زیرین 179/Mm2	سطح روش 29Mm2	Pelargonium شمعدانی
75	65	Vica phaba باقلا
340	0	Cuercus rabur بلوط
175	175	Allium cepa پیاز

هرچه محیط رشد گیاه خشکتر باشد روزنه‌ها در سطح زیرین بیشتر گسترش پیدا می‌کنند. سطحی که روزنه‌ها به خود اختصاص می‌دهند 1٪ کل سطح برگ است از اختصاصات ویژه سلولهای روزنه این است که تنها سلولهای اپیدرمی هستند که دارای کلروپلاست هستند. اندازه هر روزنه توسط تغییراتی که در شکل روزنه ایجاد می‌شود تحت کنترل قرار می‌گیرد و تغییرات شکل روزنه برمی‌گردد به تغییراتی که در میزان آب آن اتفاق می‌افتد به علت ضخامت بیشتری که سمت داخلی روزنه‌ها دارند چنانچه روزنه آن جذب نماید به علت ساختمان فیزیکی آن روزنه باز می‌شود چون بخش نازکتر دیواره در قسمت خارجی قرار دارد سریعتر بیشتر عکس‌العمل نشان می‌دهد و باعث باز شدن روزنه می‌شود برعکس وقتی که سلولهای گارد آماس خود را از دست بدهند روزنه‌ها بسته می‌شوند در هنگامی که روزنه‌ها باز هستند افزایش حجم سلولهای گاز است.

واکنش‌های شبانه‌روزی روزنه‌ها

چندین عامل:

- نور
- میزان آب
- غلظت Co2

وقتی که آب به مقدار کافی در دسترس گیاه باشد، روزنه‌ها در گیاهان مزوفیت (رطوبت زی) اغلب در طی روز روزنه‌ها باز در تاریکی بسته می‌شود اگر گیاه با شرایط کمبود آب مواجه شود ممکن است در اواسط روز روزنه‌های خود را برای

مدتی بصورت کاملاً بسته یا نیمه بسته نگهدارد علت این حالت ممکن است به علت کاهش فتوسنتز و تجمع CO_2 در فضای بین سلولی باشد. در مورد اغلب غلات (گندم و جو) کمبود آب باعث بسته شدن روزنه‌ها، در اکثر ساعات روز شده و ممکن است در شب حتی باز نشوند در گیاهان روزنه‌ها همیشه باز هستند (در شرایط مناسب) و چند ساعتی بعد از غروب بسته می‌شوند.

بسته شدن روزنه‌ها در اواسط روز در این گیاهان دیده نمی‌شود مگر که خشکی زیاد باعث پژمردگی گیاه شود واکنش گیاهان ابدار گوشتی مثل کاکتوس‌ها زیاد و با گیاهان خشکی‌زی کاملاً متفاوت است. روزنه این گیاهان در روز بسته و در شب باز باقی می‌ماند. این گیاهان یک متابولیسم ویژه مخصوص به خود دارند که بنام متابولیسم اسید کراسولاسه‌ای Cam معروف است.

مکانیزم حرکت روزنه‌ها:

چون نور تأثیر مهمی در حرکت روزنه‌ها دارد مکانیزم حرکت آن‌ها در ارتباط با نور مورد مطالعه قرار گرفت: چندین مکانیزم پیشنهادی:

تئوری اسکاروت: نظریه نشاسته - قند

تاریکی	روشنایی CO_2
تجمع و افزایش CO_2	کاهش غلظت CO_2
کاهش PH	افزایش Ph
تبدیل گلوکز به نشاسته	تبدیل نشاسته به قند (گلوکز)
افزایش پتانسیل اسمزی	کاهش پتانسیل اسمزی
خروج آب از سلول محافظ	ورود آب به سلولی محافظ
کاهش آماس	افزایش آماس
بسته شدن روزنه	باز شدن روزنه

در برابر نور کافی سلولهای محافظ فتوسنتز می‌کنند و این عمل باعث کاهش CO_2 در فضای بین سلولی مزوفیل می‌شود کاهش CO_2 باعث افزایش PH باعث فعال شدن آنزیمهای هیدرولیز کننده نشاسته شده و نشاسته به گلوکز تبدیل شده و این تبدیل باعث کاهش پتانسیل اسمزی شده و موجب ورود آب به سلول محافظ می‌شود و آماس صورت می‌گیرد و روزنه‌ها باز می‌شوند.

بسته شدن روزنه یا در تاریکی بیشتر به خاطر توقف فتوسنتز و تجمع CO_2 در فضای بین سلولی است نقطه‌ضعف این نظریه این است که اگرچه در بعضی از گیاهان سلولهای محافظ دارای نشاسته نیستند نور باز به هم باعث باز شدن آن‌ها می‌شود.

تئوری تجمع یون پتاسیم:

تحقیقات جدید نشان داده است که باز شدن روزنه‌ها و کم شدن نشاسته سلولهای محافظ را می‌توانیم با برقراری یک تعادل کاتیونی در سلولهای محافظ تفسیر کنیم. کاتیونهای یک ظرفیتی مثل پتاسیم تأثیر مثبتی روی باز شدن روزنه‌ها دارند ولی کاتیونهای دو ظرفیتی CA و mg باعث بسته شدن بر اثر k را خنثی می‌کنند.

سلولهای محافظ یون پتاسیم را از سلولهای مجاور گرفته و سلولهای روزنه باز می‌شوند. این مطلب با آزمایش‌های دقیق انجام شده مورد تأیید قرار گرفته طبق این نظریه جمع شدن یون پتاسیم باعث کم شدن پتانسیل آب گشته و آب از سلولهای مجاور به داخل سلولهای محافظ حرکت می‌کنند در نتیجه آماس افزایش یافته و روزنه باز می‌شود و برعکس خروج یونهای K باعث بسته شدن روزنه‌ها می‌شود.

روزنه بسته	روزنه باز	
0/1 میلی مول	< 0/45 میلی مول	غلظت یون K +
5/19	< 5/6	PH سلول گارد
5/74	< 5/11	PH سلول کمکی

سلولهای گارد بعنوان منبع پروتون و همچنین بعنوان منبع پتاسیم عمل می‌کند. منبع پروتون سلولهای گارد تجزیه (اسیدهای آلی است).

کاکسولواست اسید, oAA \rightarrow PEP + CO₂ $\xrightarrow{\text{تجزیه}}$ نشاسته سلول گارد

\rightarrow بسیار ناپایدار \rightarrow اسید مالیک \rightarrow R - CooH \rightarrow R - CooH $\xrightarrow{\text{تجزیه}}$ R - Coo⁻ + H⁺

Ph را با توجه به چرخه بالای می‌توان تفسیر نمود.

نقش CO₂: دیواره سلولها همیشه چنین است و آب به صورت لایه‌ای نازک اطراف سلول را فرا گرفته است. وقتی در محیط غلظت CO₂ زیاد شود با آب موجود در سطح سلول ترکیب شده که اسید ناپایدار تولید می‌کند و پروتون تولید می‌کند.



و باعث غیرفعال شدن آنزیم تبدیل کننده نشاسته به قند می‌شود و برعکس آنزیمی دیگر فعال می‌شود و باعث انتقال پروتون به سلولهای گارد می‌شود. در نتیجه K از سلول گارد خارج شده و فشار توژرسانس کاهش پیدا کرده و سلولهای روزنه بسته می‌شوند.

میزان آب

فتوستنتز و نور باعث تغییر مقدار آب می‌شود. هنگامی که مقدار آب کافی در دسترس گیاه نباشد یا در اثر تعرق گیاه آب زیادی را از دست بدهد. رونه‌ها مستقل از وضعیت CO₂ بسته خواهند شد. وقتی که کمبود آب خیلی سریع اتفاق بیافتد مشاهده شده است که قبل از بسته شدن رونه‌ها ابتدا کمی باز می‌شوند سپس بسته خواهند شد و علت آن این است که سلول‌های همراه در هنگام کمبود آب سریع‌تر آب خودشان را از دست می‌دهند و در زمان بسیار کوتاهی فضایی برای باز شدن سلول‌های گارد فراهم می‌کنند. بنابراین این سلول‌ها کمی باز شده و با ادامه کم آبی شدیداً بسته می‌شوند.

درجه حرارت

نتایج ضد و نقیضی ارائه شده است. آقای میل برن در کتاب خود اشاره کرده است که در دمای روزنه‌ها نسبت به افزایش درجه حرارت واکنش مثبت نشان می‌دهند ولی در بعضی گونه‌ها بالا رفتن درجه حرارت باعث بسته شدن روزنه‌ها می‌شود شاید علت این موضوع این باشد که با افزایش دما، درجه حرارت افزایش یافته و غلظت CO₂ در فضای بین سلولی زیاد شده و روزنه بسته می‌شود در بعضی گونه‌ها مایل و به تأثیری در حرکت روزنه بسته می‌شود در بعضی گونه‌ها تأثیری در حرکت روزنه‌ها نداریم شاید تنفس این گونه گیاهان در تبادل افزایش درجه حرارت حساسیت چندانی نشان نمی‌دهد.

رطوبت هوا

روزنه‌ها در برابر رطوبت هوا واکنش نشان می‌دهند (رطوبت زیاد باعث باز شدن و رطوبت کم باعث بسته شدن می‌شود حتی در شرایط کمبود آب که روزنه‌ها قاعداً باید بسته بشوند رطوبت زیاد هوا موجب باز شدن روزنه‌ها می‌شود) (علت عدم آبیاری در ظهر) خصوصاً چمن که آب باعث ذره‌بین شدن می‌شود. همچنین دلیل ذکر شده دیگر می‌شود. رطوبت زیاد هوا باعث باز شدن روزنه‌ها می‌شود و در اینجا به نظر می‌رسد که سلول‌های محافظ رأساً در مقابل رطوبت هوا عکس‌العمل نشان می‌دهند و باز می‌شوند (مثل خیار).

نقش ABA:

یکی از هورمون‌هاست که به هورمون استرس (تنش) معروف است در مواقعی که تنش به گیاه وارد می‌شود مثل (زخم، شوری، کم آبی) میزان ABA افزایش پیدا می‌کند و موجب بسته شدن روزنه‌ها می‌شود.

در یک آزمایش ابتدا به گیاه تنش آبی دادند و روزنه‌ها بسته شد سپس میزان ABA را اندازه‌گیری کرد دیدند که افزایش یافته بود و هنگامی که به حد مشخصی برسد روزنه‌ها بسته خواهند شد (علت این است که هنگام وارد شدن اسید آبسزیک اسید K خارج شده و روزنه بسته می‌شود). هرچه آب بیش‌تری از روزنه خارج شود با خود مقدار ABA را خارج می‌سازد و باعث رسیدن ABA به سلول روزنه شده و موجب بسته شدن آن می‌گردد. یکی از دلایل که در روز روزنه‌ها بسته می‌شود تعرق زیاد است که تجمع ABA را به دنبال خواهد داشت دلیل دیگر افزایش تنفس در اثر افزایش حرارت است. در ادامه 25-300 درجه که CO₂ زیاد تولید شده به طبع باعث بسته شدن روزنه‌ها خواهد شد.

تعرق Transpiration:

تعرق حتی از ریشه صورت می‌گیرد. در بخش عمده از برگ‌ها صورت می‌گیرد. نخل خرما 5000 لیتر در روز، بوته ذرت 3-4 لیتر در روز، کاکتوس 0/01 تعرق ذرت، تعرق می‌کنند، 99٪ آب جذب شده توسط گیاه از طریق تعرق از دست می‌رود و فقط 0/01 آب جذب شده هدف فرآیندهای متابولیکی می‌شود.

محل تعرق

روزنه‌ها می‌باشند ولی بشره برگ (کوتیکول) و عدسک‌ها نیز میزان تعرق دارند سطح برگ از موم پوشیده شده با این وجود مقداری آب هم تبخیر می‌شود که به نام تعرق کوتیکولی معروف است. 5-10٪ تعرق کوتیکولی است جنس کوتیکول کتینی - واکسی) است، که صددرصد به آب غیرقابل نفوذ نیستند. Vaxing یعنی روی میوه را با موم تقویت می‌کنند. موم روی سیب 1- باعث جلوگیری از تبخیر زیاد می‌شود 2- مانع جذب آب بیش از حد سلول‌های اپیدرمی می‌شود.

Russeting زنگار

بافت زنگارزده دارای کوتیکول نیست، زنگار در مناطق مرتفع کم‌تر است ولی در مناطق پست و دره‌ها بیش‌تر است (در مناطق مرتفع تغییر درجه حرارت کم‌تر است) در تغییر درجه حرارت باعث شکاف برداشتن کوتیکول و عارضه زنگار می‌شود به علاوه GA بیش‌تری در گیاهان مناطق مرتفع است و چون GA به بزرگ‌تر شدن اندازه سلول کمک می‌کند در مناطق بیش‌تر میوه پخ و فشرده‌تر می‌شود و حالت کشیده در ارتفاع به وقوع می‌پیوندد. نقاط ضعف تعرق بیش‌تر از اثرات مثبت و سفید آن است.

چون گیاه دچار تنش رطوبتی می‌شود برای رشد توژرسانس کامل سلول لازم است 17-18 ساعت تعرق یکنواخت باعث توقف رشد می‌شود. اگر تعرق وجود نمی‌داشت گیاهان بزرگ‌تر بودند.

اثرات مفید

1- خنک‌کنندگی تا 13 درجه سانتی‌گراد

2- کمک به جذب آب و مواد غذایی

روش‌های اندازه‌گیری تعرق

توزین گلدان‌ها:

(میزان تعرق براساس سانتی‌متر مربع به سطح برگ در ساعات محاسبه می‌شود) معایب: فتوسنتز گیاهان و تنفس گیاه در طول مدت آزمایش باعث افزایش یا کاهش وزن خشک می‌شود. همچنین در مزرعه قابل استفاده نیست. همچنین برای درختان بزرگ قابل استفاده نیست.

توزین اعضای جدا شده از گیاه: در این روش گیاه از بین می‌رود یا ناقص می‌شود.

روش کاغذ شطرنجی: برای محاسبه سطح برگ.

روش استفاده از پلاس متر

لیفیومتر: برای به‌دست آوردن سطح برگ.

روش Freeman = برابر با اندازه‌گیری تعرق

براساس اندازه‌گیری رطوبت موجود در هوا یعنی گلدان‌ها در یک اتاقک‌هایی قرار می‌گیرند و هوا از یک سمت وارد و از سمت دیگر خارج می‌شود. تفاوت رطوبت میزان تعرق را نشان می‌دهد.

نقطه ضعف آن اینکه سرعت جریان باد و رطوبت هوا ورودی از عوامل مؤثر است و گیاه در شرایط طبیعی نیست در مزرعه قابل اجرا است.

میزان رطوبت هوای خروجی را با استفاده از مواد رطوبت‌گیر، KCL پنتوکسید فسفر و با هیدرومتر می‌توانیم اندازه‌گیری نمائیم.

استفاده از پتومترها Photometer

معایب: باید ریشه قطع شود با قطع ریشه هوا وارد آوندها می‌شود برای رفع این شکل ساقه را زیر آب باید قطع نمود. با این روش جذب آب را اندازه‌گیری می‌کنیم و معلوم نیست که آب جذب شده تعرق شده است یا نه. به ندرت روند کاهش تعرق با روند جذب هماهنگ است. فرض اینکه جذب با تعرق یکسان است تعرق بیش‌تر از جذب است.

همچنین مقداری آب صورت فرایندهای متابولیکی می‌شود.

فاکتورهای مؤثر در تعرق

$$T = \frac{\text{نیروی محرک برای تعرق}}{R} \frac{\text{فشار آب در اتمسفر - فشار بخار آب در برگ}}{R \text{ مقاومت (Rs + ra)}}$$

RA: مقاومت لایه مرزی

تعریف رطوبت نسبی Relative humidity محیط بر صورت کسر مؤثر است (نقصان فشار بخار آب مقدار رطوبت هوا در دمای معین به مقدار رطوبت همان حجم هوا در همان دما در حالت اشباع هرچه نقصان فشار بخار آب کاهش یابد رطوبت نسبی افزایش می‌یابد.

درجه حرارت رطوبت نسبی مؤثر است و دیگر اینکه منبع انرژی برای تبخیر فراهم می‌کند.

فشار بخار آب (میلی بار)

درجه حرارت	60٪ رطوبت	100٪ رطوبت	اختلاف فشار بخار در حدود درصد رطوبت
10	7/3	12/2	4/9
20	13/9	23/2	9/3
30	25/2	42	16/8

مقاومت‌های روزنه‌ای: نتیجه بسته شدن روزنه‌ها است به عواملی مانند نور، CO₂ باد و آب بستگی دارد.

مقاومت‌های لایه مرزی: Boundarylayer

لایه مرزی یک میکرو کلیمای بسیار محدود در مجاور در سطح برگ است که ضخامت آن ممکن است در حد میلی بار یا سانتی متر باشد. جهت رسیدن بخار آب از برگ به اتمسفر این بخار باید از لایه مرزی عبور نماید که هرچه ضخامت آن

بیشتر باشد. تعرق کمتر است و بلعکس.

عوامل مؤثر بر ضخامت این لایه:

- رطوبت نسبی: هرچه بالا باشد ضخامت بیشتر است.
- باد: حذف لایه مرزی و کاهش ضخامت را باعث می‌شود و تعرق را بیشتر می‌کند.
- وجود کرک یا موم: بخار آب در لایه‌های کرکها محدود می‌شود و لایه مرزی را ضخیم‌تر می‌کند.
- طرز قرار گرفتن روزنه‌ها

هرچه روزنه بازتر می‌شود اهمیت مقاومت روزنه‌ای کمتر می‌شود و بر اهمیت مقاومت لایه مرزی افزوده خواهد شد. در حالت نیمه باز یا کاملاً باز مهمترین عامل در تعیین میزان تعرق مقاومت لایه مرزی است. در شرایطی که باد بوزد مقاومت لایه مرزی اهمیت کمتری دارد و اینجا مقاومت روزنه‌ای مهم می‌شود در گیاهان (خشکی‌زی) برگها کوچک و پوشیده از فلس و کرک هستند کوتیکول ضخیم و روزنه‌ها حالت مخفی دارند که به کاهش تعرق کمک می‌کند. باد ملایم باعث بالا رفتن تعرق (علت پایین آمدن لایه مرزی) می‌گردد. در چنین شرایطی روزنه‌ها کاملاً بسته خواهند شد. بعلاوه باد بطور مستقیم از طریق اثرات مکانیک یا خشک کردن سلولهای گارد سلولها را می‌بندند و تعرق را کاهش می‌دهند. (باد خشک یا مرطوب).

تأثیر ساختمان گیاه روی تعرق:

تحت شرایط مشخص هر گیاهی یک میزان تعرق ویژه خود را دارد که متأثر از ساختمان قسمتهای مختلف گیاه است مقدار سطح برگ، مورفولوژی برگ، ساختمان داخلی برگ، اهمیت ویژه‌ای دارند گیاهانی که سطح برگ بیشتری دارند تعرق بیشتری دارند در این گیاهان تعرق برحسب واحد سطح برگ ممکن است کم باشد ولیکن این است که هنگامی که سطح برگ زیاد باشد در اثر تعرق زیاد با کمبود آب مواجه شده در نتیجه تعرق برحسب واحد سطح برگ کاهش پیدا می‌کند. مثلاً پس از هرس شدت تعرق از واحد سطح برگهای باقیمانده افزایش می‌یابد و دلیل افزایش نسبت ریشه به قسمت هوایی می‌شود. گیاهان مناطق خشک در هنگام برخورد با خشکی شدید ممکن است برگهایشان را از دست بدهند در نتیجه تعرق کاهش پیدا می‌کند.

ضخامت و ترکیب شیمیایی کوتیکول، تعداد روزنه‌ها، نحو گسترش آنها در سطح برگ، اندازه آنها و ساختمان آنها مقدار سطوح داخلی برگ که در معرض فضای بین سلولی قرار می‌گیرد طرز قرار گرفتن آنها اهمیت دارد.

آناتومی برگ گیاه:

برگ که در آفتاب رشد کرده و یا سایه رشد کرده، فروفیل اسفنجی، ضخامت کوتیکول تعداد روزنه‌ها با هم اختلاف دارند در گیاهان سایه درست که اپیدرم نازک دارند 35 درصد تعرق از طریق کوتیکول صورت می‌گیرد. ولی در گیاهان گوشتی بیابانی قابل اغماض و چشم‌پوشی است تعرق کوتیکولی = ناچیز و اغلب تعرق روزنه‌ی است. کرکها در سطح اپیدرم با افزایش ضخامت لایه مرزی و انعکاس نور از سطح برگ تعرق را کاهش می‌دهند در گیاهانی که تعرق بیشتری دارند آوندهای چوبی ساقه توسعه بیشتری دراند تا کمبود آب جبران شود. خصوصیات زیر باعث کاهش تعرق می‌شود.

کاهش سطح برگ، ریختن برگها، تبدیل شدن برگها به خار، تغییر در روزنه‌ها، تعداد، توزیع، نوع روزنه (مخفی)- نحوه باز و بسته شدن روزنه‌ها (cam) و تغییر در سیستم ریشه‌ای- در گیاهان زودگذر ریشه‌ها سطحی می‌شوند و ریشه‌های عمیق مثل خارشتر، کاکتوسها و کاهش فضای بین سلولی مثل شمشاد، خرزهره و تراکم بیشتر سلولها، افزایش ضخامت کوتیکول، وجود ترکیبات هیدروفیل که در برگ کاکتوسها مشاهده می‌شوند.

یکی از عوامل مهم در پرورش گیاهان در مناطق خشک افزایش راندمان مصرف آن می‌باشد *Water use efficiency* این عبارت بیان کننده میزان ماده خشک تولیدی به ازای میزان آب مصرفی است. برای تولید آگرم ماده خشک 2000 گرم آب مورد نیاز است از کوششهایی انجام شده جهت بهبود راندمان مصرف آب سعی شده با مصرف آب کمتر ماده خشک بیشتری تولید شود استفاده از مواد ضد تعرق *Antitranspirant* اگرچه این مواد درجه حرارت گیاه را افزایش می‌دهند. باید بدانیم که زیان آن کمتر از زیان کم‌آبی است برای مثال رد چمن‌کاری با استفاده از ترکیبات ضد تعرق مصرف آب را کم کرده از طرف دیگر در تحقیقات کشت بافت جهت عادت‌دهی *Aoclimatiation* گیاهان ایجاد شده از شرایط *Invityo* به شرایط *Invivo* گاهی از این مواد استفاده می‌شود بهترین ترکیب ضد تعرق ترکیبی خواهد بود که علاوه بر جلوگیری از خروج مولکولهای آب ازط گیاه امکان تبادلات گازی CO_2 و O_2 را برای گیاه امکان‌پذیر نماید. استفاده از ترکیباتی که باعث بسته شدن روزنه‌ها می‌شود مثل *ABA* اگرچه در کاهش تعرق و صرفه‌جویی در مصرف آب مؤثرند ولی به دلیل کاهش فتوسنتز اقتصادی نخواهند بود. یک روش دیگر استفاده از موادی است که ریزش زودرس برگها را ایجاد می‌نماید.

لزوم تعرق برای گیاهان:

وجود هر پدیده‌ای در جهان که دارای یک حکمتی است در علوم زیست‌شناسی مشخص شده که فرآیندهای حیاتی در تنازع بقای آن‌ها نقش مهمی دارند پس تعرق که در درون گیاه صورت می‌گیرد و باعث از دست دادن آب خصوصاً در محیطهای خشک می‌شود چه فایده‌ای ممکن است برای گیاه داشته باشد.

گروه دوم می‌گویند

تعرق برای گیاه لازم است چرا که فایده تعرق در این است که باعث باز و بسته شدن روزنه‌ها و ورود O_2 و CO_2 به درون گیاه می‌شود و دو پدیده فتوسنتز و تنفس را امکان‌پذیر می‌کنند بنابراین در طی جریان تعرق عناصر جذب شده در خاک که در ریشه تجمع یافته‌اند به قسمت‌های مختلف می‌رسند.

همچنین گیاه را خنک می‌کند و درجه حرارت گیاه را از $60^\circ C$ که باعث مرگ سلول می‌شود نمی‌گذارد بالاتر برود همچنین تعرق باعث می‌شود که سلول گیاهی در آماس نسبتاً مناسبی قرار بگیرد و باعث حفظ آماس سلول می‌شود. گروهی می‌گویند که نیازی به تعرق نیست (برای جذب عناصر غذایی) و با فشار ریشه‌ای جذب عناصر غذایی می‌تواند صورت گیرد.

آن‌ها معتقدند که گرمای نور خورشید را، گیاه می‌تواند با طرق دیگر مثل کنوکسیون از خود دور بکند و برای ورود CO_2 و O_2 به درون خودش می‌تواند راههای تکاملی دیگری مانند متابولیسم مسیر اسید کراسولاسه‌ای CAM را طی بکند. همچنین آن‌ها معتقدند که آماس سلول هم از طریق دیگر امکان‌پذیر است و تعرق لازمه نگهداری آماس نبوده بلکه باعث بهم خوردن تعادل آب در گیاه خواهد شد.

تعریق Sodation Gattung

عبارت است از دفع آب به صورت مایع از گیاه توسط روزنه‌های آبی صورت می‌گیرد. این روزنه‌ها که به نام Hydatsods معروف هستند برعکس روزنه‌های هوایی همیشه باز هستند تعریق هنگامی صورت می‌گیرد که آب کافی در گیاه وجود داشته باشد و شرایط برای تعریق وجود نداشته باشد. در شرایط رطوبت نسبی بالا تعریق صورت می‌گیرد. در بهار شب و اوایل صبح با شبنم اشتباه می‌شود. چرا که شبنم آبی به صورت لایه نازک تمام سطح گیاه را در برمی‌گیرد.

در صورتیکه تعریق در حاشیه و نوک برگها و آنهم بصورت قطرات مایع ظاهر خواهد شد تراوش آب از روزنه‌های آبی و در نتیجه فشار ریشه است و این فشار ریشه‌ای ناشی از جذب اسمزی آب توسط ریشه است در گیاه گلوکاسیا Colocasia

agmophocfolia در طی شبانه‌روز 100 سی سی آب در طی تعریق از دست خواهد رفت. آب تعریق املاح، قند، پروتئین و نمک معدنی و اسید آمینه می‌باشد.

جذب آب توسط گیاه:

اندام عمده‌ای که در جذب آب توسط گیاه مداخله می‌کند ریشه است اگرچه از طیف برگها مقداری رطوبت هم می‌توان جذب نمود باید توجه داشت که خصوصیات آناتومیکی برگ برای جذب تکامل نیافته‌اند.

آناتومی ریشه:

در گیاهان متفاوت است و تحت تأثیر ژنوتیپ گیاه است شرایط خاک در توزیع ریشه مؤثر است غرقابی بودن، زهکش خوب، پس از جوانه زدنی بذر اولین اندام خارج شده از بذر ریشه چه Radicle است. پس از قطور شدن ریشه‌های جانبی فراوانی را تولید می‌کند به نام ریشه‌های ثانویه Secondaryrot بعلاوه در محل‌های دیگری از گیاه ممکن است ریشه نابجا Adventitofot تشکیل می‌شود (غده ریزوم پیاز).

در منطقه مریستمی حداکثر تقسیم سلولی صورت می‌گیرد. دور منطقه تارهای کشنده بیشترین جذب را دارد در منطقه کلاهک و مریستمی مقدار جذب بسیار کم است.

ناحیه مریستمی توان زیادی در تجمع نمک‌های معدنی دراد. در منطقه بالاتر از منطقه طویل شوند ریشه حالت چوب پنبه‌ای پیدا می‌کند مقدار جذب آب از این قسمت زیاد است (خصوصاً در گونه‌های جنگلی).

ریشه دارای کورتکس ضخیم تر نسبت به ساقه است و فضای بین سلولی در آن‌ها فراوان است در بعضی گیاهان Cortex نقش ذخیره‌ای دارد در قسمت داخل پوست لایه اندورم اولین سری سلول‌های منظم پس از کورتکس است.

در اندورم بعضی سلول‌ها که در مقابل آندهای چوبی قرار گرفته‌اند تغییراتی در دیواره‌هاشان صورت می‌گیرد مسدود شدن پلاسمارسماتا این حالت باعث قطع سلول‌های اندورم از سلول‌های دیگر می‌شود (نوار کاسپاری) در لایه اندورم بعضی سلول‌ها نوار کاسپاری ندارند که به آن‌ها سلول‌های معبر گفته می‌شود. تعداد سلول‌های معبر در مقابل دستجات آوند چوبی قرار گرفته‌اند از این طریق ارتباط کورتکس با استفاده مرکزی برقرار می‌شود.

آندورم باعث می‌شود که پتانسیل آب ریشه همیشه منفی‌تر از پتانسیل آب خاک باشد اگر آندورم نبود حرکت املاح آزادانه صورت می‌گرفت و اختلاف پتانسیل اینچنین صورت نمی‌گرفت.

پس از لایه آندورم سلولهای دایره محیطیه قرار دارند که حالت مریستمی دارند.

Aphoplast مجموع فضای بین سلولی و ضخامت دیواره سلول است. (قسمتهای غیره زنده)

Syplast مجموعه پروتوپلاستهای گروهی از سلولهاست که از طریق پلاسمودسماتا به هم متصل شدهاند (وقتی که آب

جذب می شود این آب ممکن است به سمت داخل تارهای کشنده هم وارد نشود و از لای دیواره عبور کند و وارد فضای

بین سلولی کورتکس شود.

مسیم آپوپلاستی: (سرریز از سین پلاستی است)

در هنگامی که آب وارد سلولهای می شود و انتقال داده می شود، به آن سین پلاستی می گویند. از تار کشنده تا آندومدم

حالت آپوپلاستی است از آندودرم آب وارد سیتوپلاست سلولهای معبر می شود (سلولهای معبردار دارای سوپرین است و

مسیر سین پلاستی می شود.

سین پلاست آندورم کاملاً تروست ولی زمان بیشتری طول می کشد که آب از این لایه حرکت می کند دوباره مسیر

آپوپلاستی طی می شود و آب وارد آوندهای چوبی می شود.

مایکروریزها و جذب:

دسمزیستی دارند در جذب آب گیاه را کمک می کنند همچنین در جذب عناصر بهتر است نیترات و فسفر، پتاسیم

مؤثراند. در گونه های جنگلی سوزنی برگان نقش مهمی دارند. (میسلیوم یا ریشه قارچ به فضای بین سلولی کورتکس و

اپیدرم وارد می شود ولی بندرت داخل سلول می شود). (اکتومایکروریزها)

اندومایکروریزها به درون سلول نفوذ می کنند.

قارچ همچنین با تولید آنتی بیوتیک گیاه را از گزند پارازیتها حفظ می کند هر عاملی که می تواند کربوهیدرات را در

گیاه افزایش بدهد می تواند به رشد و نمو میکروریزها کمک کند. مثلاً ازت و گوگرد.

با این ترکیبات می تواند از کربوهیدراتهای گیاه استفاده کند مواد مورد نیاز خود را بسازد.

نظریات مربوط به معود آب در گیاهان:

نظرات مربوط به فشار ریشه ای: (نظریه فشار ریشه ای)

ناشی از اختلاف پتانسیل آب ریشه و آب خاک است (در مو)

اشکالات - اولاً فشار ریشه ای در تمام گیاهان مشاهده نشده است مثلاً مخروطیان Conifers که آب زیادی احتیاج دارند

فشار ریشه‌ای در آن‌ها دیده نمی‌شود.

دوماً

برای ایجاد فشار ریشه‌ای خاک باید دارای آب کافی باشد تا پتانسیل آب قابل جذب بیشتر از پتانسیل فشار آب ریشه بشود و همچنین تعرق گیاهی در حداقل باشد.

فشاریکه اندازه‌گیری می‌شود آنقدر بزرگ نیست که آب را به بالاترین نقطه درختان بلند تاست برساند در اکثر فشار ریشه‌ای مشاهده شد 1MP می‌باشد و برای درختان جنگلی بلند قامت 30MP قار لازم است.

سرعت تأمین آب توسط فشار ریشه‌ای بسیار آهسته‌تر از سرعت تعرق است. بنابراین اگر فقط فشار ریشه‌ای عامل صعود آب باشد نمی‌تواند آب از دست رفته توسط تعرق را جبران بکند. این نظریه در شرایط بادمای کم، گیاهان علفی کوتاه شرایط آب کافی موجود در خاک و کم بودن تعرق صادق است.

نظریه فشار ریشه‌ای،

حرکت آب بصورت بخار: این نظریه اکنون رد شده است.

تست: برطبق نظریه زیستی صعود آب در گیاه است:

(1) وابسته به سلولهای زنده

(2) مستقل از سلولهای زنده

(3) بطور مساوی متأثر از هر 2 حالت

(4) هیچ کدام

جواب: (2) صحیح است.

نظریه زیستی:

معتقد است که سلولهایی در آوندها وجود دارند که به حرکت آب در آوندها کمک می‌کند. اگرچه سلولهای آوند چوبی و

تراکئید مرده هستند ولی در ارتباط نزدیک با سلولهای زنده پارانشیمی هستند (همان نظریه پمپاژ)

مکانیزم اصلی صعود آب در درختان مستقل از سلولهای زنده است. در یک آزمایش یک درخت بلوط را از سطح خاک قطع کردند و در درون ظرف اسید پیکر یک قرار دادند. این اسید باعث از بین رفتن سلولها در مسیر حرکت آب می‌شود.

وقتی اسید پیریک به انتهای بالائی آب رسید و تمام سلولها را از بین برد در مسیر خود سپس آنرا در یک ماده رنگی قرار

دادند و مشاهده کردند که ماده رنگی با سرعت زیاد به سمت بالا صعود می‌کند در تمام آزمایشات برگاهی بالائی گیاه که

بخشی از ساقه آن‌ها کشته شده بودند. دیر یا زود پژمرده می‌شوند و طرفداران این نظریه علت این پژمرده شدن را از بین

رفتن سلولهای زنده در طی مسیر حرکت آب به سمت بالا می‌دانستند.

ولی بعداً مشخص شده که ممکن است علت پیری برگهای گیاه تشکیل ترکیبات پلی ساکاریدی در جدار آوندها به نام Tylose است که در برگ و ساقه هوایی ثابت شده است و همچنین در ربینیا (آفاقیا).

تشکیل تایلوز بطور طبیعی در درختان میوه در طی پائیز و زمستان صورت می‌گیرد این حالت باعث می‌شود که انتقال آب در آوندها صورت نگیرد و گیاه به خواب می‌رود.

از طرفی تایلوز و مکانیزم دفاعی برای گیاه است. عامل بیماری را به گیاه حمله می‌کند و به آوندها می‌رسد گیاه با تشکیل تایلوز مایع انتقال آن می‌شود. در این فرور شدن باتایلوز همراه با پژمردگی و خشک شدن برگها می‌شود. در شرایط مناسب در بهار، آنزیمهایی ساخته شده که تایلوز را از بین می‌برند.

نظریه چسبندگی (کوهیژن):

به طور کلی این نظریه قابل قبول است معتقد است که نیروی لازم برای صعود آب در گیاه توسط فرآیند تعرق تأمین می‌شود و کشش که در اثر تعرق ایجاد می‌شود باعث حرکت آب در داخل گیاه خواهد شد و چون تعرق بطور دائم در گیاه صورت می‌گیرد هیچگاه این تعادل برقرار نخواهد شد.

نکات مورد توجه:

اگر اختلاف پتانسیل آب عامل حرکت است این حرکت بصورت انتشار است و انتشار حرکت بسیار کند و آهسته ایست در درون یک سلول انتشار و به نحو مطلوبی صورت می‌گیرد مثلاً قندها در اطراف میتوکندری تجمع پیدا می‌کنند بنابراین در درون یک سلول حرکت ماده به سمت میتوکندری است و انرژی که توسط میتوکندری تولید می‌شود به صرف فرآیندهای فیزیولوژیکی خواهد رسید.

آب موجود در خاک و آب گیاه باهم پیوسته‌اند اگر آب به صورت پیوسته وجود نداشت حرکت بصورت انتشار بود و این انتشار حرکت بسیار کند است و یکی از دلایل پیوستگی آب وجود پیوندهای هیدروژنی است هنگامی که در اثر تعرق یک مولکول آب به سمت بالا کشیده شود این نیرو مولکول به مولکول اوهیژن بصورت زنجیردار منتقل می‌شود تا به مولکولهای آب در خاک می‌رسد و آب جذب می‌گردد.

حفظ پیوستگی مولکولهای آب با استفاده از نیروی کوهیژن صورت می‌گیرد و ادهیژن نیروی جاذبه بین مولکولهای آب و مولکولهای غیر مشابه است مثلاً دیواره آوندی پلی چوبی که از لیگنین تشکیل شده است ادهیژن مقاومتی در مقابل حرکت آب ایجاد می‌کنند.

فرآیند جذب آب: جذب آب در درون گیاه به دو صورت است جذب فعال و جذب غیر فعال و در جذب فعال ریشه نقش بسیار مهمی دارد و جذب فعال باعث بروز پدیده فشار ریشه‌ای می‌شود سه تئوری برای مکانیزم انجام جذب فعال و بروز فشار ریشه‌ای پیشنهاد شده است.

1. تئوری ترشچی

2. الکترواسمز

3. اسمز

تئوری ترشچی معتقد است که ریشه آب را به داخل آوندهای چوبی خود ترشح می‌کند و برای انجام این عمل از انرژی حاصل از تبعیض استفاده می‌کند تئوری الکترواسمز بر این عقیده است که حرکت آب از میان یک غشاء بستگی به شیب پتانسیل الکتریکی دارد.

در نظریه اسمز حرکت آب به دلیل پتانسیل اسمزی موجود است نیروی لازم برای حرکت آب توسط یونهای تجمع یافته در ریشه می‌باشد.

جذب غیر فعال منظور عدم مصرف انرژی است. در این جذب سلولهای ریشه دارد عمل نمی‌شوند یعنی فقط سلولهای ریشه بعنوان یک معبر در یک سطح تماس با خاک عمل می‌کنند. به بیانی دیگر جذب غیر فعال شامل جذب آب از راه ریشه است نه جذب آب توسط ریشه (نیروی لازم توسط تعرق تهیه می‌شود).

جذب غیر فعال از طریق ریشه‌های مرده هم صورت می‌گیرد و اگر ریشه هم نباشد باز هم جذب غیرفعال انجام می‌شود. (مثل پتومتر). اگر با قرار دادن ریشه در آب جوش آنرا بکشیم جذب آب توسط ریشه زیاد می‌شود بخاطر اینکه در ریشه‌های مرده نفوذپذیری پرده‌های زیستی (ممبران‌ها) زیادتر شده و مقاومت ریشه در برابر جذب آب کاهش پیدا خواهد کرد ولی چرا گیاهی که ریشه‌اش از بین رفته نمی‌تواند تا مدت زیادی زنده بماند. بخاطر اینکه ریشه غیر از جذب آب اعمال مهم دیگری هم انجام می‌دهد. مثلاً ساختن بعضی از مواد در بسیاری از گیاهان ممکن است در ریشه صورت بگیرد چون میزان تنش در آوندهای چوبی بر میزان جذب آب مؤثر است و میزان تنش در آوندهای چوبی از طرفی دیگر با تعرق ارتباط دارد پس جذب غیر فعال آب با تعرق ارتباط نزدیکی خواهد داشت. اما در مواقعی که تعرق شدید باشد جذب از تعرق عقب می‌افتد.

عقب افتادن جذب از تعرق به دلیل مقاومت ریشه است در برابر آب عقب افتادن آن موجب پژمردگی نیمه روزی می‌شود و بتدریج از عصر به بعد برطرف می‌شود (چون جذب بیشتر از تعرق خواهد بود).

این در حالی است که آب کافی در خاک وجود داشته باشد و اگر خاک آب کافی نداشته باشد این پژمردگی ممکن است ادامه پیدا کند و دائمی شود.

عامل مؤثر در جذب آب:

1- پتانسیل آب خاک و بقیه خصوصیات خاک (ذهکش، بافت، ساختمان) در حالت غرقاب جنوب آب مشکل می شود.

در شرایط معمولی پتانسیل آب خاک آنقدر بالاست که مزاحمتی برای جذب آب ایجاد نکند ولی در نزارها، به دلیل غلظت بالای نمک پتانسیل آب خاک بسیار پائین می آید و جذب آب دچار اختلال می شود. در بعضی از مواقع در زمینه هایی که در مدتهای طولانی آبیاری شده اند ممکن است نمک های زیادی را به خاک اضافه کرده باشد و ممکن است جذب آب توسط گیاهان با مشکل ایجاد شود و اگر بارندگی کافی برای شستشوی این نمک ها صورت نگیرد این املاح در سطح خاک تجمع پیدا کرده و مانع جذب آب توسط گیاه می شود (آبیاری قطره ای در مناطق خشک).

درجه حرارت خاک:

وقتی که درجه حرارت خاک کم شود کم شدن جذب آب به خاطر تغییرات متنوعی که در ویسکوزیته به آب شده است. مخصوصاً جذب غیر فعال را کم می کند. دیگر نفوذپذیری ریشه در درجه حرارتهای خیلی کم می شود به بیان دیگر مقاومت ریشه در برابر حرکت آن در درجه حرارتهای پائین کم خواهد شد و همچنین کم شدن درجه حرارت خاک بر روی رشد ریشه اثر می گذارد و امکان تشکیل ریشه های زیاد جذب کننده در دسترسی به منابع جدید آب محدود خواهد شد.

گونه هایی که بومی مناطق گرم هستند وقتی که درجه حرارت خاک کمتر شود آب کمتری را نسبت به گونه های بومی مناطق سرد جذب می کنند (چربیهای غشاء).

در درجه حرارت پائین فتوسنتز بیشتر تحت تأثیر قرار می گیرد تا تنفس و حالت گرسنگی ایجاد می شود مشخص شده که غشاء کلروپلاست اگر درجه حرارت کمی پائین بیاید خیلی سریع آن سیالیت اپتجیم خودش را از دست می دهد و آنزیمهای مداخله کننده در فتوسنتز دچار کاهش فعالیت می شوند در صورتیکه غشاء میتوکندری و آنزیمهای مداخله کننده در تنفس کمتر دچار تأثیر می شوند.

انتقال مواد محلول در گیاه:

بخش عمده‌ای از سلولهای گیاه فاقد کلروپلاستند. سلولهای موجود در نوک ریشه با برگهای سبز و فتوسنتز کننده فاصله زیادی دارند بنابراین مواد ساخته شده گاهی لازم است که این ساخت طولانی را طی نماید از هنگام جوانه زدن بذر تا موقع مرگ گیاه مواد محلول پائین اندامهای مختلف رد و بدل می‌شود. مثلاً در نشاء جوان یا Seedling ابتدا مواد از اندامهای ذخیره‌ای بذر به طرف بالا رد ساقه و به طرف پائین در ریشه حرکت خواهد کرد.

هنگامیکه گیاه به اندازه کامل خود رسید و توانائی انجام فتوسنتز را پیدا کرد بخشی از مواد حاصله از وقتی که شته خرطوم خود را وارد آوند آبکش می‌کند با آزمایشات دقیق میکروسکوپی این مطلب تأیید می‌شود که خرطوم در آوند آبکش قرار دارد سپس با حذف شته‌شیره استخراج نشده از خرطوم باقیمانده نشان می‌دهد که دارای مواد آلی است. هم شیره خروجی توسط خرطوم شته هزاران برابر حجم یک سلول است بنابراین مواد در حال انتقال‌اند.

پس آوند آبکش مسیر مهم انتقال مواد آلی در گیاه است چه به سمت بالا و چه به سمت پائین، تحقیقات نشان داده است که در یک زمان مشخص در آوندهای آبکش حرکت در دو جهت مختلف هم صورت می‌گیرد.

تحقیقاتی که در رابطه با نحوه انتقال و ساختمان آوندها صورت گرفته مانند موفقیت‌هایی که در مواد آوند چوبی صورت گرفته نیست حتی با مطالعات میکروسکوپ الکترونی هنوز تفسیر دقیقی از ساختمان آوندهای آبکش بدست نیامده است.

انتقال نزولی مواد محلول با استفاده از شواهد حلقه‌زنی را می‌توانیم ثابت نوع ماده انتقالی ساکاروز است.

1. خلایقیت آن در آب

2. سهولت انتقال در آب

3. پایداری شیمیایی

4. کوچک بودن مولکول

انتقال صعودی مواد آلی که در بهار با رشد جوانه‌ها و شاخه‌های جدید صورت می‌گیرد به دلیل این است که هنوز در بسیاری از گیاهان برگها فعال نشده‌اند و فتوسنتز انجام نمی‌گیرد و همچنین در هسته‌دارها شکوفه‌ها ابتدا در می‌آیند بنابراین انتقال صعودی در ابتدای بهار است (نیاز گل به غذا).

انتقال صعودی مواد آلی در آوند آبکشی صورت می‌گیرد نظریات مربوط به انتقال آب در آوند آبکش:

1- برگ‌ها Source

2- ریشه ذخیره‌ای Sinke

نظریه موش (جریان توده‌ای)

تفسیرکننده انتقال مواد محلول را از داخل گیاه باشد.

ایرادات بر نظریه:

- 1- شامل این حقیقت که وقتی فعالیت‌های متابولیسمی سلول‌های آوند آبکش در اثر مواد بازدارنده با کاهش درجه حرارت کم می‌شود به طبع شدت انتقال باید کند شود، که نمی‌گردد.
- 2- این نظریه فقط جریان یک‌طرفه را تفسیر می‌کند.
- 3- با محاسبه مقاومت در برابر عبور هوا از درون آوند آبکش و همچنین طول مسیر که باید طی شود می‌توان نتیجه گرفت که فشار داخل آوندهای آبکش باید به مراتب بیش‌تر از آنچه که هست باشد تا جریان به‌طور دائمی ادامه پیدا نماید.

تغذیه نبات:

غذا ماده نیست که موجودات زنده انرژی قابل انتقال و مواد لازم برای نگهداری و رشد خود را از آن به‌دست می‌آورند. حیوانات، سایر وفیت‌ها، انگل‌ها غذای مورد نیاز خود را از دیگران تهیه می‌کنند. غذای گیاهی شامل – هیدرات کربن چربی‌ها و پروتئین‌هاست که این مواد بر پایه مواد ساده معدنی ساخته می‌شود CO_2 و آب و املاح غذا نیستند بلکه مواد خاصی هستند که می‌توانند غذای گیاهی را تشکیل بدهند عناصر غذایی به فلزات یا بسته فلزاتی اطلاق می‌شود که جزئی از مواد خام غذای گیاهی را تشکیل می‌دهند.

اهمیت مواد معدنی:

- 1- این مواد ممکن است در ساختمان ترکیبات آلی به‌کار رود مثل کلروفیل که دارای mg, N است.
 - 2- نقش کوفاکتور دارند (فاکتور همراه که بخشی از آنزیم‌ها را تشکیل می‌دهند) تراکی‌هایی که از اسید آمینه تشکیل شده فعالیت آنزیم را تحت تأثیر خود قرار می‌دهد و بسیاری از آنزیم‌ها دارای بخش غیرپروتئینی بوده که متصل به بخش پروتئینی بوده، در این فاکتورها، ممکن است عناصر فلزی، روی، آهن و سمی وجود داشته باشد.
- ولی برخی از عناصر جزء ساختمان آنزیم به‌حساب می‌آیند مانند CU در آنزیم اسید اسکوربیک اکسیداز جزئی از آنزیم است.

بعضی از آنزیم‌ها برای فعال شدن نشان نیاز به عناصر معدنی دارند (ca-mg-mn) که به این یونها اغلب فعالیت

ایجادکننده‌های (فعال کننده‌های) فلزی Metal activator می‌گویند.

1- آن‌ها در فرآیند اسمز نقش مهمی بازی می‌کنند مثلاً K که نقش مهمی در باز دسته شدن روزنه‌ها دارد. اگر دو گیاه مختلف را در خاک‌های حین (یکسان) کشت کنیم جذب عناصر در این گیاه یکسان نخواهد بود که مربوط به خصوصیت گیاه است، طلا، نقره نیز توسط گیاهان جذب می‌شوند ولی جزء ضروری برای گیاه ممکن است نباشد. هر عنصر در گیاه که یافت می‌شود نمی‌تواند ضروری باشد عنصر ضروری عنصری است که رشد و نمو گیاهان به وسیله آن کامل شود.

Macronutrient: C.H.O.N.P.K.ca.Mg.S

Micronutrient: (Trace element) Fe, cu, zn, mo, cl-mn.B

No, co, Ni, se, si جزء عناصر ضروری نیستند. گاهی در بعضی گیاهان ضروری‌اند مثلاً Si در غلات و یا Na در هالوفیت‌ها.

روش‌های مطالعه در تغذیه گیاهی:

1- تغذیه گیاه در محلول‌های غذایی: که در این روش برای بررسی نقش هر عنصر کلیه عناصر را به استثنای آن عنصر، موردنظر در اختیار گیاه قرار می‌دهند و بعد تغییراتی را که در گیاه انجام می‌شود مورد بررسی قرار می‌دهند اگر در غیاب آن عنصر چرخه زندگی گیاه کامل شد آن ضروری نیست (از جوانه زدن تا بذر) و اگر نشد ضروری است. مثلاً مس در پیاز ضروری است و باعث رنگ گرفتن می‌شود بیش از 200 سال است که از این روش استفاده می‌شود. این روش با تفکیک‌های جدید آداپته شده را استفاده می‌شود. مثلاً آب مقطر را تا حدی خالص می‌توانیم استفاده کنیم یا عمل تهویه در ریشه در محلول‌های غذایی تا تکنیک‌های پیشرفته‌تری صورت می‌گیرد یا ابزارهای دقیق مثل Flame photometer و با اسپکتر و فتومتر و یا Atomic absorption لامپ مخصوص به خود دارد که دستگاه‌های پیشرفته‌ای هستند که برای اندازه‌گیری دقیق عناصر غذایی گیاه استفاده می‌شوند.

(کار آن‌ها ساده است و اصول شیمی دارد.)

وقتی یک گیاه در محلول غذایی قرار داده می‌شود پس از جذب عناصر توسط گیاه از نظر PH و عناصر غذایی تغییر خواهد کرد چون سرعت جذب آنیون‌ها بیشتر از کاتیون‌هاست پس از مدتی غلظت آن‌ها کم‌تر می‌شود و گیاه برای حفظ تعادل بار الکتریکی هر آنیونی را جذب نمی‌کند. OH آزاد و هر کاتیونی که جذب می‌کند H⁺ آزاد می‌کند چون سرعت جذب آنیون‌ها بیشتر از کاتیون‌هاست. بین غلظت H⁺ آزاد شده در محلول بیش‌تر خواهد بود و PH تغییر

می‌کند. وقتی PH تغییر می‌کند اثر بر گیاه می‌گذارد:

- 1- اثر مستقیم: بافت را ممکن است از بین ببرد (مثلاً حساسیت بافت‌های ریشه)
 - 2- یا اینکه بر جذب بقیه عناصر تأثیر بگذارد چوندر PH مختلف عناصر مختلف جذب متفاوتی دارند که یکی از عناصر غذائی مهم است در فرم NO_3, NH_4 جذب می‌شود.
- NH_4^+ با آب موجود ترکیب NH_4OH را ایجاد می‌کند که قلیائی ضعیف است که می‌تواند یک نمک قوی یک ترکیب عناصر تولید بکند.

محلول‌های غذائی معروف

$\text{Ca}(\text{NO}_2)_4\text{H}_2\text{O}$	Ca.N	94
KNO_3	K.N	60
$\text{Mgso}_4.4\text{H}_2\text{O}$	Mg.s	24
$\text{NH}_4\text{H}_2\text{Po}_4$	N.P	23
KD	C.K	0/37
H_3BO_3	B	0/15
$\text{ZNSO}_4\text{LH}_2\text{O}$	ZN	0/057
$\text{MNSO}_4.\text{H}_2\text{O}$	MN	%33
$\text{CUSO}_4.5\text{H}_2\text{O}$	CU	%12
H_2MOO_4	MO	0/0081
Fe – EDTA	Fe	0/69 آهن با یک ترکیب آلی به صورت یک کمپلکس درآمده است

در ناحیه کمبود، با تغییر شدید عنصر، تغییر شدید را می‌بینیم (در رشد گیاه) در مرحله غلظت بحرانی در این منطقه چنانچه عنصر افزایش پیدا کند رشد افزایش چندانی ندارد. غلظت بحرانی غلظتی که 90٪ رشد اپتیمیم را تأمین می‌کند.

مرحله حد کفایت:

غلظت عنصر برای رشد کافی است در این منطقه قسمتی به نام جذب لوکس گفته می‌شود یعنی مصرف بیش از اندازه بودن تأثیری در رشد.

حد سمیت

اگر غلظت بیش از حد باشد که از ناحیه جذب لوکس بگذرد، ممکن است مانع رشد گیاه شود و یا رشد را کاهش دهد. برای عناصر غیرضروری مثل Al, Na ناحیه سمیت داریم.

وقتی یک عنصر در کمبود باشد این علائم در برگ‌ها ظاهر می‌شوند. این علائم شامل زرد شدن برگ‌ها، کلروز یا نکروز

(سوختگی برگ‌ها) شدن است. همچنین ریزش برگ و... کاهش رشد.

برگ‌ها مانند ترمینال عمل می‌کنند یعنی تمام عناصری که توسط ریشه جذب می‌شوند روی برگ‌ها تحت تغییراتی Assimilation صورت می‌گیرد و ترکیبات مغذی تبدیل به آلی شده چون برگ‌های سبز تغییرات و تحولات انرژی را دارند.

در بقیه قسمت‌های گیاه Assimilation کم‌تر صورت می‌گیرد مثلاً برای تبدیل به NH_2 اسید آمینه و اسید چرب به چربی انرژی لازم است که در برگ‌ها وجود دارد (ولی در بقیه قسمت‌ها وجود ندارد) در برگ‌های پیر یا جوان شود بسته به آن که آن عنصر حالت متحرک Mobile و یا غیرمتحرک immobile داشته باشد.

کمبود عناصر متحرک در برگ‌های پیر ظاهر می‌شود چون برگ‌ها سبک قوی‌تر هستند و عناصر را به سمت خود جذب می‌کنند کمبود عناصر غیرمتحرک در برگ‌های جوان ظاهر می‌شود. عناصری مثل mg, k, p, n تحرک زیادی دارند بنابراین کمبود در برگ‌های پیر ظاهر می‌شود.

ولی این عناصر به راحتی در آوندها حرکت کرده و در صورت کمبود از برگ‌های پیر به جوان منتقل می‌شوند مثلاً در صورت کمبود ازت N را از برگ‌های دیگر به سمت خود کشیده و باعث می‌شود که برگ‌های پیر علائم کمبود را نشان دهند ماهیت این کشش هنوز مشخص نیست ولی هورمون‌ها نقش مهمی دارند.

در کشش عناصر از برگ‌های پیر به برگ‌های جوان تنها یک هورمون دخالت ندارد بلکه تعادل هورمونی تعیین کننده این کشش خواهد بود. بعضی از عناصر تحرک خیلی کم دارند مثل cu, mn, s, B, fe بین علائم کمبود در برگ‌های جوان دیده می‌شود کمبود fe در چنار، به، سیب را می‌توان مشاهده کرد رگبرگ‌ها سبز و بقیه زرد می‌شوند) وقتی که علائم کمبود ظاهر شود خسارت زده شده است.

علائم کمبود عناصر در گیاهان مختلف متفاوت است.

ممکن است کمبود چند عنصر بر روی گیاه با هم رخ بدهد.

2- روش تجزیه خاک

مقدار عناصر غذایی را در خاک مشخص می‌کنیم ولی مشکل این است که آن مقدار عنصر خاک قابل جذب است یا خیر که PH بافت، شوری، و مدیریت و... می‌تواند در جذب مؤثر باشد.

3- روش تجزیه گیاه:

با تجزیه گیاه مقدار عنصر را مشخص می‌کنیم. نوع اندام، سن گیاه را باید مدنظر گرفت و مشکلاتی مثل تغییر غلظت عناصر در طی مراحل رشد و نمو وجود دارند مثلاً در برگ‌های هلو در زمان‌های مختلف متفاوت است.

4- روش غلظت بحرانی و حد کفایت:

در این روش نیز با استفاده از تجزیه برگ غلظت عنصر را تعیین می‌کنند که آیا در حد کفایت، بحرانی و یا کمبود است و با اطلاعات حتی کمبود را مشخص می‌کنند. محل و زمان نمونه‌برداری مهم است مثلاً در ذرت بهترین محل نمونه‌برداری برگ روبه‌روی بلال است و زمان نمونه‌برداری هم مرحله تشکیل گل آذین نر است.

5- روش (Diagnosis and Recommendation Intergrated system) D.R.I.S

روش تلفیقی تشخیص و توصیه کودی

اصول روش: اگرچه غلظت عنصر به تنهایی در طی مراحل رشد و نمو تغییر می‌کند ولی مشخص شده نسبت عناصر تقریباً ثابت است. اگر نمونه‌ای که ما داریم قسمت‌های مورد نیاز داخل دایره کوچک باشد. کمبود نداریم ولی می‌توان مشخص نمود که مقدار یک عنصر کم‌تر است. می‌توانیم اولویت عناصر را مشخص کنیم ولی اگر در دایره بزرگ باشد حتماً عمل تغذیه را انجام دهیم.

بهترین روش تعیین نیاز کودی روش دریبس است.

نقش اختصاصی عناصر:

Nازت:

8٪ اتمسفر را ازت تشکیل می‌دهد ازت گازی قابل استفاده گیاه نیست ازت به‌فرم عنصری بیش‌تر از هر عنصر دیگر مورد نیاز گیاه است و گیاه اغلب کمبود دارد چون از زمین سنگ مادری ازت نداریم. و منبع تأمین ازت همان ازت اتمسفری است که به روش‌های مختلف تثبیت می‌شود. مثل رعد و برق و موجودات تثبیت‌کننده و...

فرم استفاده شده ازت عموماً NO_3 است. این یون در گیاه طی فرآیندهایی احیا شده و در نهایت در گروه‌های آمینه وارد اسید می‌شود تمام فرم‌های ازت در آب قابل حل‌اند (و شسته می‌شود و باعث آلودگی آب‌های زیرزمینی می‌شوند)

ازت در خیار و اسفناج مستقیماً وارد گیاه می‌شود نیترات باعث ایجاد نیتروز آمین و سرطان‌زایی می‌شود نیترات همچنین در قوطی‌های اسفناج موجب حذف قلع از دیواره کنسرو شده و به درون کنسرو انتقال پیدا می‌کند. برای

جلوگیری از اتلاف باید در هنگام نیاز به گیاه وارد شود افزایش رشد باعث کاهش ریشه به شاخه می شود که در بعضی محصولات مثل سیبزمینی مناسب نیست.

افزایش شاخه به ریشه باعث تأخیر مرحله زایشی می شود و در بعضی گیاهان مضر است. مثلاً در کاهو باعث افزایش رشد رویشی می شود که راندمان بالا می رود ولی در سیبزمینی باعث مشکل عدم غده بندی می شود.

در پیاز ازت زیاد باعث می شود که ساقه پیاز قوی شود و برای رفع مشکل ساقه ها را قطع می کنند و گردن پیاز خم شده و راه ورود عوامل بیماری زا ساز می شود.

ازت اجزاء به ساختمانی اسیدهای آمینه، پروتئین ها، آنزیم ها، کوآنزیم ها، اسیدهای نوکلئیک کاروفیل و بسیاری از غشاها است.

مهم ترین مشخصه کمبود ازت کاهش رشد و کلروز است علت کلروز به دلیل کمبود ازت ساخت کلروفیل کم می شود در رنگه های دیگری مثل کار تنوئید ظاهر می شود.

کودهای ازته: نیترات پتاسیم، نیترات آمونیوم، فسفات آمونیوم و اوره $\text{Co}(\text{NH}_2)$.

P فسفر: H_2pO_4 فرم قابل جذب

فسفر خاک ممکن است غیرقابل استفاده شود فرم تمایل جذب h_2pO_4

حالت: Hpo_4 جذب خیلی کم دارد و Po_4 اصلاً جذب نمی شود.

(سنگ های فسفاته) وجود دارند.

فسفر در اسیدهای نوکلئیک ATP, ADP همچنین در سیستم تولید انرژی نقش مهمی بازی می کند. در فتوسنتز و در تنفس نقش مهمی دارد. در غشاءها به صورت فسفولیپید وجود دارد در گیاهان بالغ P در بذر و میوه ها تجمع دارد.

در گیاهان در حال رشد در بافت های مریستمی P و N در گیاه دارای ارتباط متقابلی اند. در غیاب P ازت به سرعت جذب می شود یکی از راه های کنترل تجمع نیترات در گیاهان توجه به P است. اگر P قابل جذب زیاد باشد جذب ازت کند

می شود و گیاه به فاز زایش و بلوغ زودرس می رود که ممکن است مضر باشد در کمبود P ازت زیاد جذب می شود و بلوغ گیاه به تأخیر می افتد چون پروتئین سازی کم و افزایش تجمع قند در گیاه باعث می شود شرایط مناسب برای ساخت

آنتوسیانین فراهم شود و رنگ نیسن برگ ها که در نشاء گوجه فرنگی دیده می شود و زیر برگ ها بنفش می شود.

K پتاسیم:

پس از N و P عنصری است که گیاه بیشترین نیاز را دارد. K در ترکیب خاص در گیاه وجود ندارد و به صورت محلول در گیاه حرکت می‌کند. بنابراین بخش‌های در حال رشد گیاه قبل که جوانه‌ها برگ‌های جوان، نوک ریشه‌ها غنی از پتاسیم است ولی در بذرها و بافت‌های بالغ کم است.

نقش پتاسیم:

1- تنظیم پتانسیل اسمزی در بسته و باز شدن روزنه‌ها

2- فعال نمودن بعضی آنزیم‌ها مثلاً آنزیم‌های تنفس و فتوسنتز

علائم کمبود:

نوک سوختگی و لب سوختگی برگ‌ها (نکروزه)

همچنین ممکن است در مراحل اولیه کمبود پتاسیم زردی یا کلروز ایجاد شود که فرق آن این است که از نوک برگ شروع می‌شود. (در کلروز تمام برگ زرد می‌شود) در (کلروز زردی از یک گوشه شروع می‌شود) کمبود پتاسیم باعث افزایش ترکیبات ازت محلول می‌شود مثل اسیدآمینها و آمینها ولی میزان پروتئین کم می‌شود در نتیجه K ساخته شدن پروتئین از اسیدآمینها نقش مهمی دارد.

CA کلسیم، Mg منیزیم:

CA نسبتاً غیرمتحرک و در برگ‌های پیر غلظت آن بیش‌تر است.

قسمت وسیعی از CA در برگ‌ها در بافت گیاهی در دیواره به‌صورت نمک‌های کلسیمی وجود دارد و ترکیبات پکتیکی به‌کار رفته را استحکام باعث را ایجاد می‌کند و به همین دلیل تحرک حاکم است. وقتی بافت تحت فساد آنزیمی پکتیناز قرار می‌گیرد این آنزیم توسط قارچ‌ها و میکروارگانیزم‌ها ترشح می‌شود این آنزیم پکتات کلسیم بین سلول‌ها را تجزیه می‌کند و باعث له شدن بافت می‌شود. این پدیده یک فرآیند طبیعی گیاه در طی رسیدن مثبت می‌باشد. در بعضی از گیاهان کلسیم در ساخت کلسیم وجود دارد.

در اکثر خاک‌ها کلسیم وجود دارد کم‌تر وجود دارد ولی اگر PH خاک حالت اسیدی داشته باشند مثلاً در مناطق پر باران چون آلومینیوم به حالت محلول درمی‌آید و گیاه آلومینیوم را بیش‌تر از CA جذب می‌کند چون بار AL 2 مثبت است و کلسیم 2 مثبت کم‌تر جذب می‌شود. در این صورت اضافه کردن آهک به خاک ضروری است.

اهدافها

- 1- PH را تنظیم می کند.
 - 2- همچنین گیاه را تأمین می کنیم (در چمن کاری ها استفاده می شود) کمبود کلسیم باعث پیچیده شدن برگ ها و لوله ای شدن آن ها می شود. در ساختمان غشاء دخالت دارد که اگر نباشد غشاء فعالیت طبیعی اش را نخواهد داشت.
 - 3- برای رشد مداوم مریستم انتهائی ضروری است و محققین معتقدند که در کلسیم کم نوک تقسیم تشکیل نمی شود.
- Ca در متابولیسم ازت مؤثر است. در غیاب آن بعضی گیاهان قادر به استفاده از فرم No_3 ازت نیستند (ازت به صورت NH_4 مصرف می شود).
- Ca در رشد دانه گرده و رشد لوله گرده مؤثر است به علت تأثیر در فعالیت یکی از آنزیم هاست. Ca و mg از قسمت های جوان ریشه جذب می شوند mg تنها عنصر فلزی در ساختمان کلروفیل است که در مرکز مولکول کلروفیل قرار دارد پس قسمت عمده mg گیاه در قسمت های سبز قرار دارد. البته بخشی از آن در بذر دیده می شود در خاک ها به حد کافی وجود دارد ولی در موارد استثنائی کمبود آن شدید است. نقش دیگر حضور ضروری آن جهت مصرف ATP و آزاد شدن E انرژی است در واکنش های انرژی خواه چنانچه mg وجود نداشته باشد انرژی آزاد نخواهد شد و محققین معتقدند که mg باید ATP بچسبد تا انرژی ATP آزاد بشود سپس تنفس می تواند نقش مهمی را بازی کند. مشخص شده که جهت حفظ ساختمان ریبوزوم mg ضروری است و در اثر کمبود mg ریبوزوم به زیر واحدهای خودش تجزیه می شود و بدین ترتیب پروتئین سازی مختل خواهد شد.

S گوگرد:

به اندازه کافی در خاک ها وجود دارد به فرم So_4 جذب می شود به ندرت کمبود داریم. مقدار کمی از گوگرد جذب شده در متابولیسم ریشه صرف می شود و بقیه به شکل So_4 دارد در برگ های گیاه می شود. S در ساختمان سیستئین: سیستین و متیونین وجود دارد و می دانیم که ساختمان چهارم پروتئین ها نتیجه تشکیل باندهای S-S است. که ساختمان فضای خاص دارند که جزئی از کوآنزیم A است که در متابولیسم اسیدهای چرب و چرخه کربس وجود دارد بعضی از روغن های فرار در سیر و پیاز حاوی گوگرداند.

(مثل آلیل دی سولفید - آلیل پلی سولفید)

گلوکوتانیول ترکیب دیگری است که دارای S است و به صورت Sh دیده می شود در ساختمان پروتئین باندهای S-S

وجود دارد. در ویتامین B1 (ویتامین) گوگرد به کار رفته است.

Fe آهن:

این عنصر برای ساخته شدن کلروفیل ضروری است اگرچه در ساختمان آن به کار نرفته است. علائم کمبود کلروز خاص در برگ‌های جوان دیده می‌شود (رگبرگ‌ها سبز و بین رگبرگ‌ها زرد می‌شود) برگ‌ها ممکن است در اثر تجزیه حتی مقدار آهن برابر با مقدار آهن برگ‌ها سالم داشته، باعث و علت بروز این علائم به علت غیرقابل استفاده بودن آهن در برگ‌ها است (آهن به فرم ضروری Fe^{++} فعال است) اگرچه ممکن است احیاء شده و به شدت احیاء آن تحت تأثیر mn است.

در فرآیندهای اکسیداسیون آهن می‌تواند نقش داشته باشد. در مولکول‌های لیتوکروم اکسیداز، کاتالاز، فرد فرودوکسین، پراکسیداز وجود دارد. کمبود آهن هم در خاک‌های اسیدی و هم قلیائی دیده می‌شود علت اینکه از PH اسیدی حلالیت Al زیاد شده بنابراین AL می‌تواند به ذرات بچسبد و باعث آزاد شدن آهن و شسته شدن آن‌ها خواهد شد.

Mn منگنز:

به ندرت کمبود دارد در پایداری غشاء کلروپلاست در تیغه‌های آن (تیلاکوئیدها) نقش مهمی دارد. در غیاب آن پایداری غشاء به هم می‌ریزد.

نقش کاتالیزوری در گیاه دارد و در فرآیندی اکسیداسیون احیاء مؤثر است.

Mn زیاد فرایند را برعکس می‌کند و باعث تولید فرم فریک زیاد شده و کمبود آهن ظاهر می‌شود.

Mn در فرآیند فتوسنتز (شکسته شدن آب) نقش ضروری دارد. چون فرآیند فتوسنتز هنوز دقیق مشخص نیست نقش دقیق mn دقیقاً مشخص نیست.

B بور:

عنصر غیرمتحرک است. مثلاً چغندر قند نیاز زیادی به B دارد (کودبوراکس)

کمبود آن باعث مرگ مریستم در ریشه و ساقه می‌شود علت آن تجمع ترکیبات فنولین در گیاه است. موجود بودن بر منابع ساخته شدن ترکیبات فنل می‌شود و کمبود ترکیبات فنولین می‌تواند مفید واقع شود B در انتقال کربوهیدرات‌ها در آوند آبکش مؤثر است احتمالاً B در کربوهیدرات‌ها تشکیل کمپلکس می‌دهد B رشد لوله‌گرده را تحریک می‌کند و در بهبود رشد میوه می‌تواند مؤثر باشد. پوسیدگی چغندر قند از کمبود B ناشی می‌شود قهوه‌ای شدن درون شلغم و گل

کلم از کمبود B ناشی می‌شود.

Zn روی:

میکروالمان است برای حفظ متابولیسم ضروری است کمبود روی باعث اختلال در نوک مریستم گیاه می‌شود و بالطبع باعث کوتاه ماندن گیاه و کوتولگی می‌شود از طرف دیگر چون روی در بیوسنتز اکسین مؤثر است یکی از دلایل کمبود رشد و اختلالات رشدی همین کمبود اکسین است و چون اکسین در پدیده تسلط انتهائی دخالت دارد کمبود Zn منجر به عارضه‌ای به نام جاروئی شدن می‌شود یعنی اینکه در انتهای شاخه تعداد زیادی از شاخه‌های جانبی شروع به رشد می‌کنند برای تبدیل تریپتوفان به اکسین نیز روی لازم است.

Mo مولیبدن:

به غلظت یکصد میلیونیوم برای رشد محصولاتی مثل گوجه‌فرنگی ضروری است مولیبدن به‌صورت MoO_4 در اختیار گیاه قرار می‌گیرد و در احیای ازت و یا در آنزیم‌های که در احیای ازت نقش دارند مثل نیترات ریداکتاز یا نیتروژناز وجود دارد.

Cu مس:

بخشی از آنزیم تایروز نیاز می‌باشد که در فرآیندهایی سنتزیتروزی مؤثر است اسید آسکوئیک اکسیداز و پلاستوسیناسین که یک آنزیم مهم در فرآیندهای تنفسی است و دو فتوسیستم را در فتوسنتز به هم متصل می‌کند و در آن نقش بازی می‌کند.

فتوسنتز Photosynthesis

نور به قسمتی از انرژی تشعشع‌هایی گفته می‌شود که همان طیف مرئی است $visible\ spectrum$ نور بر طبق تئوری قابل قبول از فتون تشکیل شده که پس از برخورد نور به اجسام چون فتون‌ها دارای انرژی هستند باعث می‌شود که فتون‌ها انرژی را نشان را تبادل بکنند (با ذرات ماده)
انرژی هر فتون نسبت معکوس پایین طول موج آن دارد.

امواج رادیوئی	FR	Visible هرئی	U.V C-B-V	X	گاما توسط جو جذب می‌شود	اشعه کیهانی در سطح خورشید
---------------	----	--------------	--------------	---	-------------------------	---------------------------

اشعه X توسط گرد و غبار اب جو جذب می‌شود طول موج کم و انرژی بیش‌تر.

اشعه U.V مقدار کم به زمین می‌رسد در فیزیولوژی گیاه اشکال ایجاد می‌کند که براساس طول موج آن بر سه گروه C.B.A (خطرناک) تقسیم می‌کنند.

اشعه ماوراءبنفش A,B,C

U.V: لامپهایی که از طریق نوع C ساخته می‌شود برای ضدعفونی استفاده می‌شوند.

U.VB: طول موج‌اش بیش‌تر از نوع C بوده و اثرات زیانباری دارد.

بعضی گیاهان می‌توانند با سیستم‌هایی که دارند در مقابل U.VB مقاومت کنند (فلاونوئیدها در گیاهان وجود دارد که گیاهان در معرض UVB قرار گرفته آن را بیش‌تر تولید می‌کنند).

U.VU: استثنائی نوع A، نوع B و C که برای گیاه خطرناک است اگرچه در بعضی تحقیقات مثل بیوسنتز فلاونوئیدها استفاده می‌شود.

در نوع A طول موج آن نزدیک به طیف مرئی است که خسارت زیادی به بدن نمی‌زند و از آن لامپهایی برای برنزه شدن استفاده می‌کنند.

380nm	450nm	500nm	520nm	600nm	660nm	760nm
	بنفش	آبی	سبز	زرد	نارنجی	قرمز

طول موج افزایش یافته و انرژی کم‌تر می‌شود.

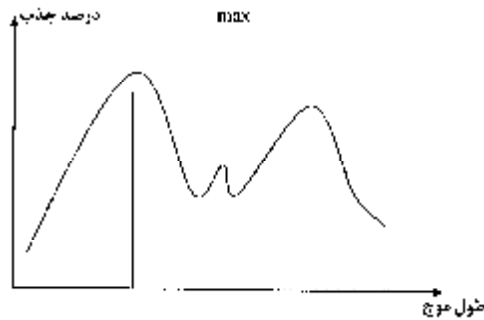
نورهای کم‌تر از بنفش و خصوصیات پایین بنفش می‌توانند باعث از بین رفتن ساختمان کلروپلاست بشوند (انرژی زیاد).

نور با طول موج FR انرژی بسیار کمی دارد در فتوسنتز تأثیر ندارد. قسمتی از نور که در فتوسنتز مهم است به نام (PAR)=(Photosynthetic Active Radiation) قسمت فعال نور در فتوسنتز معروف است.

وقتی که یک نور به یک اتم برخورد می‌کند باعث می‌شود که اتم تهیج بشود و الکترون آن‌ها به لایه بالاتر برود طبق قانون انیشتین هر فتون با یک الکترون می‌تواند مبادله شود که در مرحله اول تهیج که زمان 10^{-9} ثانیه دارد پس از اینکه عامل تحریک برداشته شد. الکترون به لایه پایین برگشته و انرژی دریافتی را به صورت حرارت از دست می‌دهند که باعث گرم شدن جسم می‌شود.

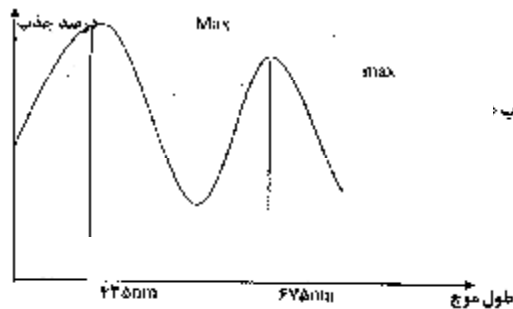
مرحله دوم تهیج اگر انرژی بیش‌تر داده شود که زمان 10^{-2} ثانیه طول می‌کشد باعث می‌شود که الکترون به مواد ناپایدار هرم (بالاتر) برود و در این حالت اگر عامل تحریک برداشته شود انرژی به صورت نور + حرارت آزاد می‌شود. (از این اساس برای اندازه‌گیری عناصر استفاده می‌شود روش کار دستگاه اسپکتروفتومتر این است).

به دست آوردن منحنی جذب نور یا طول موج برای یک ماده مثلاً گیاه (کلروفیل) هر ماده‌ای در طبیعت اگر در عرض طول موج‌های مختلف قرار داده شود در محل‌های خاص این ماده دارای جذب خواهد بود که به این منحنی، منحنی جذب یک ماده گفته می‌شود.



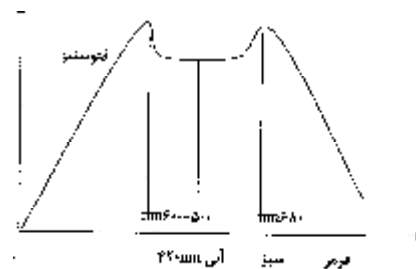
در بعضی طول موج‌ها جذب آن ماده زیاد است که به این‌ها max گفته می‌شود که معیاری برای اندازه‌گیری ماده است (فسفر 440nm)

هر ترکیبی که دارای یک منحنی جذب است که در طول آن ممکن است چندین max یا یک max داشته باشد اگر کلروفیل را استخراج کنیم و طیف جذبی آن را رسم کنیم به شکل زیر خواهیم رسید.



Max در طول موج‌های 435 و 675 نانومتر است.

طیف کنش فتوسنتز



طیف کنش فتوسنتز

چون طیف کنش فتوسنتز با طیف جذبی کلروفیل هماهنگ است سپس نتیجه می‌گیریم که کلروفیل در فتوسنتز نقش اساسی بازی می‌کند. انگیزه عمده در فتوسنتز کلروفیل است.

رنگریزه‌های دیگر علاوه بر کلروفیل وجود دارند که طول موج‌های دیگر مانند سبز را جذب می‌کنند و آن را به کلروفیل انتقال داده و باعث فتوسنتز می‌شود. کار رنگریزه‌های کمکی:

1- دریافت نور در طول موج متفاوت و دادن آن به کلروفیل

2- محافظت از کلروفیل

پس با مقایسه طیف کنش و طیف جذبی هر ماده می‌توان فهمید که چه ماده‌ای در چه فرآیندی مؤثر است.

پیگمان‌های گیاهی:

رنگ سبز در دنیای گیاهان رنگ اصلی است که به کلروفیل نسبت داده می‌شوند اگرچه کلروفیل‌ها انواع مختلف دارند برگ‌ها و قسمت‌های دیگر گیاه دارای رنگریزه دیگری مثل زرد هستند که در صورت غیاب کلروفیل ظاهر می‌شوند (در پائیز) برای سنتز کارتنوئید نیازی به نور نداریم.

یا اگر ذاتی را در تاریکی پرورش بدهیم رنگ زرد به خود می‌گیرد و کلروفیل نخواهد داشت این رنگریزه‌های زرد کارتنوئیدها می‌باشد. در گیاهان عالی و کلروفیل‌ها و کارتنوئیدها در درون کلروپلاست قرار دارند ولی بقیه اندام‌های گیاهی مثلاً گلبرگ‌ها رنگ زرد در اندام‌های به نام کروموپلاست قرار گرفته‌اند. نقش بقیه رنگریزه‌ها خصوصاً کارتنوئیدها این است که با جذب اکسیژن مولکولی محیط کلروفیل را از تجزیه شدن حفظ می‌کنند.

کلروفیل – در کلروپلاست

کارتنوئید – کلروپلاست – کروموپلاست

نقش دیگر آن‌ها کمک به فتوسنتز است. کلروفیل که مهم‌ترین جزء رنگریزه‌های گیاهی است به صورت a, b, c, d وجود دارد. نوع a, b مخصوص گیاهان عالی است ولی کلروفیل c, d در گیاهان زیست دیده می‌شود.

کلروفیل a, b در آب محلول نیستند ولی در الکل اتیلیک خالص اتر، استون، حل می‌شوند و طرق a, b این است که کلروفیل b کم‌تر در این ترکیبات حل می‌شوند.

وقتی که کلروفیل را بسوازینم و به خاکستر تبدیل کنیم تنها جزئی که ممکن است باقی بماند اکسید منیزیم و یا منیزیم است. کلروفیل به شکل زیر در ترکیبات اولیه‌ای ساخته می‌شود. کلروفیل \rightarrow کلروفیلید \rightarrow پرتوکلروفیلید.

نور باعث می‌شود که مرحله اول یعنی اضافه شدن 2h به کلروفیل سریع‌تر صورت بگیرد. عوامل مختلفی در ساخت کلروفیل وجود دارند که در غیاب هر یک ممکن است گیاه دچار کلروز بشود.

عوامل ژنتیکی:

با مطالعه نشاءهای آلبینوی ذرت: (Albino زالی) گیاه توان سنتز کلروفیل را ندارد. پس مشخص می‌شود که برای ساخت کلروفیل ژل خاصی ضروری است.

وجود نور:

نور برای ساخت کلروفیل در نهاندانگان ضروری است در صورتی که در جلبک‌های سوزنی برگان، خزها، سرخس‌ها، در تاریکی نیز کلروفیل ساخته می‌شود.

در لپه‌های جنینی مرکبات مشخص شده که ساخت کلروفیل نیازی به نور ندارند. تمام طول موج‌های مرئی به جز آن‌هایی که بیش‌تر از 680 نانومتر هستند در سنتز کلروفیل مؤثرند.

گاهی به‌طور طبیعی لازم است که کلروفیل حذف شود. پرورش در تاریکی که به گیاه، گیاه اتیوله شده Etiolated plant گفته می‌شود.

اگر گیاه اتیوله شده را در محیط فاقد اکسیژن قرار بدهیم ولی بقیه شرایط فتوسنتز مهیا باشد فتوسنتز صورت نمی‌گیرد. نشان می‌دهد که O₂ نیز برای سنتز کلروفیل مؤثر است به بیان دیگر تنفس هوازی برای فعل و انفعالات فتوسنتزی ضروری است.

کربوهیدرات، منیزیم، N، آهن در انتقال الکترون سنتز آنزیم‌هایی که در ساختن کلروفیل اهمیت دارند.

حرارت:

کلروفیل به سرعت بیش‌تری ساخته می‌شود نسبت به دماهای بالاتر در حالی که در گندم دمای مناسب برای ساختن کلروفیل 20-30 سانتی‌گراد است.

میزان آب:

به نظر می‌رسد که کمبود آب نه تنها باعث پژمرده شدن گیاه می‌شود بلکه هم مانع ساخت کلروفیل و باعث تحریک تجزیه شدن کلروفیل می‌شود.

مس، روی، منگنز:

به‌طور غیرمستقیم در سنتز کلروفیل نقش دارند.

تست‌های طبقه‌بندی شده فصل اول

1- در شرایط مطلوب رشد، افزایش نسبی غلظت CO_2 هوا موجب:

- (1) افزایش میزان تلفات آب از گیاه می‌شود.
- (2) کاهش میزان تلفات آب از گیاه می‌شود.
- (3) افزایش هدایت روزنه‌ای برگ گیاه می‌شود.
- (4) افزایش نسبی میزان تلفات آب و کاهش نسبی هدایت روزنه‌ای می‌شود.

2- WUE (کارایی مصرف آب) و تعرق $\frac{\text{مقدار آب از دست رفته}}{\text{مقدار } CO_2 \text{ جذب شده}}$ در مقایسه با گیاهان C_3 با گیاهان C_4 به ترتیب:

- (1) بالا و پایین است.
- (2) پایین و بالا است.
- (3) پایین و پایین است.
- (4) بالا و بالا است.

3- وزن تر برگ یک گیاه 2 گرم و وزن خشک آن 0/5 گرم است. هرگاه این برگ را به مدت 4 ساعت در آب

مقطر قرار دهیم و وزن آن به 2/5 گرم افزایش می‌یابد. محتوی نسبی آن برگ چند درصد است؟

- (1) 65 (2) 70 (3) 75 (4) 76

4- حساسیت فرآیند و عکس‌العمل‌های مختلف گیاه به وقوع تنش خشکی، از کدام ترکیب زیر تبعیت

می‌کند؟

- (1) سنتز آبسایسیک اسید < رشد سلول < تثبیت دی‌اکسید کربن < بسته شدن روزنه‌ها
- (2) تثبیت دی‌اکسید کربن < سنتز آبسایسیک < رشد سلول < بسته شدن روزنه‌ها
- (3) بسته شدن روزنه‌ها < تثبیت دی‌اکسید کربن < سنتز آبسایسیک اسید < رشد سلول
- (4) رشد سلول < سنتز آبسایسیک < بسته شدن رونه‌ها < تثبیت دی‌اکسید کربن

5- کدام نوع اختلاف پتانسیل تعیین‌کننده مسیر و جهت انتقال آب در داخل گیاه است؟

- (1) اختلاف پتانسیل اسمزی
- (2) اختلاف پتانسیل آب
- (3) اختلاف پتانسیل فشار
- (4) اختلاف پتانسیل ماتریک

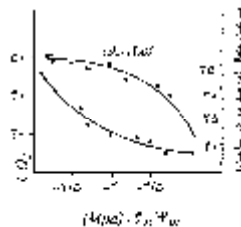
6- اگر دیواره سلولی را با پکتیناز و سلولاز حل کرده و سپس آن را در آب بگذاریم جذب آب تابع کدام یک

از اجزای پتانسیل آب است؟ در این صورت جذب آب توسط سلول تا چه زمانی ادامه می‌یابد؟

- (1) پتانسیل اسمزی - تا زمانی که سلول بترکد.
- (2) پتانسیل فشاری - تا زمانی که پتانسیل اسمزی صفر شود.
- (3) پتانسیل کل آب - تا زمانی که پتانسیل آب صفر شود.
- (4) پتانسیل ماتریک - تا زمانی که فشار دو سوی غشای سیتوپلاسمی برابر شود.

7- در شکل مربوط به اثرات نسبی تغییرات ψ_w برگ بر فتوسنتز و انتقال C^{14} در سورگوم گزینه صحیح

کدام است؟



- (1) سرعت فتوسنتز نسبت به سرعت انتقال ماده در مقابل پتانسیل پایین برگ مقاوم‌تر است.
- (2) سرعت فتوسنتز و سرعت انتقال ماده هر دو از نوعی مقاومت در مقابل پتانسیل پایین آب برگ برخوردارند.
- (3) سرعت فتوسنتز و سرعت انتقال ماده هر دو در مقابل پتانسیل پایین آب برگ از حساسیت خاصی برخوردارند.
- (4) سرعت انتقال ماده نسبت به فتوسنتز در مقابل پتانسیل پایین آب برگ مقاوم‌تر است.

8- در سیستم خاک - ریشه - بخش هوایی احتمال وقوع تعادل در پتانسیل آب (ψ_w) در کدام زمان

بیش‌تر است؟

- (1) در ظهر هنگام
- (2) در اواخر شب و اوایل صبح
- (3) در اوایل شب و اواخر روز
- (4) در اوایل صبح و نیز در اوایل شب

9- کدام گزینه صحیح است؟

- (1) در حالت پلاسمولیز اولیه غشای سلول از دیواره جدا می‌شود.
- (2) در حالت پلاسمولیز پتانسیل تورگر سلول منفی است.
- (3) در حالت پلاسمولیز اولیه، پتانسیل تورگر سلول برابر صفر است.
- (4) هر سه

10- ارتباط بین سلول‌های محافظ روزه و سلول‌های پیرامونی آن‌ها از نوع است.

- | | |
|------------------|-------------------------------------|
| (1) آپوپلاستی | (2) سیمپلاستی |
| (3) اپوسیمپلاستی | (4) تلفیقی از سیمپلاستی و آپوپلاستی |

11- قسمت اعظم مقاومت ریشه به جذب و انتقال آب ناشی از وجود است که آب از آن توسط مسیر

..... به طرف بافت چوبی جریان می‌یابد.

- | | |
|-----------------------------|-------------------------------------------------|
| (1) دایره پریسکل - سیمپلاست | (2) ریشه‌های موئین - آپوپلاست |
| (3) کورتکس - آپوپلاست | (4) نوار کاسپاری در سلول‌های آندودرم - سیمپلاست |

12- تعرق فرآیندی است. لذا در طول روز تحت شرایط طبیعی دما در کنوپی گیاه زراعی نسبت به

محیط اطراف (اتمسفر خارج) آن است.

- | | |
|----------------------|----------------------|
| (1) گرماده - خنک‌تر | (2) گرماده - گرم‌تر |
| (3) گرم‌گیر - خنک‌تر | (4) گرم‌گیر - خنک‌تر |

13- تنظیم و کنترل باز و بسته شدن روزه توسط کدام عامل صورت می‌گیرد؟

- | | |
|------------------------------------------|----------------------------------------------|
| (1) غلظت دی‌اکسید کربن در لایه‌ی مرکزی | (2) غلظت دی‌اکسید کربن در محل فعالیت رابیسکو |
| (3) غلظت دی‌اکسید کربن در اتاقک زیرروزنه | (4) غلظت دی‌اکسید کربن در محیط اطراف گیاه |

14- باز شدن زود هنگام روزه‌ها در اوایل صبح و بسته شدن دیر هنگام آن‌ها در هنگام غروب به دلیل

- (1) حساسیت حرکات روزه به نور قرمز علی‌رغم نسبت کم این طول موج در این ساعات روز است.
- (2) تأثیر پذیری حرکات روزه از دما بوده و مطلوبیت ماده برای باز شدن روزه در این ساعات روز است.
- (3) حساسیت حرکات روزه به طول موج آبی در این ساعات روز است.
- (4) حرکت hydro passive روزه‌ها که وابسته به رطوبت نسبی هوا می‌باشد بوده زیرا در این ساعات رطوبت نسبی هوا بالا است.

15- زیاد بودن یا کم بودن کدام یک از دو نوع مقاومت مزوفیلی (r_m) و روزه‌ای (r_s) در گیاهان C_4 منجر به

برتری WUE در آن‌ها می‌شود؟

- | | |
|-------------------------------------|---------------------------------------|
| (1) کم بودن r_m ، زیاد بودن r_s | (2) کم بودن r_m ، کم بودن r_s |
| (3) زیاد بودن r_m ، کم بودن r_s | (4) زیاد بودن r_m ، زیاد بودن r_s |

16- حرکات سلول‌های محافظ در جریان باز وبسته شدن روزنه‌ها در نتیجه تجمع کدام یک از مواد زیر در

سلول‌های محافظ قابل توجیه است؟

- (1) کلسیم
(2) سدیم
(3) فرآورده‌های فتوسنتزی
(4) یون پتاسیم یا کلر

17- در تنش سرما چنانچه کریستال‌های یخ در تشکیل شوند، احتمال مرگ بافت گیاهی کم‌تر از

حالتی است که کریستال‌ها در تشکیل شوند.

- (1) اپوپلاست - فضای بین سلولی
(2) سیتوسل - اپوپلاست
(3) درون سلول‌ها - فضای بین سلولی
(4) فضای بین سلولی - درون سلول‌ها

18- پتانسیل اب در آوندهای چوبی عمدتاً متأثر است که میزان آن در آوندهای چوبی است

و علت آن است.

- (1) پتانسیل اسمزی، مثبت، فشارخون
(2) پتانسیل فشاری، منفی، مکش تعرق
(3) پتانسیل ماتریک، منفی، اختلاف شیب غلظت
(4) پتانسیل اسمزی، منفی، اختلاف شیب فشار

19- با فرض آن که روزنه‌ها کاملاً باز و هوا کاملاً ساکن باشد، مقاومت اصلی جهت انتقال CO_2 به داخل برگ

..... است.

- (1) مقاومت روزنه‌ای
(2) مقاومت لایه مرزی
(3) مقاومت مزوفیلی
(4) ترکیبی از هر سه مقاومت روزنه‌ای لایه مرزی و مزوفیلی

20- ترتیب میزان تعرق در کدام گزینه صحیح است؟

- (1) $C_3 > C_4 > CAM$
(2) $CAM > C_4 > C_3$
(3) $C_4 > C_3 > CAM$
(4) $CAM > C_3 > C_4$

پاسخ تشریحی تست‌های طبقه‌بندی شده فصل اول

1- گزینه‌ی «2» صحیح است.

افزایش غلظت CO₂ در شرایط مطلوب میزان تعرق در گیاه را کاهش داده و در نتیجه سبب کاهش میزان تلفات آب در گیاه می‌گردد.

2- گزینه‌ی «2» صحیح است.

راندمان مصرف آب در گیاهان C₃ پایین و ضریب تعرق در آن‌ها بالا می‌باشد.

3- گزینه‌ی «3» صحیح است.

$$\text{RWC (محتوای نسبی آب برگ)} = \frac{\text{وزن خشک - وزن تر گیاه}}{\text{وزن خشک - وزن گیاه در حالت آماس}} \times 100 = \frac{2-0/5}{2/5-0/5} \times 100 = 75$$

4- گزینه‌ی «4» صحیح است.

رشد سلول تحت تأثیر قرار می‌گیرد و با تأثیر روی سنتز ABA روزه‌ها بسته می‌شود و به تبع آن تثبیت CO₂ هم کاهش می‌یابد.

5- گزینه‌ی «2» صحیح است.

اختلاف پتانسیل آب بیانگر شیب غلظت مواد و تعیین کننده مسیر و جهت حرکت آب است.

6- گزینه‌ی «1» صحیح است.

با از بین رفتن دیواره سلولی دیگر فشار دیواره‌ای که مانع جذب آب می‌شو وجود نخواهد داشت، بنابراین تنها عامل جذب آب پتانسیل اسمزی بوده و سلول تا زمانی که بترکد، آب را جذب خواهد کرد.

7- گزینه‌ی «4» صحیح است.

در پتانسیل‌های پایین برگ سرعت انتقال مواد و فتوسنتز کاهش می‌یابد اما این کاهش در فتوسنتز بیش‌تر از انتقال ماده مشهودتر است.

8- گزینه‌ی «2» صحیح است.

در اواخر شب و اوایل صبح که میزان تعرق حداقل است و گیاه فرصت کافی برای جذب آب داشته، بنابراین میزان پتانسیل آب خاک برابر پتانسیل آب برگ خواهد بود.

9- گزینهی «3» صحیح است.

در حالت پلاسمولیز اولیه، پروتوپلاست هیچ فشاری به دیواره سلول اعمال نمی‌نماید و پتانسیل ترگر سلول برابر با صفر است و پتانسیل آب سلول معادل با پتانسیل اسمزی است.

10- گزینهی «1» صحیح است.

ارتباط اپوپلاستی است، زیرا اگر ارتباط سیمپلاستی بود، تغییرات در پتانسیل آب سلول‌های روزنه از طریق سلول‌های پیرامونی آن‌ها سریعاً خنثی می‌گردید و باز و بسته شدن روزنه‌ها با شرایط رطوبتی خاک و اتمسفر هماهنگ نبود.

11- گزینهی «4» صحیح است.

نوار کاسپاری یک لایه سوپرینی در محل آندودرم است که مانع از حرکت آب از راه فضای آپوپلاستی آندودرم می‌شود و آب بایستی به‌صورت سیمپلاستی و از طریق پلاسمودسماتا به طرف آوندهای چوبی حرکت نماید.

12- گزینهی «3» صحیح است.

تعرق فرایندی گرماگیر است و باعث از دست دادن حرارت گیاه می‌شود. بنابراین در طول روز دمای کتوبی گیاه زراعی نسبت به محیط اطراف آن خنک‌تر خواهد شد.

13- گزینهی «3» صحیح است.

در زمان بسته بودن روزنه‌ها غلظت دی‌اکسید کربن در اتاقک زیر روزنه‌ای در تعادل با غلظت آن در سلول محافظ روزنه است، لذا غلظت دی‌اکسید کربن در فضای زیر روزنه‌ای نقش مهمی در باز و بسته شدن روزنه‌ها دارد.

14- گزینهی «2» صحیح است.

در هنگام صبح و هنگام عصر میزان نور آبی به‌طور نسبی بالا می‌باشد و به دلیل حساسیت روزنه‌ها به نور آبی روزنه‌ها باز می‌شوند.

15- گزینهی «1» صحیح است.

گیاهان C_4 دارای تعداد روزنه‌های کم‌تر و روزنه‌های کوچک‌تری نسبت به گیاهان C_3 می‌باشند و در نتیجه مقاومت روزنه‌ای در آن‌ها بیش‌تر از گیاهان C_3 می‌باشد و تعرق در آن‌ها نیز کم‌تر می‌باشد. همچنین گیاهان C_4 با تلغیظ CO_2 در سلول‌های غلاف آوندی غلت آن را برای آنزیم رابیسکو افزایش می‌دهند و در نتیجه مقاومت مزوفیلی را کاهش می‌دهند و از این طریق تنفس نوری را نیز متوقف می‌کنند. در حالی که گیاهان C_3 به علت قدرت ترکیب‌پذیری پایین رابیسکو با CO_2 دارای مقاومت مزوفیلی بالایی نسبت به گیاهان C_4 می‌باشند و برای جذب

CO_2 مورد نیاز خود بایستی روزه‌های خود را بیش‌تر باز نمایند و به ازای جذب هر واحد CO_2 مقدار بیش‌تری آب از دست خواهند داد. مجموع این عوامل منجر به برتری راندمان مصرف آب (WUE) در گیاهان C_4 می‌شود.

16- گزینه‌ی «4» صحیح است.

طی باز و بسته شدن روزه‌ها افزایش یا کاهش فشار اسمزی سلول‌های محافظ به علت جذب یا خروج یون‌هایی نظیر پتاسیم صورت می‌گیرد و جهت حفظ تعادل بارالکتریکی کلر نیز وارد سلول محافظ یا از آن خارج می‌شود.

17- گزینه‌ی «4» صحیح است.

در شرایط تنش سرما ابتدا کریستال‌های یخ در دیواره سلولی تشکیل می‌شود که در این حالت احتمال مرگ بافت گیاهی کم است ولی ادامه شرایط تنش سرما و دمای انجماد سبب می‌شود که کریستال‌های یخ به داخل سلول توسعه یابند و سبب خسارت‌های مرگ‌آور شوند.

18- گزینه‌ی «2» صحیح است.

پتانسیل آب در آوندهای چوبی ناشی از پتانسیل فشاری است، که به دلیل مکش ناشی از جریان تعرق است و میزان آن در آوندهای چوبی منفی است.

19- گزینه‌ی «2» صحیح است.

به دلیل باز بودن روزه نقش مقاومت روزه‌ای ناچیز خواهد بود ولی به دلیل ساکن بودن هوا و تشکیل یک لایه هوای نسبتاً ثابت در سطح برگ مقاومت اصلی جهت انتقال دی‌اکسید کربن به داخل برگ مقاومت لایه مرزی می‌باشد.

20- گزینه‌ی «1» صحیح است.

نسبت تعرق در گیاهان C_3, C_4, CAM به ترتیب حدود 500، 250 و 50 می‌باشد.

فصل دوم: فتوسنتز

گیاهان به‌طور کلی از آب و مواد خشک تشکیل شده‌اند. اگر آب گیاهان در اثر تبخیر از آن خارج شود تنها ماده خشک آن باقی می‌ماند. اگر مواد خشک گیاهی سوزانده شود، مواد آلی موجود به‌صورت گاز خارج و تنها مواد معدنی آن به‌صورت خاکستر باقی می‌ماند، از کل مواد خشک گیاهی حدود 85٪ تا 99٪ آن را مواد آلی و بقیه را مواد معدنی تشکیل می‌دهد.

مواد آلی گیاهی را می‌توان به سه نوع هیدرات‌های کربن، پروتئین و چربی‌ها تقسیم‌پذیری نمود. این مواد در برگ‌برنده غذای موجود در گیاه نیز هست. این غذا نه تنها موجب سرپا نگه‌داشتن خود گیاه شده بلکه موجودات دیگر نیز می‌توانند از آن بهره‌مند شوند. آب، گاز و نمک‌های معدنی مواد خام هستند. در واقع این مواد خام به تنهایی قادر به تولید انرژی نیستند، بنابراین غذا چه برای مصرف گیاهان و چه برای مصرف موجودات دیگر (جانوران) باید دارای شاخصه‌های ویژه و مشخصی باشد.

به‌طور کلی گیاهان و حیوانات از نظر تأمین نیاھازی غذایی خود با هم اختلاف دارند یک گیاه سبز اگر در یک محلول مواد معدنی (بدون وجود ترکیبات آلی) رشد داده شود، قادر است مقادیر قابل توجهی ترکیب آلی را سنتز کند. این در حالی است که انسان و حیوانات فاقد این ویژگی هستند. آن‌ها باید مواد آلی مورد نیاز خود را به‌طور مستقیم و یا غیرمستقیم از گیاهان به‌دست آورند.

گیاهان مواد خام را جذب و مواد آلی موردنظر را سنتز می‌کنند اولین مرحله در فرایند سنتز، تولید هیدرات‌های کربن ساده از جمله گلوکز است. در این فرایند مولکول آب و گاز کربنیک شکسته شده و تبدیل به ترکیب جدیدی می‌شود. در این واکنش میزان انرژی در تولید نهایی همواره از مواد خام اولیه بیش‌تر است. آن‌چه که واضح است این انرژی از نور خورشید به‌دست می‌آید. انرژی تابشی خورشید به شکل انرژی شیمیایی در گیاهان ذخیره می‌شود.

فرایند ساخت غذا فتوسنتز نام دارد و تنها در سلول‌های حاوی رنگدانه‌های سبز کلروفیل انجام می‌شود. بنابراین فتوسنتز فرایندی است که در آن گیاهان سبز از دی‌اکسید CO₂ و آب در مجاورت نور خورشید، هیدرات‌های کربن را می‌سازند. به ازای هر مول تولید گلوکز 673 کیلوکالری انرژی تولید می‌شود که می‌تواند آزاد شده و کار انجام دهد. مواد خام این فرایند آب و دی‌اکسید کربن است. گیاهان آب را توسط ریشه جذب و از طریق آوندهای چوبی به اندام‌های فتوسنتزی هدایت می‌کنند. دی‌اکسید کربن نیز توسط قسمت‌های هوایی گیاه از اتمسفر هوا جذب می‌شود. تولید فتوسنتز گیاهان

یک نوع هیدرات کربن ساده و اکسیژن تنها یک تولید فرعی حاصل از فتوسنتز است.

از قند فوق ترکیبات غذایی پیچیده‌تری ساخته می‌شود. بخشی از قند ساخته شده به هیدرات‌های کربن پیچیده‌تری همانند نشاسته و بخشی به روغن و بخشی هم به پروتئین تبدیل می‌شود. از این نظر فتوسنتز برای بشر از اهمیت خاصی برخوردار است.

فتوسنتز همواره در طی روز صورت می‌گیرد و این بدان معنی است که در این فرایند انرژی نور خورشید به انرژی شیمیایی تبدیل می‌شود. گیاهان قادرند تنها 1 تا 2 درصد از کل انرژی خورشید رسیده به سطح زمین را جذب نمایند. بنابراین اگر راندمان استفاده از انرژی خورشید توسط گیاهان اندکی افزایش یابد تغییر فوق‌العاده‌ای در میزان تولیدات گیاهی حاصل می‌شود. فتوسنتز فقط در گیاهان سبز یعنی آن‌هایی که دارای رنگدانه کلروفیل هستند صورت می‌گیرد.

کلروفیل

به استثنای جلبک‌های سبز - آب و باکتری‌های فتوسنتزی، این رنگدانه در درون ساختاری به نام کلروپلاست قرار دارد. در داخل کلروپلاست یک سیستم پیچیده غشایی یا تیغه‌ای وجود دارد که این سیستم خود در درون استرومای کلروپلاست قرار دارد. در بعضی نقاط، این سیستم غشایی بر روی هم قرار گرفته و گرانوم را تشکیل می‌دهد. به این مجموع چند واحد ساختمانی کلروپلاست: تیلاکوئید.

تیلاکوئید حاوی کلروفیل، سایر رنگریزه‌ها، آنزیم‌های فتوشیمیایی در استروما: آنزیم‌های فعال در تیغه‌های گرانوم به صورت جفتی بوده و لبه‌های آن‌ها به هم چسبیده شده و شکل دیسک مانند را به وجود می‌آورد.

بعضی از تیلاکوئیدها بزرگ شده و در استرومای کلروپلاست، چند گرانوم را به هم متصل می‌نمایند تیلاکوئید استروما می‌گویند.

رنگدانه‌های موجود در کلروپلاست اکثراً در غشاهای تیلاکوئید قرار دارند. (هر غشاء دارای یک دانه که در ارتباط با مولکول‌های کلروفیل است. علاوه بر این، در حد واسط بین دو غشاء، دو لایه چربی حاوی مولکول‌های؟؟؟ دارد. بنابراین تیلاکوئید از دو لایه پروتئینی تشکیل یافته که فضای بین آن‌ها را دو لایه چربی و مولکول رنگدانه‌ها؟؟؟؟ است.

بعضی از پروتئین‌های موجود در کلروپلاست آنزیم بوده و یا اینکه دارای نقش کوآنزیمی هستند.؟؟؟ دارای چهار نوع رنگدانه است. دو تا از آن‌ها به نام‌های کلروفیل A و کلروفیل B شبیه به هم و دارای رنگ سبز؟؟ دیگر به ناک کاروتن و آنتوفیل هستند. جلبک‌های سبز - آبی و قرمز دارای رنگدانه فیکوبیلین هستند که این رنگ؟؟؟ فیکواریترین و

فیکوسیاین تقسیم می‌شود.

تاکنون چندین نوع کلروفیل در گیاهان شناسایی شده است. کلروفیل A به صورت سبز؟؟؟ شیمیایی C55H72O5B4Mg است. وقتی این رنگدانه در اتر الکل، کلروفرم، استون، اتر یا بنزول حل؟؟؟؟ سبز آبی درمی‌آید. کلروفیل B سبز تیره بوده و فرمول آن C55G70O6N4Mg است و اگر حلال‌های فوق؟؟؟؟ رنگ سبز متمایل به زرد درمی‌آید.

این دو نوع کلروفیل در تمام گیاهان عالی یافت می‌شود، جلبک‌های قهوه‌ای به جای کلروفیل B دارای؟؟؟؟ قرمز فاقد کلروفیل B و دارای کلروفیل D هستند. جلبک‌های سبز متمایل به زرد دارای کلروفیل E هستند؟؟؟ دارای دو نوع کلروفیل به نام‌های باکتربوکلروفیل و باکتربویریدن هستند.

واحد اساسی مولکول کلروفیل حلقه پورفیرین است. در مرکز حلقه پورفیرین یک اتم منیزیم غیریونی قرار دارد. رنگدانه هموگلوبین در جانوران نیز شبیه به کلروفیل است اما به جای اتم منیزیم، اتم آهن جایگزین شده است. تمامی اشکال مختلف پروتئین شبیه به هم بوده و فقط در یک یا دو بخش جزئی با هم اختلاف دارند. برای مثال در کلروفیل CA عامل متیل CH₃ و در کلروفیل B عامل آلدئید به اتم کربن شماره 3 حلقه متصل شده است.

یکی از خصوصیات ویژه کلروفیل توانایی جذب اشعه‌های نوری است. نواحی جذب در دامنه نور مرئی و در منطقه نور قرمز و نور آبی - بنفش قرار دارد. جذب اشعه‌های نوری در دو نوع کلروفیل A و B تا حدی با همدیگر متفاوت است.

حداکثر جذب کلروفیل A در ناحیه نور آبی در 449 و در کلروفیل B در 453 نانومتر صورت می‌گیرد. همچنین حداکثر جذب کلروفیل A در ناحیه نور قرمز در طول موج 660 و برای کلروفیل B در طول موج 642 نانومتر انجام می‌شود برای این دو نوع کلروفیل، در حد واسط بین این دو طول موج (آبی و قرمز) هیچ‌گونه جذبی انجام نمی‌شود.

اکثر اشعه‌های سبز، توسط گیاهان منعکس شده و به همین دلیل برگ گیاهان سبز به نظر می‌رسند. نور جذب شده توسط کلروفیل B و سایر کلروفیل‌ها جهت استفاده در فرایند فتوسنتز باید به کلروفیل A منتقل شوند.

ساخت کلروفیل

ساخت کلروفیل یک فرایند فیزیولوژیکی است و تحت شرایط خاصی در سلول‌های زنده انجام می‌شود. به‌طور کلی ساخته شدن کلروفیل به ساختار ژنتیکی گیاه بستگی دارد. در صورت عدم وجود ساختار ژنتیکی مناسب، گیاه بی‌رنگ آلیینو می‌شود. گاهی مواقع تشکیل کلروفیل در برگ‌ها موضعی است و بخش کلروفیلی توسط بخش‌های غیرکلروفیلی احاطه

شده و یا اینکه مقدار آن به حدی در برگ پایین می‌آید که برگ‌ها زرد دیده می‌شوند. وجود پلاستید و هیدرات‌های کربن کافی در سلول نیز از شرایط دیگر تشکیل کلروفیل است. نور را می‌توان عامل خارجی مؤثر در تشکیل کلروفیل دانست به طوری که لئوکوپلاست‌ها به آسانی در مجاورت نور به کلروفیل تبدیل می‌شوند.

در گیاهان بازدانه تشکیل کلروفیل در تاریکی نیز امکان‌پذیر بوده اما مقدار آن بسیار ناچیز است. شدت نور نیز در تشکیل کلروفیل بسیار مؤثر است. (گیاهانی که در تاریکی رشد می‌کنند به رنگ زرد درآمده و فاصله میان گره‌ها در آن‌ها بلند شده و در اصطلاح گیاهان اتیوله می‌شوند). نور فوق‌العاده شدید نیز کلروفیل را از بین می‌برد. گیاهانی که در سایه (نور غیرمستقیم) رشد می‌نمایند دارای بالاترین میزان کلروفیل هستند. دما، اکسیژن، آب و مواد معدنی نیز از دیگر عوامل خارجی مؤثر در تشکیل کلروفیل هستند.

دمای خیلی بالا و یا پایین، کلروفیل را از بین می‌برد برگ بسیاری از گیاهان به ویژه مخروطیان در زمستان به رنگ زردگرایش پیدا می‌کنند. کاهش منیزیم در برگ‌ها (به ویژه برگ‌های پیر) باعث زردی و کلروزیس می‌شود. آهن، مس و منگنز اگرچه به طور مستقیم در ساختمان موکلول کلروفیل وجود ندارند اما برای ساخت آن ضروری هستند و به همین دلیل کمبود آن‌ها با کمبود کلروفیل گیاه همراه می‌شود. در شرایط خشک به دلیل کمبود آب، برگ‌ها به رنگ متمایل به زرد درمی‌آیند زیرا کاهش آب سلول باعث از بین رفتن کلروفیل و تأخیر در تشکیل آن می‌گردد. ساخت کلروفیل به یک سلسله واکنش‌های آنزیمی وابسته بوده و آن واکنش‌ها در شرایط نور و تاریکی انجام می‌شوند.

کارتنوئیدها رنگیزه زرد رنگ

همراه با کلروفیل دو رنگدانه زرد رنگ دیگری نیز در گیاهان وجود دارند. این دو رنگدانه کاروتن و زانتوفیل بوده که به مجموعه آن‌ها کارتنوئید می‌گویند. این رنگدانه‌ها در تمامی گیاهان کلروفیل‌دار، باکتری‌های فتوسنتزی و انواع مختلف جلبک‌ها وجود دارند. اینها در محلول‌های قلیایی پایدار بوده و در محلول‌های اسیدی واکنش می‌نمایند. رنگ زرد گیاهان اتیوله شده و برگ‌های ابلق به دنبال وجود این رنگدانه‌ها است.

کاروتن دارای چند شکل ایزومری بوده و از نارنجی تا زرد تغییر می‌کند. آن‌ها هیدروکربن‌هایی با فرمول $C_{40}H_{56}$ هستند که به مقدار زیاد در ریشه هویج و در میوه‌هایی همانند لعل، گوجه‌فرنگی، و مرکبات دیده می‌شوند. آن‌ها در آب غیرمحلول ولی در اتر و کلروفرم محلول هستند و به آسانی هم در مجاورت هوا کشیده می‌شوند. معمولی‌ترین نوع کاروتن همان بتاکاروتن است که رنگ زرد ریشه هویج و میوه گوجه‌فرنگی را ایجاد می‌کند. این رنگدانه در بدن جانداران

به راحتی شکسته شده و تبدیل به ویتامین A می‌شود.

در گیاهان میزان زانتوفیل‌ها بیش‌تر از کاروتن است. آن‌ها نیز دارای چندین شکل ایزومری هستند و از زرد تا قهوه‌ای تغییر می‌کنند. فرمول عمومی آن‌ها $C_{40}H_{56}O_2$ است. عمومی‌ترین شکل زانتوفیل، رنگدانه لوتین LUTIN است. لوتین در برگ‌ها و در بسیاری از گل‌های زرد (آفتابگردان) دیده می‌شود. رنگ زرد موجود در ذرات نیز از زانتوفیل‌ها بوده و زی زایتین نامیده می‌شود.

لوتین = رنگ برگ گیاهان – گل زرد آفتابگردان

ذرت = گزانتوفیل (زی زایتین)

وجود نور برای تشکیل کاروتن ضروری نیست، بنابراین گیاهانی که در تاریکی رشد می‌کنند معمولاً به رنگ زرد دیده می‌شوند. گیاهان سبز اگر برای چندین روز در تاریکی نگاه‌داشته شوند کلروفیل آن‌ها تجزیه شده و کاروتن آن‌ها ظاهر می‌شود. زرد شدن برگ‌ها در پاییز شبیه به همین فرایند است. کاروتنوئیدها در طول موج بنفش و فرابنفش حداکثر جذب را انجام می‌دهند و در نور قرمز هیچ‌گونه جذبی ندارند. انرژی نورانی جذب شده توسط کاروتنوئیدها جهت استفاده برای فتوسنتز باید برای فرایند فتوسنتز به کلروفیل A منتقل شوند.

فیکوبیلین‌ها

شامل دو رنگدانه فیکواریترین (قرمز) و فیکوسیانین (آبی) بوده که در جلبک‌های قرمز و سبز – آبی دیده می‌شود. این رنگدانه‌ها با پروتئین ارتباط داشته و در اثر حرارت تجزیه می‌شوند. آن‌ها نقش فعالی در فرایند فتوسنتز دارا هستند. حداکثر جذب نور توسط رنگدانه فیکواریترین در نایه سبز و زرد صورت می‌گیرد. حداکثر جذب نور توسط فیکوسیانین‌ها در ناحیه زرد و نارنجی است. همانند سایر رنگدانه‌ها، انرژی نورانی جذب شده توسط این رنگدانه نیز برای انجام فرایند فتوسنتز باید به کلروفیل منتقل شود.

مکانیزم فرایند فتوسنتز

آنچه که از واکنش کلی فرایند فتوسنتز دریافت می‌شود این است که هیدروژن موجود در آب، از آن جدا شده و به گاز کربنیک اضافه می‌شود. به عبارت دیگر آب اکسید و گاز کربنیک احیا می‌شود. در این واکنش اکسیداسیون – احیاء، ترکیب کربنی احیا شده دارای مقادیر زیادی انرژی پتانسیل شیمیایی می‌شود به نحوی که قبل از واکنش هرگز حاوی آن مقدار انرژی شیمیایی نبوده است.

در واکنش فوق چون انرژی پتانسیل سمت راست معادله از انرژی پتانسیل سمت چپ بیش تر است بنابراین این انرژی باید از خارج وارد سیستم شده باشد. در فتوسنتز این انرژی از نور خورشید به دست می آید، به عبارت دیگر در شرایط تاریکی، فرایند فتوسنتز امکان پذیر نبوده و در نتیجه هیچ گونه انرژی اقبل حصول نخواهد بود. فتوسنتز انرژی خواه برای فتولیز آب حتماً به نور نیاز داریم.

واکنش های نوری و تاریکی

تا قبل از نیمه قرن بیستم، اطلاعات نسبتاً کاملی در مورد مکانیسم فتوسنتز در اختیار بود. در قرن نوزدهم و در اوایل قرن بیستم چندین نظریه در مورد توجیه تشکیل قند از گاز کربنیک و آب در واکنش فتوسنتز، مطرح گردید. در سال 1870 باید عنوان نمود که فرم آلدئید یک محصول بینابینی در فرایند فتوسنتز است. با پلی مرایز شدن فرم آلدئید در نهایت قند تشکیل می شود.

فتوسنتز در واقع واکنش دقیقی است که یک سلسله فعل و انفعالات شیمیایی با ترتیب مشخص در آن صورت می گیرد. هر مرحله از این سری واکنش ها تحت تأثیر آنزیم یا گروه های آنزیمی به خصوص بوده و آنها باعث می شوند تا فرایند در دمای معمولی انجام بگیرد. هم اکنون مشخص شده که برای تولید هیدرات های کربن از گاز کربنیک، حداقل دو نوع واکنش، یکی در شرایط نور و دیگری در شرایط نور یا تاریکی ضروری است. به واکنشی که ضرورتاً باید در نور انجام گیرد واکنش نوری و به واکنش دیگر، واکنش تاریکی می گویند. به واکنش نوری همچنین واکنش هیل و به واکنش تاریکی، واکنش بلاکمن نیز گفته می شود. هر کدام از این واکنش ها شامل یک سری فعل و انفعالات است که در نهایت کل فرایند فتوسنتز را به وجود می آورند. در واکنش نوری مواد حد واسط تشکیل شده و این مواد در واکنش تاریکی برای احیا گاز کربنیک به مولکول های آلی مصرف می شود.

خاستگاه اکسیژن آزاد شده در فرایند فتوسنتز

بر اساس معادله کلی فتوسنتز حجم اکسیژن آزاد شده با حجم گاز کربنیک مصرف شده برابر است. اما در حقیقت این بدان مفهوم نیست که خاستگاه اکسیژن، گاز کربنیک باشد. در سال 1930 دانشمندی به نام نیل ثابت کرد که فرایند فتوسنتز در بعضی از باکتری های بنفش رنگ در مجاورت نور و گاز کربنیک انجام می شود. این باکتری های فتوسنتزی به جای آب از هیدروژن سولفید هیدروژن H₂S استفاده می کنند.

نیل به این نتیجه رسید که سولفید هیدروژن در این باکتری ها شکسته شده و به هیدروژن و گوگرد تبدیل می شود.

هیدروژن در احیا گاز کربنیک مصرف و گوگرد باقی می‌ماند. از آنجایی که در این واکنش هیچ گونه اکسیژنی آزاد نمی‌شود بنابراین او نتیجه گرفت که خاستگاه اکسیژن در فرایند فتوسنتز گیاهان عالی آب است. در مورد باکتری‌های فتوسنتزی حرف S نماینده سولفور و در مورد گیاهان سبز حرف O نماینده اکسیژن است. در گیاهان عالی، ابتدا نور، آب H_2O را به یون‌های هیدروژن H^+ و هیدروکسیل OH^- تجزیه می‌کند. پس از آن یون هیدروژن با گاز کربنیک ترکیب شده و هیدرات کربن تولید می‌شود. در نهایت یون‌های هیدروکسیل با همدیگر ترکیب شده و آب و اکسیژن تشکیل می‌گردد.

نظریه نیل پس از چندی مورد تأیید هیل و سایر دانشمندان قرار گرفت. هیل در آزمایش خود نشان داد وقتی که به کلروپلاست‌های جدا شده در مجاورت یک عامل اکسیدکننده (احیاشونده) نور تابانده شود، اکسیژن آزاد می‌شود. اکسیژن آزاد شده در این آزمایش (آزمایش هیل) از مولکول آب منشاء می‌گیرد. این موضوع در سال 1941 توسط روبن با استفاده از ایزوتوپ سنگین اکسیژن O^{18} باز هم مورد تأیید قرار گرفت. اگر یک گیاه فتوسنتزی با آب ناشناختار شده یا با اکسیژن سنگین آبیاری شود، اکسیژن آزاد شده از نوع O^{18} خواهد بود و هیدرات کربن تولید شده فاقد O^{18} است. این کشف در واقع کلید فهم فرایند فتوسنتز را فراهم نمود.

وقتی به جلبک تک سلولی کلورلا در مجاورت یک عامل اکسیدکننده و بدون حضور گاز کربنیک نور تابانده شود، اکسیژن آزاد می‌گردد. همان طوری که در بالا بیان شد، خاستگاه اکسیژن آزاد شده مولکول آب است. بنابراین تولید اکسیژن در شرایط نور و بدون نیاز به احیای گاز کربنیک انجام می‌شود. در صورت وجود گاز کربنیک این گاز بدون نیاز به نور و تنها با استفاده از انرژی نورانی ذخیره شده به هیدرات کربن تبدیل می‌شود. این موضوع نشان می‌دهد که جذب نور و احیا گاز کربنیک دو پدیده فتوسنتزی جدا از هم هستند. نتیجه اینکه احیای گاز کربنیک به نور نیاز ندارد.

نیاز کوانتومی و واحد فتوسنتزی

نور خورشید حاوی اشعه‌های الکترومغناطیسی است و به صورت موج حرکت می‌کند. موج خود دارای طول موج و فرکانس است به فاصله بین دو نقطه از یک موج، طول موج گفته می‌شود (فرکانس نیز به تعداد موج‌هایی که در واحد زمان از هر نقطه عبور می‌نمایند اطلاق می‌شود) اگر طول موج افزایش یابد فرکانس کاهش پیدا می‌کند.

ماکس پلانک (1990) نظریه کوانتوم خود را بر این اساس بیان نمود که حرکت نور به صورت موج‌های مداوم نیست بلکه به صورت ذرات جدا از هم که فوتون نامیده می‌شود، صورت می‌گیرد.

انرژی هر فوتون نسبت مستقیم با فرکانس و نسبت غیرمستقیم با طول موج دارد. هر فوتون دارای مقدارم شخصی انرژی به نام کوانتوم است. میزان کوانتوم به صورت گرم کالری بر هر مول فوتون محاسبه می‌شود.

یک انیشتین از نور قرمز که توسط کلروفیل جذب می‌شود حاوی 40 کیلو کالری انرژی است (انیشتین، مقدار انرژی جذب شده توسط یک مول ماده یا یک مول کوانتا است) برای احیای یک مول از گاز کربنیک برای تشکیل هیدرات کربن، مقدار 118 کیلو کالری انرژی مورد نیاز است. بنابراین حداقل 3 فوتون نور برای تبدیل یک مول گاز کربنیک به هیدرات کربن مورد است. با این حال تبدیل انرژی نورانی به انرژی شیمیایی تنها با راندمان 30٪ صورت می‌گیرد. بنابراین در عمل برای احیای یک مول گاز کربنیک خود 10 فوتون مورد نیاز خواهد بود. مقدار انرژی نورانی که برای احیای یک مول گاز کربنیک مصرف می‌شو به نیاز کوانتومی یا راندمان کوانتومی فتوسنتز معروف است.

در جلبک کلورلا که یک مولکول کلروفیل آن در هر 8 دقیقه یک فوتون را جذب می‌نماید، برای جذب فوتون‌های مورد نیاز جهت احیای یک مول گاز کربنیک، بیش از یک ساعت وقت مورد نیاز است و این در حالی است که فرایند فتوسنتز در هر ثانیه در این جلبک اتفاق می‌افتد. پس برای یک مولکول کلروفیل این امکان وجود ندارد تا به طور مستقل فتوسنتز نماید.

در واقع 200 تا 500 مولکول کلروفیل با همدیگر در انجام عمل فتوسنتز دخالت دارند. انرژی جذب شده توسط مولکول کلروفیل به مولکول‌های دیگر منتقل می‌شود. این انرژی، مولکول به مولکول به جایی به نام مرکز واکنش منتقل شده و در مرکز واکنش یک شکل به‌خصوصی از کلروفیل A که P700 نام دارد، انرژی نورانی را در طول موج 700 نانومتر جذب می‌نماید. مولکول P700 به‌عنوان مرکز واکنش عمل نموده و تنها مولکولی است که قادر است انتقال الکترون را در زنجیر واکنش آغاز نماید. یک مولکول P700 با حدود 250 مولکول کلروفیل دیگر و 50 مولکول کاروتنوئید در ارتباط است. آن‌ها با همدیگر واحد فتوسنتزی را تشکیل می‌دهند. انتقال انرژی از یک رنگدانه به رنگدانه دیگر در داخل یک واحد فتوسنتزی انجام می‌گیرد و انرژی از یک واحد فتوسنتزی به واحد فتوسنتزی دیگر عبور نمی‌نماید.

ماهیت واکنش نوری

براساس واکنش هیل اگر کلروپلاست‌های جدا شده یک گیاه سبز در مجاورت نور و گاز کربنیک قرار داده شود، اکسیژن از آن خارج می‌شود ولی گاز کربنیک احیا نمی‌گردد. چنین وضعیتی نشان می‌دهد که فرآیند کامل فتوسنتز تنها در سلولهای زنده اتفاق می‌افتد در توجیه این موضوع هم بعضی از عوامل فتوسنتزی خارج از کلروپلاست مثل آنزیم‌ها

مدنظر قرار می‌گرفتند. این نظر تا سال 1953 همچنان مورد قبول دانشمندان بوده است.

در سال 1954 آرتون ثابت کرد که کلروپلاست‌های جدا شده از برگ‌های اسفناج می‌توانند در شرایط نور مرئی تمامی مراحل فرآیند فتوسنتز را انجام دهند و آب و گاز کربنیک را به هیدرات‌های کربن و اکسیژن تبدیل نمایند این بدان معنی است که تمامی آنزیم‌های ضروری برای انجام فتوسنتز در کلروپلاست وجود دارد به عبارت دیگر کلروپلاست یک واحد فتوسنتزی کالم بوده و می‌تواند در درون و خارج سلول بطور کامل عمل نماید.

کار آرنون در حقیقت دانش‌امروزی در رابطه با فتوسنتز را بنا نهاد. براساس نظر متخصصان علم فیزیولوژی گیاهی، واکنش نوری در تولید آدنوزین تری فسفات ATP و نیکوتیانامید دی نوکلئوتیدفسفات NADPH₂ نقش دارد. ماده پرنرژی ATP از افزوده شدن یک گروه فسفات معدنی به آدنوزین دی فسفات ADP تحت تأثیر فرآیندی که فسفوریلاسیون نامیده می‌شود بدست می‌آید. همانگونه که از نام ATP پیداست سه گروه فسفات در آن وجود دارد که بطور خطی یا بنیان مولکول جفت می‌شوند. در ATP انرژی اضافی در فسفات آخر ذخیره می‌شود یعنی همان جاییکه فسفر معدنی به ADP اضافه می‌شود. ارتباط بین سه ترکیب در رابطه زیر نشان داده شده است.

ماده NADPH₂ نیز علاوه بر داشتن انرژی، دارای قدرت احیا کنندگی بالایی نسبت به سایر مولکولها است و براحتی الکترونها را انتقال داده و خود بصورت NADP در می‌آید.

در مفهوم به جدا شدن یک الکترون از یک مولکول، اکسیداسیون و به اضافه شدن یک الکترون به مولکول، احیا گفته می‌شود. الکترونها دارای بار منفی هستند. آنها همواره به دور هسته اتم در حال چرخش هستند. وقتی که یک الکترون از یک مولکول به مولکول دیگر منتقل می‌شود، مولکولی که یک الکترون را از دست داده، اکسیده شده و مولکولی که الکترون را دریافت می‌کند، احیا می‌شود. چون مولکوله⁹ ذرات پرنرژی هستند انتقال آنها نیز با انتقال انرژی از یک مولکول به مولکول دیگر همراه است. ماده‌ای که الکترون را براحتی دریافت می‌کند، اسید کننده (احیا شونده) نامیده می‌شود. اکسیژن یکی از اکسید کننده‌های مهم است.

در اغلب موارد یک الکترون همراه با یک پروتون انتقال می‌یابد، به عبارت دیگر، الکترون با اتم هیدروژن منتقل می‌شود. در این صورت به جدا شدن الکترون، اکسیداسیون و به اضافه شدن الکترون احیا گفته می‌شود. بنابراین NADP پس از احیا به NADPH₂ و گاز کربنیک پس از احیا به هیدرات کربن تبدیل می‌گردد. در نتیجه عمل احیاء انرژی در NADPH₂ و هیدرات کربن، ذخیره می‌شود.

در واکنش نوری فرآیند فتوسنتز، انرژی نورانی توسط کلروفیل گرفته شده و در مولکولهای پرنرژی ATP و NADPH₂

ذخیره می‌شود. پس از آن ATP و NADPH₂ و انرژی مورد نیاز برای احیای گاز کربنیک به هیدرات کربن را در شرایط تاریکی فراهم می‌آورد. در حال حاضر تولید ATP و NADPH₂ در درون کلروپلاست‌ها به اثبات رسیده است وقتی کلروپلاست حاوی مقادیر کافی ADP فسفات معدنی و NADP باشد بدون حضور گاز کربنیک و تنها در حضور نور مولکولهای ATP و NADPH₂ و اکسیژن تولید می‌شود. بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که نقش اولیه واکنش نوری، تبیل انرژی نورانی به انرژی شیمیایی است.

اگر عصاره سلولی در خارج از سیستم زنده سلولی تهیه گردد و کلروفیل و کلروپلاست آن حذف شود سپس آنزیم‌های ضروری فتوسنتز به آن اضافه شود، در چنین وضعیتی اگر عصاره حاوی ATP، NADPH₂، CO₂ باشد، تولید هیدرات‌های کربن همانند سلولهای زنده برگ سبز انجام می‌شود. در شرایط فوق اگر فقط ADP و فسفات معدنی وجود داشته باشد NADP و CO₂ وجود نداشته باشد در این صورت تنها ATP تولید شده و هیچ اکسیژنی آزاد نمی‌شود. از آزمایش بالا دو نکته مهم از فرآیند فتوسنتز قابل قههه است.

- تشکیل ATP و NADPH₂ در کلروپلاست‌های تابش داده شده مستقل از یکدیگر است. به عبارت دیگر می‌توان تشکیل این دو را کاملاً از هم جدا نمود. مستقل از هم (چرخه‌ای و غیر چرخه‌ای)
- تولید اکسیژن با تولید NADPH₂ ارتباط دارد. به عبارت دیگر در شرایطی که فقط ATP تولید شود هیچ اکسیژنی آزاد نمی‌شود.

بنابراین در واکنش نوری فتوسنتز، دو مرحله وجود دارد، در یک مرحله فقط ATP تولید می‌شود و در مرحله دیگر NADPH₂ تولید شده و اکسیژن آزاد می‌گردد. لازم به ذکر است که نقش نور در فرآیند فتوسنتز فقط به تولید ATP و NADPH₂ مربوط بوده و اکسیژن یک تولید فرعی است تولید ATP به کمک انرژی نورانی به فسفوریلاسیون فتوسنتزی با فتوفسوریلاسیون معروف است.

فتوفسوریلاسیون چرخه‌ای

وقتی به کلروفیل نور تابانده شود. مولکولهای کلروفیل فوتون‌ها را جذب و به صورت کلروفیل فعال یا تحریک شده در می‌آید. در این وضعیت مولکول کلروفیل بیشتر از وضعیت قبلی خود دارای انرژی است. انرژی (کوآنتا) دریافت شده، موجب می‌شود تا یکی از الکترونهای مولکول کلروفیل دورتر از مدار قبلی و در سطح انرژی بالاتری قرار گیرد. این الکترون بعداً از مولکول کلروفیل جدا شده و مولکول دارای بار مثبت می‌شود. الکترون جدا شده توسط عواملی دریافت

کننده الکترون همانند ویتامین K با فرود وکسین (پروتئین آهن دار) گرفته می شود. از اینجا الکترون از میان زنجیره، سیتوکروم عبور و سرانجام به همان مولکول کلروفیل بر می گردد. با پیوستن الکترون به مولکول کلروفیل، بار مثبت خنثی شده و بار دیگر کلروفیل برای جذب نور آماده می شود. در طی مسیر گردش، انرژی اضافی الکترون در مولکولهای پرانرژی ATP ذخیره می شود. در نتیجه این عمل انرژی نورانی به انرژی شیمیایی تبدیل می گردد. چون الکترون در این سیستم به صورت چرخه ای از یک مولکول کلروفیل جدا شده و مجدداً پس از تشکیل ATP به همان مولکول بر می گردد به همین دلیل به آن فتوفسفوریلاسیون چرخه ای می گویند.

فتوفسفوریلاسیون غیر چرخه ای

در اثر تابش نور به اندامهای فتوسنتزی (گیاهان سبز و بسیاری از باکتریها) علاوه بر ATP ماده $NADPH_2$ نیز تولید می شود و در نتیجه هیدروژن مورد نیاز برای احیای CO_2 در شرایط تاریکی فراهم می گردد (کلروپلاست گیاهان عالی در مجاورت نور و در صورت وجود NADP کلر (بدون ویتامین) مولکول $NADPH_2$ را تولید می کنند و این عمل با آزاد شدن اکسیژن همراه بوده و گاهی هم به میزان کمی ATP تولید می شود. آرنون مکانیسم دیگری را برای توضیح آزاد شدن اکسیژن و تولید $NADPH_2$ پیشنهاد نمود. براساس نظر او دو الکترون پرانرژی از مولکول تحریک شده کلروفیل توسط NADP جذب و آن را به $NADPH_2$ احیا می نماید.

سیستم های فتوسنتزی

پژوهشهای انجام شده بعدی نظرات آرنون را اصلاح نمود. امروزه شواهد کافی در مورد وجود دو واکنش فتوشیمیایی جدا از همدیگر در دسترس قرار دارد. در این رابطه برای اولین بار فردی به نام بلینک گزارش نمود که انتقال سلولهای فتوسنتزی از طول موج بلندتر در محدود نور قرمز 700 نانومتر به طول موج کوتاه تر 670 نانومتر تا اندازه ای باعث افزایش سرعت فتوسنتز می شود. این وضعیت به نام اثر بلینک معروف است. پس از آن امرسون گزارش نمود که در انتقال سلولهای فتوسنتزی از طول موج کوتاه تر 650 نانومتر به طول بلندتر 680 نانومتر فتوسنتز کاهش می یابد او مشاهده کرد وقتی که گیاه بطور همزمان در طول موجهای بلند و کوتاه قرار بگیرد، سرعت فتوسنتز بیشتر از زمانی است که فتوسنتز بصورت جداگانه در هریک از طول موجهای فوق انجام می شود. اگر سرعت فتوسنتز در نور قرمز برابر X و سرعت آن در نوری با طول موج کوتاه تر برابر Y و سرعت فتوسنتز در نور کوتاه و بلند برابر Z باشد، مقدار Z همواره بیشتر از مقدار X+Y خواهد بود.

این وضعیت به نام اثر امرسون معروف است. این موضوع دلالت بر این دارد که فتوسنتز در دو سیستم نوری بلند و کوتاه انجام می‌شود شواهد لازم در مورد وجود دو سیستم نوری از مطالعه بر روی اثرات بازدارندگی علف‌کش DCMU بر روی فتوسنتز جلبگها نیز بدست آمده است. در صورت کاربرد DCMU هیچ‌گونه اکسیژنی تولید نشده اما تثبیت CO₂ همانند آنچه که در فتوسنتز معمولی اتفاق می‌افتد، انجام می‌شود. علاوه بر این DCMU هیچ‌گونه اثر بازدارندگی بر روی فرآیند فتوسنتز باکتریهای فتوسنتز کننده (این باکتریها هیچگونه اکسیژنی را در طی فرآیند فتوسنتز آزاد نمی‌کنند) ندارند. نتیجه اینکه فقط بر روی یکی از واکنشهای نوری اثر می‌گذارند یعنی واکنشی را که در آن اکسیژن آزاد می‌شود، تحت تأثیر قرار می‌گیرد.

آزمایشات نشان می‌دهد که کلروفیل در نور قرمز دارای طول موج بلند و کلروفیل B در نور قرمز دارای طول موج کوتاه‌تر نور بیش‌تری را جذب می‌کنند. همانطوریکه بیان گردید در صورت استفاده همزمان از هر دو طول موج، سرعت فتوسنتز افزایش می‌یابد. انواع متعددی از کلروفیل A وجود دارد که می‌تواند نور را در طول موجهای 683.673 و 700 جذب نماید.

با توجه به مشاهدات فوق، واکنش نوری فتوسنتز شامل دو سیستم نوری (فتوسیستم) مجزا به نام فتوسیستم I و فتوسیستم II است. فتوسیستم I در برگیرنده نور قرمز و قرمز دور بوده و کلروفیل 683 و P 700 (A 700) در آن نقش عمده‌ای را دارا هستند. همانطوریکه گفته شد هر واحد فتوسنتزی حاوی 300 تا 500 کلروفیل است. کوانتوم نوری جذب شده توسط رنگدانه‌ها مولکول به مولکول حرکت نموده و سرانجام به مولکول منفرد P 700 (مرکز واکنش) می‌رسد. مولکول P 700 انرژی را گرفته و یک الکترون را بیرون می‌دهد. فتوسنتز نوری II یک سیستم نوری با طول موج کوتاه است. این فتوسیستم شامل کلروفیل A 673 در مرکز واکنش است. بنابراین رنگدانه‌های فتوسنتزی عمل جمع انرژی و انتقال آن به مرکز واکنش را بعهده دارند.

کوانتوم نوری گرفته شده توسط رنگدانه فتوسیستم I موجب تهیج مولکول P 700 می‌شود. مولکول تهیج شده یک الکترون از خود خارج نموده و اکسیده می‌شود. این الکترون به فرودوکسین FD موجود در کلروپلاست سلول منتقل می‌شود. بنابراین در این سیستم اولی گیرنده فرودوکسین (یک گروه پروتئینی آهن‌دار) است. پس از آن فرودوکسین احیا و P 700 اکسید می‌شود. در اینجا فرودوکسین بعنوان یک احیا کننده وارد عمل می‌شود و توسط آنزیمی به نام فرودوکسین ردکتاز NADP، دو الکترون از دو مولکول آن جدا و به NAD² منتقل شده و آن را به NADPH₂ احیا و خود اکسید می‌شود. احیا NADP به NADPH₂ به نور نیاز ندارد، بنابراین دو واکنش نوری، تنها تا مرحله جذب الکترون

توسط FD نور مورد نیاز است. برای احیا NADP دو یون H^+ (پروتون) مورد نیاز است که از یونیزاسیون آب بدست می‌آید.

یونهای OH^- آب، الکترونهاى خود را به فتوسیستم II یعنی جاییکه توسط نور قرمز با طول موج کوتاه‌تر تهیج می‌شوند، منتقل می‌کنند. این انتقال الکترون نیاز به یونهای MN^{++} و CL^- دارد. در این فرآیند یونهای OH^- بار دیگر باهم ترکیب شده و مولکول آب و اکسیژن را بوجود می‌آورند. یونهای H^+ برای احیا NADP در فتوسیستم I مورد استفاده قرار می‌گیرد.

الکترون جدا شده از فتوسیستم II توسط یک پلاستوکینون PQ دریافت می‌شود. این الکترون به سیتوکروم $CYT\ B_6$ و B_6 و سیتوکروم F_3 منتقل می‌شود. در این منطقه مقداری از انرژی الکترون در مولکول ATP ذخیره می‌شود. پس از آن الکترون از طریق پلاستوسیانین PC به مولکول $P\ 700$ منتقل می‌شود. مولکول $P\ 700$ که قبلاً به دلیل از دست دادن الکترون اکسیده شده بود، الکترون رسیده را دریافت و به حالت اولیه برمی‌گردد. الکترون دریافت شده همان الکترونی نیست که قبلاً رها شده بود بلکه الکترونی است که از یونیزاسیون آن بدست آمده و از طریق سیتوکرومها و پلاستوسیانین به $P\ 700$ رسیده است. به همین دلیل به این فرآیند فتوفسفوریلاسیون غیر چرخه‌ای می‌گویند.

واکنش نوری در برگیرنده دو فتوسیستم I و II بوده و طول موجهای بلند و کوتاه قرمز در آن مورد استفاده قرار می‌گیرد. فتوسیستم I در ارتباط با تولید $NADPH_2$ و فتوسیستم II در رابطه با تولید اکسیژن و ATP است چک شود.

به نظر فتوسیستم I و II پشت سرهم اتفاق می‌افتند. وقتی که سلولهای فتوسنتزی در معرض نور قرمز یا طول موج بلندتر از 680 نانومتر قرار گیرند. فقط فتوسیستم I فعال می‌شود و فتوسیستم II فعالیتی نخواهد داشت (در چنین وضعیتی اکسیژن آزاد نشده و ارسال الکترون به $P\ 700$ نیز متوقف شده و H^+ برای احیا NADP تأمین نمی‌گردد و در نتیجه احیا CO_2 به تأخیر می‌افتد. در طول موج بالا انرژی خورشیدی توسط رنگدانه $P\ 700$ گرفته شده و یک الکترون از مولکول تحریک شده این رنگدانه خارج می‌شود.

همانگونه که گفته شد، الکترون توسط FD جذب و از آن به سیتوکروم B_6 و در نهایت از طریق پلاستوسیانین به مولکول $P\ 700$ می‌رسد و چرخه کامل می‌شود. در اینجا دو ناحیه یکی بین FD و $CYT\ B_6$ و دیگری بین $CYT\ B_6$ و $CYT\ B_6$ و $CYT\ B_6$ برای فسفوریلاسیون ADP و تشکیل ATP وجود دارد. براساس یک نظریه دیگر، ابتدا الکترون از FD به PQ منتقل و از آنجا به B_6 می‌رسد. الکترونی که قبلاً از مولکول $P\ 700$ جدا شده بود در نهایت به همان مولکول می‌رسد که به این چرخش الکترون، فتوفسفوریلاسیون چرخه‌ای می‌گویند. در این فرآیند تنها مولکول ATP تشکیل می‌شود.

اگر پس از یک دوره تابش نور قرمز با طول موج بلند، نور قرمز با طول موج کوتاه‌تر نیز به گیاه تابانده شود، فتوسنتز II نیز فعال شده و فرآیند غیرچرخه‌ای شروع و در طی آن $NADPH_2$ تولید می‌شود. این ماده برای احیا CO_2 مصرف می‌شود. احیا CO_2 نیاز به انرژی دارد که این انرژی از ATP تولید شده در فتوفسفومریلاسیون چرخه‌ای و $NADPH_2$ تأمین می‌شود. بنابراین در واکنش نوری فتوسنتز O_2 آزاد و ATP و $NADPH_2$ تولید می‌شود. این دو ماده اخیر در احیا CO_2 در واکنش تاریکی فتوسنتز مورد استفاده قرار می‌گیرند.

در طی واکنش تاریکی فتوسنتز، انرژی ذخیره شده در ATP و $NADPH_2$ به مولکولهای مواد آلی منتقل شده و به صورت انرژی شیمیایی در آنها ذخیره می‌شود.

سلولهای فتوسنتزی گیاهان سبز با باکتریهای فتوسنتز کننده، تنها عواملی هستند که تبدیل انرژی نورانی به انرژی شیمیایی را بعهده دارند. وقتی انرژی نورانی به انرژی شیمیایی تبدیل شد این انرژی نه تنها برای تشکیل کربوهیدرات، بلکه برای سایر فرآیندها همانند ساخت پروتئین، تثبیت نیتروژن و با انتقال مواد در جهت خلاف شیب غلظت مورد استفاده قرار می‌گیرد.

ماهیت واکنش تاریکی در فتوسنتز

دومین مرحله در فرآیند فتوسنتز، احیا CO_2 بوده که نیاز به نور ندارد، به همین دلیل به این مرحله، واکنش تاریکی فتوسنتز می‌گویند. احیاء CO_2 در یک مرحله صورت نمی‌گیرد بلکه خود شامل چندین مرحله کوچک‌تر است. تولید یک مرحله، بعنوان پیش ماده مرحله دیگر مورد استفاده قرار می‌گیرد تا اینکه واکنش بطور کامل انجام شود.

دانش بشر در مورد تربیت واکنش‌های احیا CO_2 و تشکیل مواد بینابینی به کارهای کالوین، بنسون و همکارانش بر می‌گردد. عامل اصلی در شناسایی مواد بینابینی و ردیابی مسیر فتوسنتزی کربن، کاربرد کربن رادیو اکتیو است. آنها در پژوهش خود از جلبک کلورلا استفاده نمودند. اسید کربنیک نشان دار شده بصورت بیکربنات سدیم $NaHCO_3$ در اختیار جلبک قرار داده شد. فتوسنتز جلبک در این حالت از 1 ثانیه تا بیش از 30 دقیقه مورد مطالعه قرار گرفت و پس از آن با الکل، جلبک از بین برده شد. مواد رادیواکتیو محلول از درون جلبک مرده استخراج و مورد تجزیه قرار گرفت.

وقتی که جلبک به مدت 30 دقیقه و یا بیشتر از آن فتوسنتز انجام داده بود، حدود 97٪ کربن بصورت ترکیبات آلی مختلف در درون جلبک شناسایی گردید که مهمترین آنها قندهای شش کربنه و مشتقات آنها (سوکروز و نشاسته) و اسیدهای آمینه بویژه آلانین و اسید اسپارتیک بودند. وقتی که طول زمان فتوسنتز به کمتر از 30 ثانیه رسید وجود CH

در تعدادی از ترکیبات فسفری همانند اسید فسفوجلایسریک PGA تریوزفسفات‌ها، فروکتوز 1-6 فسفات، فروکتوز و گلوکز فسفات، قندهای پنج و هفت کربنه، ریبوز فسفات، ریبولوز 5-فسفات و ریبولوز 1-5 فسفات مشخص گردید. بیشترین کربن C14 در اسید فسفوجلایسریک متمرکز بوده است وقتی که طول دوره فتوسنتز به 2 تا 2 ثانیه کاهش داده شد، حدود 90٪ از C14 در PGA متمرکز گردید. این آزمایش نشان داد که اولین ترکیب بینابینی در تثبیت CO₂ ماده PGA است.

مراحل مختلف واکنش‌های مرحله تاریکی در شکل نشان داده شده است. بعد از یک تابش بسیار کوتاه بیشتر C14 در PGA شناسایی گردید. بنسوز نشان داد که RuBP یکی از ترکیباتی است که حاوی C14 بوده است و نتیجه گرفت که ابتدا CO₂ با RuBP ترکیب شده و تشکیل یک ترکیب شیمیایی ناپایدار می‌نماید که این ترکیب بلافاصله به دو مولکول PGA تبدیل می‌شود.

جذب CO₂ توسط RuBP کربوکسیلاز صورت می‌گیرد. نظر بنسوز توسط پیتر ماسینی () مورد تأیید قرار گرفت و بعد از مدت کوتاهی نور را قطع کرد و در نتیجه PGA تجمع و RuBP بطور کامل محو گردید نتیجه منطقی این آزمایش این بود که تولید ATP و NADPH₂ برای احیا PGA به تریوزفسفات نیاز دارد. از بین رفتن RuBP بدلیل مصرف کامل آن در جهت تولید PGA از طریق جذب CO₂ بوده است. در آزمایشی که توسط ویلسون () انجام گرفت نور قطع نشد ولی CO₂ حذف شد. زمانیکه CO₂ وجود نداشت تبدیل RuBP به PGA انجام نگرفت و تجمع RuBP بوجود آمد و PGA حذف گردید. این موضوع نشان می‌دهد که RuBP در واقع دریافت کننده CO₂ برای تولید PGA است.

اسیدفسفوجلایسریک ابتدا به فسفوجلایسرآلدئید PGAL تبدیل می‌شود. در این تبدیل ATP و NADPH₂ مصرف و انرژی آنها در فسفوجلایسرآلدئید ذخیره می‌شود.

یک قسمت از PGAL به ایزومر خوددی هیدروکسی استون فسفات تبدیل می‌شود. هر دو مولکول از PGAL تحت تأثیر آنزیم آلدولاز یک مولکول فروکتوز 1-6 دی فسفات را تولید می‌کند. این ترکیب 6 کربنه به کمک آنزیم فسفاتاز به فروکتوز 6- فسفات تبدیل می‌گردد. فروکتوز 6- فسفات سپس قند 6 کربنه و از این قند سوکروز و نشاسته بوجود می‌آید. واکنش تاریکی از افزوده شدن یک مولکول CO₂ به یک مولکول RuBP (یا 6 مولکول از هر کدام) به منظور تشکیل دو مولکول PGA آغاز می‌شود. پس از انجام شدن یک سری واکنش‌های متوالی، در نهایت از هر 6 مولکول CO₂ جذب شده، یک مولکول قند تشکیل می‌شود. به عبارت دیگر چرخه کالوین از RuBP شروع شده و به RuBP ختم می‌شود. در این چرخه 6 مولکول CO₂ 18 مولکول ATP و 12 مولکول NADPH₂ مصرف می‌شود.

چرخه هاچ - اسلاک C4

در چرخه کالوین اولین ماده پایداری که پس از جذب CO₂ تولید می‌شود، یک ترکیب 3 کربنی به نام PGA است و به همین دلیل به این چرخه اصطلاحاً چرخه C3 گفته می‌شود. در سال 1965 مطالعات انجام شده بر روی گیاه نیشکر نشان داد که در صورت استفاده از 14CO₂ (نشاندار شده با کربن 14) تقریباً 80٪ کربن نشاندار به اسید مالیک و اسید اسپارتیک که دارای 4 اتم کربن هستند، تبدیل می‌شود و تنها 10٪ به PGA بدل می‌گردد. در سال 1967 این موضوع توسط هاچ و سلاک (مورد بررسی قرار گرفت و مشخص شد که اسید مالیک زودتر از PGA بدست می‌آید، به عبارت دیگر در این چرخه الوین محصول فتوسنتزی اسید مالیک است. براساس چرخه هاچ-اسلاک، CO₂ ابتدا توسط یک ماده 3 کربنی به نام اسید فسفوانول پیروویک PEP جذب و ماده ناپایدار اسید اگزوالواستیک تشکیل می‌شود. این ماده به سرعت احیا شده و تبدیل به اسید مالیک می‌گردد.

نکته قابل توجه این است که ماده گیرنده CO₂ در چرخه هاچ-اسلاک PEP و در چرخه کالوین RuBP است. لازم به یادآوری است که از نقطه نظر فتوسنتز، گیاهان به دو گروه گیاهان C3 (دارای چرخه کالوین) و گیاهان C4 (دارای چرخه هاچ-اسلاک) تقسیم می‌شوند. اختلاف موجود بین گیاهان C3 و C4 به صورت زیر است:

گیاهان C4	گیاهان C3	موارد
نیشکر، ذرت، و سورگم کنوپودوم، سلمه تره، تاج خروس	اکثر غلات، دانه‌های روغنی، درختان مناطق معتدله و گرمسیری	1- نمونه‌های گیاهی
بصورت چرخه هاچ-اسلاک	چرخه کالوین	2- نحوه تثبیت CO ₂ در فتوسنتز
PEP	RuBP	3- گیرنده CO ₂
اسید مالیک	اسید فسفوگلیسرک	4- اولین محصول پایدار
PEP کربوکسیلاز	RuBP کربوکسیلاز	5- مهمترین آنزیم
وجود دارد و حاوی کلروپلاستهای بزرگ است (نشاسته بزرگ است)	وجود ندارد یا توسعه نیافته است.	6- غلاف آوندی
0 تا 10 میلی گرم در لیتر	50 تا 100 میلی گرم در لیتر	7- نقطه جبران CO ₂
نور کامل خورشید	1000 تا 4000 فوت کندل	8- نقطه اشباع نور
در برابر گیاهان C3	پایین	9- فتوسنتز در نور کامل
30 تا 35 درجه سانتیگراد دمای فتوسنتز C4 بالاتر از C3 است	10 تا 25 درجه سانتیگراد	10- دمای مناسب فتوسنتز
O ₂ مانع فتوسنتز نیست	O ₂ 21٪ مانع فتوسنتز	11- اثر اکسیژن روی فتوسنتز
وجود ندارد	وجود دارد	12- تنفس نوری

در گیاهان C4 همانند ذرت، دستجات آوندی در برگ بوسیله یک لایه ضخیم از سلولهای بارنشیمی پوشیده شده است. این لایه را غلاف آوندی گویند. در این گیاهان غلاف آوندی بطور کامل توسعه پیدا نموده و حاوی کلروپلاستهای بزرگ

است و حال آنکه کلروپلاستها در سلولهای مزوفیل اطراف از نظر اندازه کوچک هستند. این خصوصیات ساختاری در گیاهان C4 به آناتومی کرانز معروف است.

محصول فتوسنتزی در سلولهای مزوفیل باید قبل از ورود به دستجات آوندی از سلولهای غلاف آوندی عبور نمایند. در گیاهان C3 غلاف آوندی ممکن است وجود نداشته باشد و یا بسیار ابتدایی و فاقد کلروپلاست باشد.

در گیاهان C3 حداکثر فتوسنتز در میزان پایینی از غلظت O₂ یعنی حدود 2٪ انجام می‌گیرد و در غلظت‌های بالاتر فتوسنتز کاهش می‌یابد، (به اثر بازدارندگی غلظت اکسیژن در فراین فتوسنتز اثر واربرگ گویند).

برای تولید یک واحد وزن خشک، گیاهان C4 نسبت به C3 آب کمتری نیاز دارند، به همین لحاظ گیاهان C4 در دمای بالاتر، خشکی و شدت نور بالا پایداری بهتری از خود نشان می‌دهند.

در گیاهان C4 کلروپلاستهای غلاف آوندی حاوی آنزیم RuBP کربوکسیلاز هستند. به عبارت دیگر کلروپلاست سلولهای مزوفیل حاوی آنزیم PEP کربوکسیلاز هستند وجود آنزیمهای مختلف در سلولهای مزوفیل و سلولهای غلاف آوندی نشان دهنده این موضوع است که کلروپلاستهای آنها نقش متفاوتی را در فتوسنتز بازی می‌کنند. تثبیت CO₂ ابتدا در کلروپلاست سلولهای مزوفیل صورت می‌گیرد در نهایت به اسید مالیک ختم می‌شود. اسید مالیک (در بعضی گیاهان اسید اسپارتیک) به کلروپلاست سلولهای آوندی منتقل می‌شود. در آنجا اسید مالیک دکربوکسینله شده و تولید CO₂، NADPH₂ و اسید پیروویک را می‌نامد. پس از آن CO₂ و NADPH₂ در کلروپلاستهای سلول غلاف آوندی وارد چرخه کالوین می‌شوند و قند و نشاسته را تولید می‌کنند، اسید پیروویک بار دیگر به سلولهای مزوفیل بازگشت می‌نماید و پس از فسفوریله شدن، PEP تولید می‌کند و که این ماده در واقع گیرنده CO₂ هوا است.

لازم به یادآوری است که گیاهان C4 دارای هر دو چرخه فتوسنتزی در تثبیت CO₂ هستند ولی دو فرآیند در دو قسمت مختلف در برگ انجام می‌شود. بخشی که مربوط به مکانیسم C4 است در سلولهای مزوفیل و بخش مربوط به مکانیسم C3 در سلولهای غلاف آوندی انجام می‌گیرد.

اهمیت چرخه فتوسنتزی هاچ-اسلاک در واقع به راندمان بالای مکانیسم تثبیت CO₂ مربوط می‌شود. این مسئله به دلیل قدرت بالای PEP کربوکسیلاز در جذب CO₂ در مقایسه با RuBP کربوکسیلاز است. علاوه بر این گیاهان C4 در مقایسه با گیاهان دارای چرخه کالوین، تنفس نوری و یا تنفس نوری فوق‌العاده ناچیزی دارند.

تنفس نوری

واکنش‌های فتوسنتز و تنفس در جهت عکس یکدیگر عمل می‌کنند در فرایند فتوسنتز مواد خشک تجمع می‌یابد و در فرآیند تنفس، وزن خشک گیاه کاهش می‌یابد. در فرآیند فتوسنتز CO_2 جذب شده و O_2 آزاد می‌شود و فرآیند تنفس تبادل گازی در جهت عکس صورت می‌گیرد. اندازه‌گیری سرعت (میزان) فتوسنتز از طریق میزان CO_2 مصرف شده به میزان O_2 آزاد شده چندان دقیق نیست. این اندازه‌گیری تنها فتوسنتز ظاهری را نشان می‌دهد و میزان واقعی فتوسنتز سلول را بیان نمی‌کند (زیرا سلولهای فتوسنتزی، همزمان فرآیند تنفس را هم انجام می‌دهند).

برای اندازه‌گیری میزان فتوسنتز ظاهری، ابتدا برگها را در شرایط نور قرار می‌دهند و میزان CO_2 جذب شده در واحد زمان در واحد سطح برگ را محاسبه می‌کنند. سپس گیاه را در شرایط تاریکی قرار داده و مقدار CO_2 آزاد شده از همان سطح برگ در همان مدت تعیین می‌شود. در نهایت میزان فتوسنتز واقعی یا خالص را تخمین می‌زنند. نکته قابل توجه در این روش اندازه‌گیری این است که میزان تنفس گیاه در تاریکی را با میزان تنفس گیاه در نور برابر فرض می‌نمایند. این فرض فقط در مورد معدودی از گیاهان مثل نیشکر و ذرت صادق است در این گیاهان سرعت (میزان) فتوسنتز در نور و تاریکی برابر است، اما در بسیاری از گیاهان سرعت (میزان) تنفس در نور بیشتر از تاریکی است. این به آن مفهوم است که نور تنفس سلولهای کلروفیل دار در برگ را تحریک می‌کند. به این نوع تنفس اصطلاحاً تنفس نوری می‌گویند. بطور کلی دو نوع تنفس شناخته شده است. تنفسی که در تمامی سلولهای زنده صورت می‌گیرد و تحت تأثیر نور قرار ندارد (تنفس تاریکی) و تنفسی که تحت تأثیر نور قرار دارد (تنفس نوری) در سلولهای کلروفیل دار.

در تنفس تاریکی از سوختن گلوکز، ترکیباتی چون آب، CO_2 و مولکولهای پرنرژی ATP تولید می‌شود. در تنفس نوری از سوختن گلوکز، ترکیب دو کربنی اسید گلیکولیک تولید می‌شود. در تنفس نوری، انرژی به صورت ATP در نمی‌آید بلکه به صورت حرارت از گیاه خارج می‌شود. در نتیجه میزان انرژی و در نهایت تولید گیاه پایین می‌آید. اختلاف بین تنفس نوری و تاریکی بصورت زیر است:

تنفس تاریکی	تنفس نوری
1- در همه سلولهای زنده رخ می‌دهد	فقط در سلولهای کلروفیل دار رخ می‌دهد حاوی آنزیم
2- فرآیند در سیتوپلاسم و میتوکندری رخ می‌دهد	فرآیند در کلروپلاست، پروکسی زوم و میتوکندری رخ می‌دهد
3- هیدراتهای کربن، چربی و پروتئین بعنوان پیش ماده هستند	اسید گلیکولیک بعنوان پیش ماده است
4- انرژی بصورت مولکولهای ATP در می‌آید	انرژی به صورت گرما خارج می‌شود
5- مستقل از نور بوده و در تاریکی رخ می‌دهد	به نور وابسته بوده و تنها در نور رخ می‌دهد
6- با افزایش غلظت O_2 بیشتر از 2٪ افزایش نمی‌یابد	با افزایش غلظت O_2 تا 21٪ همچنان افزایش می‌یابد

مکانیسم تنفس نوری

در گیاهان C3 نزدیک به 3 تا 40 درصد CO₂ تثبیت شده در فرآیند فتوسنتز در اثر تنفس نوری مجدداً به CO₂ تبدیل می‌شود. در این گیاهان زمانیکه برگها در معرض نور قرار می‌گیرند نسبت قابل توجهی اسید گلیکولیک تولید می‌شود. در گیاهان C4 تولید اسید گلیکولیک فوق‌العاده اندک است. تولید اسید گلیکولیک در C3 به عوامل متعددی بستگی دارد. در این فرآیند وجود نور ضروری بوده و پیش ماده هم از چرخه کالوین تأمین می‌شود. همچنین زمانیکه غلظت CO₂ هوا را (0/03%) افزایش یابد از میزان تنفس نوری بطور قابل ملاحظه‌ای کاسته می‌شود به عبارت دیگر در این فرآیند اثر غلظت CO₂ و غلظت O₂ با هم نسبت عکس دارند. زمانی که از میزان غلظت اکسیژن در اتمسفر هوا کاسته می‌شود. تولید اسید گلیکولیک نیز کم می‌شود. بنابراین غلظت این دو گاز در میزان تولید اسید گلیکولیک مؤثر است. همانطوریکه گفته شد در خلال چرخه کالوین و تحت تأثیر آنزیم RuBP کربوکسیلاز دو مولکول PGA تشکیل می‌شود. این آنزیم نقش دوگانه دارد زمانی که در چرخه کالوین CO₂ به اندازه کافی موجود باشد، ریبولوز 1-5 دی‌فسفات تحت تأثیر آنزیم RuBP کربوکسیلاز دو مولکول PGA تولید می‌کند. زمانیکه O₂ کافی موجود باشد. آنزیم فوق ماده ریبولوز 1-5 دی‌فسفات را اکسیداز نموده و تبدیل به 1 مولکول اسید فسفوگلیکولیک و 1 مولکول PGA می‌نماید که در نهایت اسید فسفوگلیکولیک به اسید گلیکولیک تبدیل می‌شود. بنابراین به ازای از دست رفتن یک مولکول PGA یک مولکول اسید گلیکولیک تولید و در نتیجه راندمان تولید در چرخه کالوین به شدت کاهش می‌یابد.

تمامی واکنش‌های بالا در کلروپلاست رخ می‌دهد. پس از تشکیل اسید گلیکولیک این اسید به اندامک دیگری به نام پروکسی زوم وارد می‌شود. این اندامک در نزدیک کلروپلاست قرار دارد. پروکسی زوم به تعداد زیادی در سلولهای مزوفیل گیاهان که دارای تنفس نوری هستند، وجود دارند ولی معمولاً گیاهان C4 فاقد این اندامک هستند. در پروکسی زومها اسید گلیکولیک اکسیده شده و به اسید گلی اکسالیک تبدیل می‌شود. اسید گلی اکسالیک سپس به اسید آمینه گلابین تبدیل می‌گردد.

گلابین به میتوکندریها منتقل شده و در آنجا دو مولکول آن باهم ترکیب و در اثر آن یک مولکول سرین (3 کربنه) و یک مولکول CO₂ تولید می‌شود. بعد از یک سلسله واکنش، سرانجام سرین به هیدراتهای کربن کم اهمیت تبدیل می‌شود. نتیجه اینکه در تنفس نوری از محصول فتوسنتزی کاسته شده و انرژی هدر می‌رود.

همانطوریکه گفته شد، مزوفیل گیاهان C4 اسید گلیکولیک تولید نمی‌نمایند. در این سلولها آنزیم ضروری RuBP کربوکسیلاز این فرآیند وجود ندارد. اگرچه در گیاهان C4 این آنزیم در سلولهای غلاف آوندی وجود دارد اما با این وجود

RUBP به اسید گلیکولیک اکسیده نمی‌شود. دلیل این موضوع این است که سلولهای غلاف آوندی بطور مستقیم با اکسیژن اتمسفر هوا (برخلاف سلولهای مزوفیل) در تماس نیستند. زیرا از نظر مکانی آنها در داخل برگ قرار دارند. چون سلولهای غلاف آوند توسط سلولهای مزوفیل پوشانده می‌شود. این موضوع باعث عدم تماس مستقیم اکسیژن با این سلولها می‌شود، بنابراین اسید گلیکولیک تشکیل نمی‌شود و یا میزان آن خیلی پایین می‌آید. نتیجه اینکه گیاهان C4 به دلیل عدم وجود پیش ماده‌های ضروری، تنفس نوری اتفاق می‌افتد.

متابولیسم گیاهان خانواده کراسولاسه CAM

بسیاری از گیاهان که در شرایط گرم و بیابانی زندگی می‌کنند، مقادیر قابل توجهی آب را در خود ذخیره می‌نمایند، این مسئله باعث می‌شود تا بتوانند در مقابل خشکی و کم آبی مقاومت نمایند. این گیاهان دارای کوتیکول ضخیم بر روی برگ و ساقه بوده و در زیر اپیدرم دارای سلولهای سبز بزرگی حاوی واکونولهای درشت و پر آب هستند. دستجات غلاف آوندی در این گیاهان وجود ندارد. روزنه‌ها در زیر اپیدرم قرار داشته و در خلال روز هنگامیکه هوا خشک است بسته و در شب هنگامیکه دما پایین است، باز می‌شوند. این سازگاری گیاه به منظور جلوگیری از هدر رفتن آب سلولی، موجب می‌شود تا CO₂ موجود در اتمسفر هوا هم نتواند در طی روز وارد سلولهای برگ شود. این موضوع خود با تغییر میزان اسیدهای آلی در طی روز و شب همراه است. در روز میزان اسیدهای آلی افزایش یافته و به سبب آن PH شیوه سلولی کاهش می‌یابد.

در شب CO₂ اتمسفر وارد شده که PEP- تبدیل به اسید می‌گردد PH پایین می‌آید. در روز اسید مالیک در کربوکسیکه نشده - PEP وارد مرحله قبل، CO₂ وارد سیکل کلونین می‌گردد. در شب زمانی که روزنه‌ها باز می‌شوند، CO₂ به سلولهای برگ وارد و توسط PEP جذب و در نهایت اسید مالیک تولید می‌شود. اسید مالیک در شیره سلولی ذخیره شده و PH را کاهش می‌دهد. این نوع تثبیت CO₂ شبیه به گیاهان C4 است.

در طی روز اسید مالیک به خارج از واکوئل رفته و وارد سیتوپلاسم می‌شود و PH بالا می‌رود. در سیتوپلاسم، اسید مالیک به وسیله NADP د کربوکسیلاز شده و پس از آزاد شدن CO₂ اسید پیروویک تولید می‌شود. گاز کربنیک تولید شده با RUBP ترکیب و وارد چرخه کالوین C3 شده و PGA قند و نشاسته تولید می‌گردد.

گیاهان C4 و CAM از نظر نحوه استفاده از CO₂ باهم شباهت دارند. در هر گروه، فرآیند فتوسنتز، مسیر C3 و C4 را

طی می‌کند. در گیاهان C4 دو مسیر در دو جای مختلف از سلولهای برگ روی می‌دهد(مسیر C4 در سلولهای مزوفیل و مسیر C3 در سلولهای غلاف آوندی) در گیاهان CAM هر دو مسیر در یک نوع سلول مزوفیل اما در دو زمان مختلف رخ می‌دهد. در این گیاهان مسیر تثبیت CO2 هوا به صورت C4 بوده و اکثراً در شب اتفاق می‌افتد و مسیر C3 در روز (نور) روی می‌دهد.

تست‌های طبقه‌بندی شده فصل دوم

- 1- چند درصد از کل تابش خورشیدی جذب شده توسط سایه‌انداز گیاهی صرف فتوسنتز می‌شود؟
- (1) 1 تا 5 (2) 10 تا 20 (3) 20 تا 30 (4) بیش از 75
- 2- در فسفوریلاسیون نوری غیر چرخه‌ای تولید می‌شود.
- (1) فقط ATP (2) فقط NADPH
(3) فقط NADH (4) هم ATP و هم NADPH
- 3- کربوکسیلاسیون، احیا و تولید مجدد فرآیندهای اساسی چرخه کالوین هستند، فرآورده هر کدام از آنها عبارتند از و و
- (1) تشکیل PGA، تشکیل PGAL، تشکیل RUBP
(2) تشکیل PGA، تشکیل گلولز، تشکیل فسفولیکولات
(3) تشکیل OAA، تشکیل تریوزفسفات، تشکیل RUBP
(4) تشکیل اسید مالیک، تشکیل PGA، تشکیل گلی‌اکسیلات
- 4- محل سنتز نشاسته در و مکل سنتز ساکارز در سلولهای فتوسنتز کننده برگ است.
- (1) تیلاکوئیدها - استروما (2) تیلاکوئیدها - سیتوسول
(3) سیتوسول - کلروپلاست (4) استرومای کلروپلاست - سیتوسول
- 5- به طور میانگین جهت احیای یک مولکول CO₂ در فرآیند فتوسنتز به چه میزان فوتون نیاز است؟
- (1) 8 (2) 10 (3) 16 (4) 38
- 6- از نظر تأثیر نور در حیات گیاه کدام گزینه صحیح است؟
- (1) همه اجزای طیف الکترومغناطیسی آفتاب برای گیاه مفید است.
(2) طول موج‌های کوتاه‌تر از مرئی و مرئی سبب فتوسنتز و طول موج‌های بلندتر از مرئی اغلب سبب گرمابخشی می‌شوند.
(3) طول موج‌های سبز و زرد حداکثر تأثیر را در فتوسنتز گیاهان دارند.
(4) طول موج‌های کوتاه‌تر از مرئی اغلب سبب زیان، طول موج‌های مرئی اغلب سبب فتوسنتز و طول موج‌های بلندتر از مرئی اغلب سبب کزگرمابخشی می‌شوند.

7- بازدهی کوانتوم یعنی:

- 1) تعداد مول فوتون جذب شده بازای هر یک مول CO₂ احیا شده
- 2) تعداد فوتون‌های منعکس شده به کل فوتون‌های جذب شده
- 3) تعداد مول‌های CO₂ احیا شده در حداقل تعداد فوتون جذب شده
- 4) تعداد مول‌های CO₂ احیا شده توسط هر مول فوتون

8- چنانچه انتقال الکترون از فتوسیستم II مختل شود:

- 1) فسفوریلاسیون چرخشی و احیای NADP همچنان ادامه می‌یابند.
- 2) فسفوریلاسیون چرخشی همچنان انجام شده ولی NADP احیا نمی‌شود.
- 3) فسفوریلاسیون چرخشی و احیای NADP هر دو متوقف می‌شود.
- 4) فسفوریلاسیون چرخشی متوقف شده ولی احیای NADP همچنان انجام خواهد شد.

9- به ازای هر 3، 6 و 12 مرتبه تکمیل چرخه کالوین به ترتیب:

- 1) یک قند تریوز، یک قند هگزوز و یک قند ساکاروز تولید می‌شود.
- 2) یک قند پنتوز، یک قند هگزوز و یک قند ساکاروز تولید می‌شود.
- 3) یک قند تریوز، یک قند گلوکز و یک قند فروکتوز تولید می‌شود.
- 4) یک قند فروکتوز، یک قند گلوکز و یک قند ساکاروز تولید می‌شود.

10- کدام گزینه صحیح است؟

- 1) کارآیی تبدیل انرژی در سطح پایین تابش خورشیدی بیشتر است.
- 2) کارآیی تبدیل انرژی در سطح بالای تابش خورشیدی بیشتر است.
- 3) سطوح بالای انرژی فتوسنتز بیشتری را سبب شده و بنابراین برگ‌ها کارآیی تبدیل بالاتری دارند.
- 4) سطوح پایین انرژی فتوسنتز کمتری را سبب شده و بنابراین برگ‌ها کارآیی تبدیل پایین‌تری دارند.

11- وقوع فلئور سانس در گیاه سبز نشان‌دهنده چه چیزی است؟

- 1) استفاده مؤثر از انرژی تابشی در فتوسنتز
- 2) تبدیل انرژی تابشی به حرارت و طول موج بلندتر
- 3) افزایش راندمان کوانتوم در فتوسنتز
- 4) کاهش راندمان کوانتوم در فتوسنتز

12- از محصولات تولید شده طی سیکل کالوین آن به صورت تریوز فسفات از سیکل خارج شده و مابقی آن جهت در چرخه باقی می ماند؟

- (1) $-\frac{1}{6}$ تولید مجدد RUBP
 (2) $-\frac{1}{5}$ تولید REP
 (3) $-\frac{1}{3}$ تولید مجدد رابیسکو
 (4) $-\frac{1}{2}$ تولید مجدد RUBP

13- آنزیم کلیدی مؤثر در بیوسنتز نشاسته به نام ADP گلوکز پیروفسفریلز بوسیله میزان فسفرگلیسرات و بوسیله P_i می شود.

- (1) تحریک - تحریک
 (2) تحریک - بازداشته
 (3) متوقف - کند
 (4) کند - تحریک

14- در ارتباط با تأمین انرژی موردنیاز فتوسنتز گیاهی توسط خورشید نزدیک به کل انرژی که به سطح کانوپی می رسد از طول موج مرئی برخوردار است.

- (1) پنج درصد
 (2) نیمی از
 (3) نود درصد
 (4) نود و پنج درصد

15- طیف جذب را می توان با ترسیم کدام یک بدست آورد؟

- (1) میزان تأثیر نور در طول موجهای مختلف بر یک فرآیند.
 (2) توزیع انرژی تشعشعی خورشید در طول موجهای مختلف.
 (3) میزان جذب نور در طول موجهای مختلف توسط یک رنگدانه
 (4) میزان جذب نور در طول موجهای مختلف بر بازتابش نور

16- کدام عنصر غذایی در ترکیب کلرذوفیل وجود دارد؟

- (1) S (2) Mn (3) K (4) Mg

17- جذب کدام نور توسط CO_2 در اثر گلخانه ای باعث افزایش دما می شود؟

- (1) آبی (2) مادون قرمز (3) بنفش (4) قرمز

18- در تشکیل کلذوفیل در گیاهان اولین قسمتی که به کلروفیل تبدیل می‌شود عبارت است از

- (1) کلروپلاست‌ها (2) پلاست‌ها (3) پروپلاست‌ها (4) لوسیت‌ها

19- PPFd عبارت است از و واحد آن است.

- (1) تعداد فوتون‌هایی که در هر ثانیه از هر میلی متر مربع برگ عبور کرده و واحد آن زول بر ثانیه است.
 (2) تعداد فوتون‌هایی که در هر ثانیه از هر میلی متر مربع برگ عبور کرده و واحد آن ارگ بر ثانیه است.
 (3) تعداد فوتون‌هایی که در هر ساعت از هر دسی متر مربع برگ عبور کرده و واحد آن میکرواینشنین بر ثانیه است.
 (4) تعداد فوتون‌هایی که در هر واحد زمان از یک سطح مقطع عبور می‌کند و واحد آن اینشتین بر مترمربع در ثانیه است.

20- در پدیده فتوسنتز آب در و برآثر واکنش تجزیه می‌شود.

- (1) فتوسیستم I- هیل (2) فتوسیستم II- هیل
 (3) فتوسیستم I- مهلر (4) فتوسیستم II- مهلر

21- فلورسانس برگ ناشی از مصرف یک ماده شیمیایی بر روی یک برگ سبز به مفهوم آن است که:

- (1) آن ماده به علت گسستن فعل و انفعالات فتوفیزیولوژیک باعث افزایش انرژی شده است.
 (2) آن ماده به علت تقویت فعال و انفعالات فتوفیزیولوژیک، باعث افزایش انرژی شده است.
 (3) آن ماده باعث تشدید فعل و انفعالات مربوط به فتوسنتز شده است.
 (4) آن ماده به علت گسستن فعل و انفعالات فتوفیزیولوژیک، باعث آفت انرژی شده است.

22- در فرایند فتوسنتز، یکی از گزینه‌های زیر در مورد کلروپلاست بسیار اساسی است:

- (1) در مقابل نور حرکت یون‌های هیدروژن، pH استرومایی را افزایش می‌دهد.
 (2) در مقابل نور، Mg^{2+} استرومایی افزایش می‌یابد.
 (3) در مقابل نور، PH، Mg^{2+} افزایش می‌یابد.
 (4) در مقابل نور، PH استرومایی افزایش و Mg^{2+} آن کاهش می‌یابد.

23- محدوده قابل رؤیت طیف نور که دارای انرژی مناسب برای فتوسنتز است دارای کدام طول موج است؟

- (1) 400-660 نانومتر (2) 300-400 نانومتر
 (3) 600-700 نانومتر (4) 390-760 نانومتر

24- اکسیژن حاصل در فتوسنتز از اس. (در گیاهان عالی)

(1) دی‌اکسید کربن (2) آب (3) گلوکز (4) ساکارز

25- در فسفریله شدن نوری انرژی لازم از کجا تأمین می‌شود؟

(1) فعالیت‌های تنفسی (2) تبدیل ADP به ATP

(3) نور خورشید (4) اکسیداسیون گلوکز

پاسخ تشریحی تست‌های طبقه‌بندی شده فصل دوم

- 1- گزینه‌ی «1» صحیح است.
معمولاً حدود 1 تا 5٪ کل تشعشع صرف فتوسنتز می‌شود.
- 2- گزینه‌ی «4» صحیح است.
در فسفوریلاسیون نوری غیرچرخه‌ای که با اکسیداسیون آب شروع و با تولید NADPH ختم می‌شود، هم ATP و هم NADPH تولید می‌شود.
- 3- گزینه‌ی «1» صحیح است.
در چرخه کالوین در مرحله کربوکسیلاسیون اسید فسفوگلسیریک (PGA) تولید می‌شود، در مرحله احیا فسفوگلسیر آلدئید (PAG) تولید می‌شود و در مرحله تولید مجدد، ریبولوز بی فسفات (RUBP) تولید می‌گردد.
- 4- گزینه‌ی «4» صحیح است.
نشاسته در داخل استرومای کلروپلاست از تریوزفسفات سنتز می‌شود ولی ساکارز در داخل سیتوسول از تریوز فسفات خارج شده از کلروپلاست سنتز می‌شود.
- 5- گزینه‌ی «2» صحیح است.
به‌طور میانگین جهت احیای هر مولکول CO_2 در فرایند فتوسنتز به 10 فوتون نیاز است.
- 6- گزینه‌ی «4» صحیح است.
به‌طور کلی طول موج‌های کوتاه‌تر از مرئی اغلب سبب آسیب و زیان، طول موج‌های مرئی سبب ایجاد فتوسنتز و طول موج‌های بلندتر از مرئی اغلب دارای خاصیت حرارتی بوده و سبب گرمابخشی می‌شوند.
- 7- گزینه‌ی «4» صحیح است.
بازدهی یا عملکرد کوانتوم عبارت است از تعداد مول‌های CO_2 احیاء شده توسط هر مول فوتون.
- 8- گزینه‌ی «2» صحیح است.
با اختلال در انتقال الکترون از فتوسیستم II به I، فسفوریلاسیون غیرچرخشی متوقف شده و NADP احیا نمی‌شود، ولی فسفوریلاسیون چرخشی که فتوسیستم II در آن دخالتی ندارد، ادامه می‌یابد و تولید ATP ادامه پیدا می‌کند.

9- گزینه‌ی «1» صحیح است.

در هر مرتبه چرخه کالوین یک مولکول CO_2 تثبیت می‌شود. در سه مرتبه تکمیل چرخه کالوین یک قند سه کربنه (تریوز) تولید می‌شود، در 6 مرتبه تکمیل چرخه کالوین، یک قند هگزوز مثل فروکتوز و گلوکز تولید می‌شود و در 12 مرتبه تکمیل چرخه کالوین یک قند ساکاروز تولید می‌شود.

10- گزینه‌ی «1» صحیح است.

در سطوح پایین تابش خورشیدی با توجه به اینکه مقادیر بیش‌تری از این انرژی جذب و در فتوسنتز مصرف می‌شود، کارایی مصرف نور بالاتر است ولی در سطوح بالای انرژی خورشید میزان تلفات انرژی بیش‌تر خواهد بود و بنابراین کارایی تبدیل انرژی کاهش خواهد یافت.

11- گزینه‌ی «2» صحیح است.

به اتلاف یا تبدیل انرژی تابشی به حرارت و طول موج بلندتر فلئورسانس گویند.

12- گزینه‌ی «1» صحیح است.

طی سیکل کالوین $\frac{1}{6}$ محصولات تولید شده آن به‌صورت تریوزفسفات جهت تبدیل به نشاسته در کلروپلاست یا سنتز ساکارز در سیتوسول از سیکل خارج شده و مابقی آن جهت تولید مجدد RUBP در چرخه باقی می‌ماند.

13- گزینه‌ی «2» صحیح است.

ADP - گلوکز پیر فسفریلاز آنزیم کلیدی مؤثر در بیوسنتز نشاسته است که توسط میزان فسفوگلیسرات تحریک و به‌وسیله p_i بازداشته می‌شود.

14- گزینه‌ی «2» صحیح است.

طول موج مرئی خورشیدی رسیده به سطح کانوپی که در محدوده 390 تا 760 نانومتر قرار دارد، نزدیک به نیمی (حدود 45 درصد) از کل انرژی خورشیدی را به خود اختصاص می‌دهد.

15- گزینه‌ی «3» صحیح است.

طیف جذبی، جذب نور را توسط رنگدانه به عنوان تابعی از طول موج نشان می‌دهد و می‌توان با ترسیم میزان جذب نور در طول موج‌های مختلف توسط یک رنگدانه آن را به‌دست آورد.

16- گزینهی «4» صحیح است.

کلروفیل a و کلروفیل b به ترتیب دارای ساختار $(C_{55}H_{72}O_5N_4Mg)$ و $(C_{55}H_{70}O_6N_4Mg)$ هستند. همان طور که ملاحظه می‌شود، در ساختار آن‌ها Mg (منیزیم) وجود دارد.

17- گزینهی «2» صحیح است.

نورهای مادون قرمز با طول موج 700 تا 1000 نانومتر دارای اثر افزایش فعالیت ارتعاشی مولکول‌هاست که در نهایت سبب تولید حرارت می‌شود.

18- گزینهی «3» صحیح است.

در گیاهان عالی اولین قسمتی که به کلروفیل تبدیل می‌شد پروپلاست‌ها هستند.

19- گزینهی «4» صحیح است.

مقدار نور مورد استفاده در فتوسنتز را تشعشعات فعال فتوسنتزی (PAR) یا غلظت جریان فوتون فتوسنتزی (PPFD) می‌گویند و عبارت است از تعداد فوتون‌هایی که در واحد زمان از یک سطح مقطع عبور می‌کند و واحد آن اینشتین بر مترمربع در ثانیه است.

20- گزینهی «2» صحیح است.

برای اکسیداسیون دو مولکول آب و تولید چهار پروتون و یک مولکول O_2 فقط یک مرکز واکنش OEC, PSII دخیل هستند. واکنشی که طی آن آب تجزیه شده و اکسیژن آزاد می‌گردد به واکنش هیل معروف است. در این واکنش آب اکسید شده و فروسیانید که یک گیرنده مصنوعی الکترون است، احیاء می‌شود.

21- گزینهی «4» صحیح است.

فلورسانس نشان دهنده این است که کلروفیل، از نور رسیده به هر دلیلی استفاده نکرده است، بنابراین سیستم فتوسنتزی دچار اختلال شده است.

22- گزینهی «1» صحیح است.

در واکنش‌های نوری فتوسنتز، نور خورشید باعث می‌شود که سیتوکروم $b-f$ ، پروتون را از استرومای به لومن منتقل کند که در نتیجه آن، اختلاف PH بین استرومای و لومن تیلاکوئید ایجاد می‌شود بنابراین PH استرومای زیاد شده و تجمع پروتون در لومن منجر به حرکت آن‌ها از ATP سینتاز شده که از انرژی آب آن برای ساخت ATP استفاده می‌شود.

23- گزینه‌ی «1» صحیح است.

طیف عمل متداول برای فتوسنتز در نواحی آبی و قرمز دارای مقادیر حداکثر است، محدوده طول موج آبی 425-490 نانومتر و محدوده طول موج قرمز 640-700 نانومتر می‌باشد.

24- گزینه‌ی «2» صحیح است.

در مقابل نور خورشید، آب در فتوسیستم II فتولیز شده و اکسیژن به عنوان محصول فرعی فتوسنتز به دست می‌آید.

25- گزینه‌ی «3» صحیح است.

اولین و مهم‌ترین منبع تأمین‌کننده انرژی در واکنش‌های مربوط به فسفریله شدن نوری از نور خورشید تأمین می‌شود.

فصل سوم: متابولیسم کربن

واکنش‌های مستقل از نور فتوسنتز

چرخه احیای کربن فتوسنتزی یک مولکول دی‌اکسید کربن را با یک قند پنج کربنه ترکیب کرده و دو مولکول قند سه کربنه را تولید می‌کند. برای احیا مولکول‌های حاصل از این چرخه و تولید مجدد مولکول پنج کربنه گیرنده دی‌اکسید کربن، انرژی در قالب ATP, NADPH باید از واکنش‌های روشنایی فتوسنتز تأمین گردد. به مسیری که از طریق آن تمامی موجودات یوکاریوت فتوسنتز کننده به نحوی CO_2 را به کربوهیدرات تبدیل می‌کنند، مسیر تثبیت کربن یا چرخه احیای کربن فتوسنتزی (PCR) یا چرخه کلون می‌گویند.

چرخه احیاء کربن فتوستتزی C_3 (PCR)

چرخه PCR (Photosynthetic Carbon Reduction) در گیاهان C_3 شامل 3 مرحله زیر است:

1- کربوکسیلاسیون:

کربوکسیلاسیون ریبولوز 1، 5-دی فسفات (پذیرنده CO_2) و تشکیل دو مولکول 3- فسفوگلیسرات (3-PGA) که اولین ماده حد واسط در چرخه PCR است.

2- احیاء:

احیاء این اسید کربوکسیلیک (اسید 3-فسفو گلیسرات) به یک کربوهیدرات به شکل گلیسر آلدئید 3- فسفات

3- تولید مجدد:

بازسازی ریبولوز 1، 5-بی فسفات (پذیرنده CO_2) از گلیسر آلدئید 3- فسفات

مرحله کربوکسیلاسیون ریبولوز 1، 5-بی فسفات

در ابتدا ریبولوز 1، 5-بی فسفات طی یک واکنش آنزیمی با CO_2 واکنش می‌دهد و به مولکول 3-فسفو گلیسرات (3-PGA) یا اسید گلیسرک 3-فسفات تبدیل می‌شود. 3-PGA به‌عنوان اولین ترکیب پایدار حاصل از فتوسنتز مطرح می‌باشد و از آن‌جایی که اولین محصول تثبیت CO_2 در فتوسنتز یک ترکیب سه کربنه است، بنابراین گیاهانی که دارای این متابولیسم فتوسنتزی هستند، گیاهان C_3 نامیده می‌شوند.

آنزیمی که اضافه شده CO_2 به ریبولوز 1، 5-بی فسفات را کاتالیز می‌کند و سبب تولید 3-PGA می‌شود، آنزیم

ریبولوز 1، 5-بی فسفات کربوکسیلاز - اکسیژناز یا رابیسکو است.

- رابیسکو فراوانترین آنزیم یا پروتئین در دنیا است و بیش از 40٪ کل پروتئین محلول اکثر برگها را تشکیل می‌دهد.
- میل ترکیبی رابیسکو با CO_2 بسیار زیاد بوده، به طوری که در سلولهای فتوسنتزی و در غلظت‌های پایین CO_2 نیز سرعت کربوکسیلاسیون آن بالا می‌باشد.

- غلظت رابیسکو در مکان‌های فعال درون استرومای کلروپلاست زیاد است.

- رابیسکو از هشت زیر واحد بزرگ و هشت زیر واحد کوچک تشکیل شده است که زیر واحدهای بزرگ در داخل کلروپلاست و براساس اطلاعات ژنتیکی موجود در DNA کلروپلاست و زیر واحدهای کوچک در سیتوسول براساس اطلاعات ژنتیکی موجود در DNA هسته سنتز می‌شوند. ($L = L_8S_8$ زیر واحد بزرگ، S زیر واحد کوچک)

مرحله احیاء 3- فسفو گلیسرات

در این مرحله 3-فسفوگلیسرات حاصل از کربوکسیلانریبولوز 1، 5-بی فسفات طی دو مرحله ابتدا توسط ATP تولیدی در واکنش‌های نوری به 1، 3 بی فسفوگلیسرات تبدیل شده و در مرحله دوم این ترکیب توسط NADPH حاصل از واکنش‌های نوری احیاء شده و به گلیسر آلدئید 3- فسفات (تریوزفسفات) تبدیل می‌گردد.

آنزیم‌های کاتالیزکننده این دو واکنش به ترتیب شامل، 3- فسفو گلیسرات کیناز و گلیسر آلدئید 3- فسفو دهیدروژناز است. مقداری از گلیسر آلدئید 3- فسفات تولید شده به قند (در سیتوسول) یا نشاسته (در کلروپلاست) تبدیل می‌گردد، اما بیش‌تر آن برای تولید مجدد ریبولوز 1، 5-بی فسفات (پذیرنده مجدد CO_2) به چرخه بازمی‌گردد.

مرحله بازسازی ریبولوز 1، 5- بی فسفات

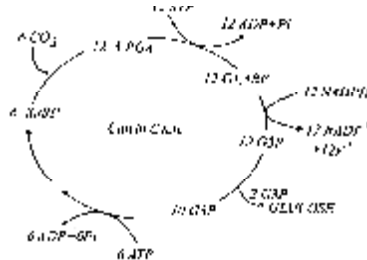
برای این که CO_2 به‌طور مداوم تثبیت شود بایستی ریبولوز 1، 5بی فسفات به‌طور مداوم بازسازی گردد. در این مرحله مولکول تریوز فسفات تولید سه مولکول ریبولوز 1، 5-بی فسفات می‌کنند.

یک مولکول از گلیسرآلدئید 3- فسفات به دی‌هیدروکسی استون 3- فسفات تبدیل می‌شود. سپس دی‌هیدروکسی استون 3- فسفات با یک مولکول گلیسر آلدئید 3- فسفات، به فروکتوز 1 و 6 بی فسفات تبدیل می‌شود و این محصول نیز به فروکتوز 6- فسفات تبدیل می‌گردد.

در چرخه PCR به‌ازای هر مولکول CO_2 که تثبیت می‌شود 3ATP، 2NADPH مصرف می‌شود. به عبارتی برای 6 بار چرخش چرخه کلوین (جذب 6 مولکول CO_2) و در نتیجه ساخت یک مولکول قند هگزوز، نیاز به 6 مولکول CO_2

و مصرف 18 مولکول ATP و 12 مولکول NADPH می‌باشد.

حداقل نیاز کوانتومی برای تثبیت هر مولکول CO_2 معمولاً 8 فوتون در نظر گرفته می‌شود.



چرخه احیای کربن فتوسنتز C_3 (PCR)

تنظیم نوری آنزیم‌های چرخه احیاء کربن فتوستزی

فعالیت آنزیم روبیسکو به‌طور غیرمستقیم توسط نور کنترل می‌شود. این کنترل توسط فرایندهایی نظیر جریان یونی Mg^{2+} در غشاء تیلاکوئید، فعال‌سازی به‌وسیله دی‌اکسید کربن، تغییرات در PH کلروپلاست و یک پروتئین فعال‌کننده صورت می‌گیرد. در شرایط نور و طی واکنش‌های نوری پروتون‌ها از استروما به درون لیومن تیلاکوئید پمپ می‌شوند و سبب ایجاد یک شیب پروتونی در دو طرف غشاء تیلاکوئید شده و برای جبران پروتون‌های خارج شده از استروما، Mg^{2+} از لیومن وارد استروما می‌شود و غلظت Mg^{2+} در استروما افزایش می‌یابد که در نتیجه PH استروما از 7 به 8 افزایش پیدا می‌کند. عکس این حالت در تاریکی وقتی که غلظت Mg^{2+} کاهش می‌یابد PH استروما کاهش پیدا می‌کند. از آنجایی که فعالیت رابیسکو در $\text{PH} = 8$ فعال‌تر از $\text{PH} = 7$ است، بنابراین فعالیت آنزیمی رابیسکو نیز با این حرکت یونی افزایش می‌یابد. یون Mg^{2+} نیز باعث افزایش فعالیت رابیسکو می‌شود.

دی‌اکسید کربن نه تنها به عنوان سوبسترای رابیسکو، بلکه به عنوان فعال‌کننده آن نیز عمل می‌کند. به این صورت که دی‌اکسید کربن با گروه آمینی (NH_2) اسید آمینه لایسین در بخش فعال آنزیم رابیسکو واکنش می‌دهد و منجر به تشکیل ترکیبی به نام کاربامات می‌شود. سپس یون Mg^{2+} به کاربامات متصل می‌شود و کمپلکس فعال Mg^{2+} -کاربامات که همان فرم فعال آنزیم رابیسکو است را تشکیل می‌دهد.

در بسیاری از یوکاریوت‌های فتوسنتزکننده پروتئینی به نام رابیسکو اکتیواز در فعال‌سازی رابیسکو در حضور نور نقش دارد.

فعالیت چند آنزیم دیگر چرخه PCR نیز از جمله فروکتوز 1، 6 بی فسفاتاز، ریبولوز-5 فسفات کیناز، گلیسر آلدئید 3-فسفات دهیدروژناز و سدوهیپیتولوز 1، 7-بی فسفاتاز توسط نور تنظیم می‌شود. در ضمن مکانیسم فعال‌سازی در این

آنزیم‌ها با آنزیم رابیسکو متفاوت است.

چرخه اکسیداسیون کربن تنفس نوری $(\text{PCO})\text{C}_2$

روبیسکو علاوه بر این که ریبولوز 1، 5-بی فسفات را کربوکسیله می‌کند، آن را اکسید نیز می‌کند. اکسیداسیون ریبولوز 1، 5 بی فسفات را تنفس نوری یا مسیر دوکربنه گلیکولات می‌گویند.

در واقع می‌توان گفت که تنفس نوری باعث اتلاف CO_2 در سلول‌های گیاهی می‌شود که هم‌زمان از طریق چرخه PCR به تثبیت CO_2 مشغول هستند.

CO_2 , O_2 به عنوان مواد جایگزین برای واکنش با ریبولوز 1، 5- بی فسفات با یکدیگر رقابت می‌کنند و دلیل این امر رقابت کربوکسیلاسیون و اکسیژناسیون هر دو در یک محل فعال از آنزیم است. چنان‌چه غلظت CO_2 , O_2 یکسان باشد رابیسکو CO_2 را 80 برابر سریع‌تر از اکسیژن تثبیت می‌کند. بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که در هوای آزاد نسبت کربوکسیلاسیون به اکسیژناسیون 3 به 1 است.

در مسیر تنفس نوری سه اندامک سلولی کلروپلاست، پراکسیزوم و میتوکندری نقش دارند. در ابتدای تنفس نوری بر اثر اکسیژناسیون ریبولوز 1، 5-بی فسفات در کلروپلاست دو ترکیب 3- فسفو گلیسرات و 2- فسفو گلیکولات تشکیل می‌شود. مولکول 3- فسفو گلیسرات از طریق چرخه PCR مسیر متابولیکی خود را طی می‌کند ولی مولکول 2- فسفوگلیکولات وارد مسیر دو کربنه گلیکولات شده و سریعاً به وسیله آنزیم فسفوگلیکولات فسفاتاز و با از دست دادن گروه فسفات به گلیکولات هیدرولیز می‌شود. گلیکولات توسط پروتئین‌های ناقل موجود در غشاء، کلروپلاست را ترک می‌کند و وارد پراکسیزوم می‌شوند.

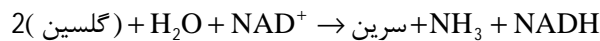
پراکسیزوم‌ها اندامک‌هایی هستند که در نزدیک کلروپلاست‌ها و میتوکندری‌ها قرار دارند و حاوی مقادیر زیادی آنزیم کاتالاز هستند. تعداد آن‌ها در سلول‌های مزوفیل برگ‌های گیاهان C_3 بیش‌تر است ولی در گیاهان C_4 در سلول‌های غلاف آوندی بیش‌تر از سلول‌های مزوفیل آن‌ها هستند.

در پراکسیزوم گلیکولات توسط آنزیم کاتالاز به آب و O_2 هیدرولیز می‌شود و گلی اوگسیلات توسط آنزیم گلی اوگسیلات آمینوترانسفر دچار ترانس آمیناسیون می‌شود و اسید آمینه گلوسین تشکیل می‌شود.

گلوسین از پراکسیزوم وارد میتوکندری می‌شود و در آن‌جا دو مولکول گلوسین با هم‌دیگر واکنش داده و توسط آنزیم‌های گلوسین دکربوکسیلاز و سرین هیدروکسی متیل ترانسفر از یک مولکول سرین، یک مولکول CO_2 , NH_3 تولید می‌شود.

* نکته: منشأ CO_2 در تنفس نوری اسیدآمینو گلسین است و مقداری از کربن که توسط چرخه کلونین C_3 تثبیت می‌شود قبل از استفاده به صورت CO_2 از سلول خارج می‌شود.

برای آزادسازی هر مولکول CO_2 نیاز به دو مولکول اکسیژن می‌باشد، زیرا باید دو مولکول گلسین با همدیگر واکنش دهند تا یک مولکول CO_2 آزاد شود.



اسید آمینو سرین از میتوکندری به پراکسی زوم منتقل می‌شود و سپس طی یک واکنش سترانس آمیناسیون و توسط آنزیم سرین آمینوترانسفراز، گروه آمینو را از دست داده و به هیدروکسی پیرووات تبدیل می‌شود که این ترکیب نیز توسط آنزیم هیدروکسی پیرووات ریداکتاز به گلیسرات احیاء می‌شود و گلیسرات پس از ورود به کلروپلاست با گرفتن یک گروه فسفات توسط آنزیم گلیسرات کیناز به 3- فسفو گلیسرات تبدیل می‌شود.

* نکته: در فرایند تنفس نوری آنزیم‌های زیر در اندامک‌های مختلف فعالیت دارند:

در کلروپلاست: رابیسکو، فسفوگلیکولات فسفاتاز، گلیسرات کیناز

در میتوکندری: گلیسن دکربوکسیلاز، سرین هیدروکسی متیل ترانسفراز

در پراکسی زوم: گلیکولات اکسیداز، کاتالاز، هیدروکسی پیرووات ریداکتاز، سرین آمینو ترانسفراز و گلی اوگسیلات آمینوترانسفراز

* نکته: در مسیر گلیکولات 75٪ کربن‌های موجود در 2- فسفو گلیکولات مجدداً به کلروپلاست برمی‌گردند و 25 درصد آن‌ها نیز به صورت CO_2 هدر می‌روند.

شرایط مناسب برای انجام تنفس نوری غلظت بالای O_2 و شرایط مناسب برای عدم تنفس نوری غلظت کم O_2 و غلظت زیاد CO_2 می‌باشد. غلظت 21 درصد O_2 در گیاهان C_3 بازدارنده فتوسنتز است ولی این اثر برگشت پذیر است. یعنی اگر غلظت O_2 از 21 درصد به 2 درصد کاهش یابد، این اثر بازدارندگی O_2 بر فتوسنتز از بین خواهد رفت و تنفس نوری تا صفر کاهش می‌یابد، در این حالت فتوسنتز خالص و تولید ماده خشک به طور قابل توجهی افزایش می‌یابد. به این پدیده ممانعت از سرعت فتوسنتز توسط غلظت زیاد O_2 اثر واربرگ Warburg گویند.

در کربوکسیلاسیون ریبولوز بی فسفات 1، 5- فسفات (RUBP) در چرخه PCR برای تثبیت هر مولکول CO_2 نیاز به سه مولکول ATP و دو مولکول NADPH می‌باشد. در اکسیژناسیون RUBP در چرخه PCO نیز به‌ازای هر RUBP که با اکسیژن ترکیب می‌شود 2 مولکول ATP و 2/5 مولکول NAD(P)H مصرف می‌شود.

* نکته: چرخه PCR به طور مستقل عمل می‌کند، ولی چرخه PCO برای تأمین ریبولوز 1، 5 بی فسفات به چرخه PCR وابسته است. تعادل بین این دو چرخه بستگی به خصوصیات پویایی رابیسکو، درجه حرارت و غلظت CO_2 , O_2 برقرار می‌شود.

افزایش دما میزان تنفس نوری را افزایش می‌دهد زیرا:

1- هرچه دما بیش تر شود، حلالیت نسبی گازها در آب کاهش می‌یابد ولی تأثیر افزایش دما بر کاهش حلالیت CO_2 بیش تر از O_2 می‌باشد و غلظت CO_2 بیش تر از غلظت O_2 کاهش می‌یابد (کاهش نسبت $\frac{[\text{CO}_2]}{[\text{O}_2]}$) که نتیجه آن افزایش نسبت اکسیژناسیون (تنفس نوری) به کربوکسیلاسیون (فتوسنتز) می‌باشد.

2- افزایش حرارت خصوصیات رابیسکو را نیز تحت تأثیر قرار می‌دهد و میل ترکیبی رابیسکو با CO_2 را کاهش می‌دهد ولی در عین حال میل ترکیبی رابیسکو با اکسیژن را افزایش می‌دهد و تعادل بین چرخه PCR و PCO را به نفع چرخه PCO برهم می‌زند.

فواید تنفس نوری

در شرایط نور شدید و پایین بودن غلظت CO_2 برای از بین بردن انرژی اضافی و ATP و کاهش قدرت واکنش‌های نوری ضروری است. در این شرایط تنفس نوری از خسارت‌های احتمالی اکسیداسیون نوری به دستگاه فتوسنتزی، به خصوص فتوسیستم II جلوگیری می‌کند. در شرایط فوق NADPH تولید می‌شود که سبب تولید H_2O_2 می‌شود که بسیار خطرناک است تنفس نوری سبب می‌شود که توسط کاتالازها هیدرولیز شود.

تنفس نوری ممکن است در متابولیسم یا انتقال ترکیبات نیتروژن میان اندامک‌ها به وسیله تبدیل گلیکولات به گلیسین نقش داشته باشد. تنفس نوری زمینه را برای آمینه شدن و تشکیل اسیدهای آمینه فراهم می‌کند و باعث حفظ چرخه فسفات معدنی می‌شود که ممکن است در شرایط نور کم و درجه حرارت پایین مفید واقع شود.

چرخه آسیمیلایسیون کربن فتوسنتزی C_4 (Photosynthetic Carbon Assimilation (PCA)

در برخی از گیاهان مسیر دیگری برای تثبیت CO_2 وجود دارد که با مسیر تثبیت CO_2 در گیاهان C_3 متفاوت است. در این دسته از گیاهان ترکیب حاصل از کربوکسیلاسیون اولیه یک اسید چهار کربنه به نام اگزالواتات (OAA) است. به همین جهت این گیاهان به گیاهان چهار کربنه با C_4 معروف هستند، این مسیر به افتخار کاشف آن به مسیر هاچ

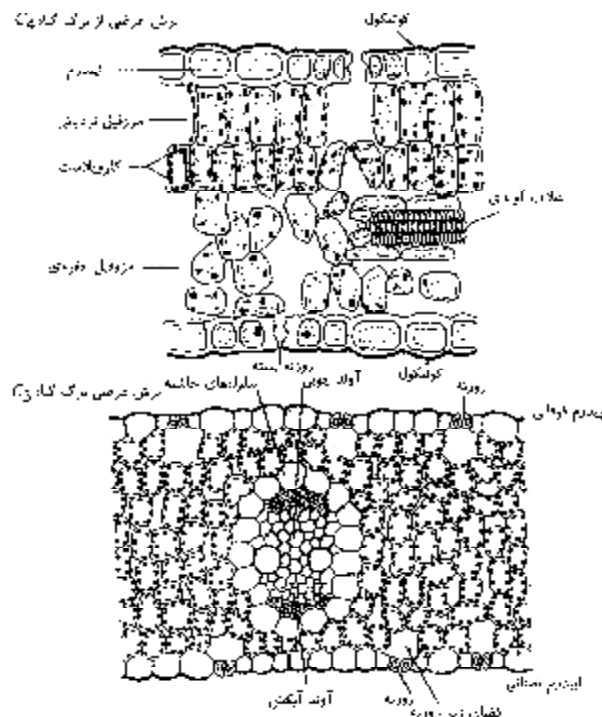
واسلک معروف است. گیاهان C_4 دارای ویژگی‌های فیزیولوژیکی، آناتومیکی و بیوشیمیایی متفاوتی از گیاهان C_3 هستند.

در گیاهان C_3 تثبیت CO_2 در سلول‌های فتوسنتزی حاوی کلروپلاست به نام سلول‌های مزوفیل صورت می‌گیرد، در حالی که در گیاهان C_4 تثبیت CO_2 در دو نوع سلول جداگانه حاوی کلروپلاست به نام سلول‌های مزوفیل و سلول‌های غلاف‌آوندی صورت می‌گیرد. عمل چرخه PCA مستلزم همکاری این دو نوع سلول است.

در گیاهان C_4 ، سلول‌های غلاف‌آوندی یک لایه از سلول‌های بزرگ پارانشیمی هستند که دستجات آوندی را احاطه کرده‌اند و خود این سلول‌ها به وسیله لایه‌ای از سلول‌های کوچک مزوفیل احاطه شده‌اند. کلروپلاست سلول‌های غلاف‌آوندی گیاهان C_4 بزرگ و فاقد گرانا و یا دارای گرانای با تکامل کم‌تری هستند و دارای دانه‌های نشاسته خیلی بزرگ هستند، ولی کلروپلاست مزوفیل در گیاهان C_4 کوچک و حاوی گرانای تکامل یافته‌تری است و مقدار کمی نشاسته در آن‌ها ذخیره می‌شود. کلروپلاست سلول‌های غلاف‌آوندی گیاهان C_4 فعالیت PSII پایینی دارند. بنابراین در این سلول‌ها O_2 کمی تولید می‌شود و فعالیت تنفس نوری در این سلول‌ها پایین می‌باشد. همچنین در این گیاهان فاصله بین هر یک از سلول‌های مزوفیل کلروفیل‌دار تا نزدیک‌ترین سلول غلاف‌آوندی بیش از دو یا سه سلول مزوفیل کلروفیل‌دار نیست، در حالی که در گیاهان C_3 بیش از یک سلول مزوفیل کلروفیل‌دار تا غلاف‌آوندی فاصله است.

شبکه گسترده‌ای از پلاسمودسماتا تا سلول‌های مزوفیل و غلاف‌آوندی را به یکدیگر وصل می‌کنند و متابولیت‌های چرخه PCA از آن‌ها عبور می‌کنند. سلول‌های غلاف‌آوندی در برگ‌های گیاهان C_3 یا تعداد کمی کلروپلاست دارد یا اصلاً ندارند و یا از سایر سلول‌های مزوفیل کلروفیل‌دار قابل تشخیص و تمایز نیستند.

* نکته: به ساختمان برگ در گیاهان C_4 ، اصطلاح کرانز گفته می‌شود.



برش عرضی برگ‌های گیاهان C_4, C_3

چرخه PCA دارای 4 مرحله است:

(1) آسمیلاسیون CO_2 :

کربوکسیلاسیون فسفوانیول پیرووات (PEP) به اسیدهای 4 کربنه (ملات یا آسپاراتات) در سلول‌های مزوفیل صورت می‌گیرد.

(2) انتقال اسیدهای 4 کربنه از سلول‌های مزوفیل به سلول‌های غلاف آوندی

(3) دکربوکسیلاسیون اسیدهای 4 کربنه

در سلول‌های غلاف آوندی صورت می‌گیرد و CO_2 در این سلول‌ها آزاد می‌شود (که این CO_2 از طریق چرخه PCR در کلروپلاست غلاف آوندی به کربوهیدرات احیاء می‌شود).

(4) بازگشت اسید سه کربنه:

اسید سه کربنه ناشی از دکربوکسیلاسیون به سلول‌های مزوفیل باز می‌گردد و PEP مجدداً بازسازی می‌شود.

گیاهان C_4 را در این مسیر به سه گروه تقسیم‌بندی می‌کنند. این گروه‌ها از نظر اسید 4 کربنه که به غلاف آوندی منتقل می‌شود (ملات و آسپاراتات) و روش دکربوکسیلاسیون و آنزیمی که باعث آزاد شدن CO_2 در سلول‌های غلاف آوندی

می‌شود تقسیم‌بندی می‌کنند. این سه گروه عبارتند از:

1- گروه آنزیم مالیک وابسته به NADP (NADP-ME)

2- گروه آنزیم مالیک وابسته به NAD (NAD-ME)

3- گروه آنزیم فسفواینول پیرووات کربوکسی کیناز (PEP-CK)

گروه آنزیم مالیک وابسته به NADP (NADP-ME)

در این گروه پس از تولید اگزالواستات در سیتوسول سلول‌های مزوفیل، اگزالواستات تولیدی وارد کلروپلاست شده و با صرف یک NADPH تبدیل به مالات می‌گردد. سپس اسید مالیک تولیدی وارد سلول‌های غلاف آوندی می‌شود و تحت تأثیر آنزیم مالیک وابسته به NADP و با تولید یک NADPH دکربوکسیله می‌شود و یک ترکیب سه‌کربنه و یک مولکول CO_2 تولید می‌کند. این اسید 3 کربنه (پیرووات) به مزوفیل برمی‌گردد. CO_2 تولیدی نیز وارد چرخه کلوین می‌شود. پیرووات تولیدی وارد سلول‌های مزوفیل می‌شود و با صرف 2ATP و PEP تحت تأثیر آنزیم پیرووات ارتوفسفات دی کیناز (POPDK) تبدیل می‌شود. PEP تولیدی از کلروپلاست خارج شده و مجدداً در چرخه قرار می‌گیرد. در این مسیر برای تثبیت هر کربن، 2 مولکول ATP در مسیر تغلیظ CO_2 و 3 مولکول ATP و 2NADPH در سیکل کلوین (PCR) مصرف می‌شود بنابراین 5ATP و 2NADPH مصرف می‌گردد. این مسیر در نیشکر، سورگوم و ذرت دیده می‌شود.

گروه آنزیم مالیک وابسته به NAD (NAD-ME)

در گیاهان دارای این مسیر اگزالواستات تولیدی در سیتوسول سلول‌های مزوفیل به آسپاراتات تبدیل شده و آسپاراتات وارد سلول‌های غلاف آوندی می‌شوند و در آنجا مجدداً به اگزالواستات تبدیل می‌شود و اگزالواستات در میتوکندری تبدیل به مالات می‌گردد سپس مالات تحت تأثیر آنزیم مالیک وابسته به NAD، تبدیل به پیرووات و CO_2 می‌شود. طی این مسیر 5ATP و 2NADPH مصرف می‌شود تا یک CO_2 تثبیت شود. این مسیر تثبیتی CO_2 در تاجر خروس و ارزن دیده می‌شود.

گروه آنزیم فسفواینول پیرووات کربوکسی کیناز (PEP-CK)

در این مسیر مانند مسیر دوم، PEP ابتدا به اگزالواستات و سپس به آسپاراتات تبدیل شده و سپس آسپاراتات به غلاف آوندی منتقل می‌شوند. آسپاراتات منتقل شده به غلاف آوندی تبدیل به اگزالواستات می‌شود. اگزالواستات نیز تحت تأثیر آنزیم فسفواینول پیرووات کربوکسی کیناز (PEP-CK) با آزاد کردن یک مولکول CO_2 و مصرف یک ATP تبدیل به

PEP می‌شود که PEP به مزوفیل برمی‌گردد. در این مسیر 4 تا ATP و 2 تا NADPH برای تثبیت هر مولکول CO_2 نیاز است. این مسیر در علف گینه دیده می‌شود.

مقایسه سه نوع چرخه آسیملاسیون کربن فتوسنتزی C_4

مثال	اولین اسید 3 کربنه که به سلول‌های مزوفیل برمی‌گردد	نام چرخه	آنزیم دکربوکسیله کننده	اولین اسید 4 کربنه منتقل شده به سلول غلاف آوندی
ذرت، نیشکر، سورگوم	پیرووات	NADP-ME	مالیک وابسته به NADP	مالات
ارزون، تاج خروس	آلانین	NAD-ME	مالیک وابسته به NAD	آسپاراتات
علف گینه	آلانین-پیرووات	PEP-CK	فسفواینول پیرووات کربوکسی کیناز	آسپاراتات

نقش چرخه PCA در گیاهان C_4 این است که CO_2 را به‌طور کارآمد از اتمسفر به سلول‌های غلاف آوندی یعنی جایی که آنزیم‌های چرخه PCR فعال هستند، انتقال می‌دهد و این انتقال سبب افزایش غلظت CO_2 در سلول‌های غلاف آوندی نسبت به غلظت آن در هوا می‌شود و غلظت CO_2 در سلول‌های غلاف آوندی گیاهان C_4 حدود 8 تا 10 برابر غلظت CO_2 در سلول‌های مزوفیل گیاهان C_3 می‌باشد. افزایش غلظت CO_2 در محل کربوکسیلاسیون RUBP در سلول‌های غلاف آوندی گیاهان C_4 سبب جلوگیری از فعالیت اکسیژنازی رابیسکو می‌شود و در نتیجه تنفس نوری در این گیاهان ناچیز خواهد بود.

* نکته: نقش اصلی چرخه PCA در گیاهان C_4 تبدیل محلول رقیق CO_2 در سلول‌های مزوفیل به محلول غلیظ آن در سلول‌های غلاف آوندی است.

گیاهان C_4 ، آسیملاسیون کربن را با سرعتی 2 تا 3 برابر گیاهان C_3 انجام می‌دهند که در این بین به ازاء تثبیت هر مولکول CO_2 ، 2 مولکول ATP اضافی نسبت به گیاهان C_3 برای تبدیل پیرووات به فسفواینول پیرووات مصرف می‌کنند.

برای انتقال هر مولکول CO_2 به سلول‌های غلاف آوندی نیاز به دو مولکول ATP می‌باشد، بنابراین به‌طور خالص برای احیاء هر مولکول CO_2 نیاز به 5 مولکول ATP و 2 مولکول NADPH از طریق دو چرخه PCR و PCA می‌باشد و چون نیاز به انرژی گیاهان C_4 برای فتوسنتز در شرایط عدم وجود تنفس نوری از گیاهان C_3 بالاتر است. بنابراین در شرایط عادی نیاز کوانتومی گیاهان C_4 برای فتوسنتز در شرایط عدم وجود تنفس نوری از گیاهان C_3 بالاتر است، بنابراین در شرایط عادی نیاز کوانتومی گیاهان C_4 برای تثبیت مولکول CO_2 از گیاهان C_3 بیش‌تر می‌باشد.

* نکته: عواملی نظیر درجه حرارت‌های بالا، تعادل بین فتوسنتز و تنفس نوری گیاهان C_3 را برهم می‌زند و سبب افزایش تنفس نوری در این گیاهان می‌شود و در نتیجه نیاز کوانتومی این گیاهان را افزایش می‌دهد، در مناطق گرم و خشک، چرخه PCA باعث کاهش تنفس نوری و کاهش تلفات آب می‌گردد.

متابولیسم کراسولاسه اسید (CAM) Crossulaceae Acid Metabolism

گیاهان CAM در طول شب روزنه‌های خود را باز نگه می‌دارند و اسیمیلاسیون CO_3 ، طی شب صورت می‌گیرد. کربوکسیلاسیون فسفوانیول پیرووات (PEP) به اگزالواستات (OAA) در سیتوسول سلول‌های مزوفیل توسط آنزیم فسفوانیول پیرووات کربوکسیلاز صورت می‌گیرد. اگزالواستات تولیدی توسط آنزیم مالات دهیدروژناز وابسته به NADH به مالات احیاء می‌شود و این اسید 4 کربنه تولیدی به صورت اسید مالیک در واکوئل‌های بزرگ سلول‌های مزوفیل گیاهان CAM تجمع می‌یابد.

در گیاهان CAM در روز روزنه‌ها بسته هستند و از تلفات آب و جذب بیش تر CO_2 جلوگیری می‌شود. اسید مالیک از واکوئل‌ها خارج می‌شود و عمل دکربوکسیلاسیون آن در سیتوسول سلول‌های مزوفیل توسط آنزیم مالیک وابسته به NADP و یا دکربوکسیلاسیون اگزالواستات توسط آنزیم PEP- کربوکسی کیناز صورت می‌گیرد. بنابراین خاصیت اسیدی برگ‌ها در روز کاهش می‌یابد و چون روزنه‌ها در روز بسته هستند، بنابراین CO_2 آزاد شده در درون برگ نمی‌تواند از برگ خارج شود، در نتیجه به کلروپلاست انتشار یافته و از طریق چرخه PCR (چرخه کلونین) به تریوز فسفات تبدیل می‌شود. کلروپلاست گیاهان CAM مانند گیاهان C_3 گرانبایی است. بالا بودن غلظت داخلی CO_2 به کربوکسیلاسیون RUBP کمک می‌نماید و از اکسیژناسیون RUBP جلوگیری می‌کند و در نتیجه از تنفس نوری جلوگیری می‌شود. برای انجام واکنش کربوکسیلاسیون در شب PEP مورد نیاز از طریق تجزیه نشاسته و سایر قندهای ذخیره‌ای و توسط مسیر گلیکولیز حاصل می‌شود.

در گیاهان CAM برای تثبیت هر مولکول CO_2 نیاز به دو مولکول NADPH و 6 مولکول ATP می‌باشد.

مقایسه گیاهان C_4 و گیاهان CAM

گیاهان CAM از نظر تکاملی قدیمی‌تر از گیاهان C_4 هستند و مکانیزم‌های فیزیولوژیکی این گیاهان تا حدودی شبیه چرخه PCA در گیاهان C_4 است. در هر دو مکانیزم، کربوکسیلاسیون فسفوانیول پیرووات و تولید اسیدهای چهارکربنه توسط آنزیم PEP – کربوکسیلاز سیتوسولی صورت می‌گیرد و اسیدهای چهارکربنه تولیدی نیز دکربوکسیله شده و در

نهایت CO_2 ناشی از دکربوکسیلاسیون در چرخه PCR تثبیت می‌شود، این دو چرخه دارای تفاوت‌های اساسی زیر هستند:

1- در گیاهان CAM از نظر زمانی بین تشکیل اسیدهای 4 کربنه (در سلول‌های مزوفیل و در شب) و دکربوکسیلاسیون اسیدهای 4 کربنه و تثبیت مجدد CO_2 (در سلول‌های مزوفیل و در روز) جدایی وجود دارد اما در گیاهان C_4 محل تشکیل اسیدهای 4 کربنه در سلول‌های مزوفیل و محل تثبیت مجدد CO_2 توسط چرخه PCR در سلول‌های غلاف آوندی است و این جدایی از نظر مکانی است.

* نکته: گیاهان CAM از نظر خصوصیات آناتومیکی شبیه گیاهان C_3 هستند و هر دو چرخه PCA و PCR در آن‌ها در سلول‌های مزوفیل صورت می‌گیرد.

2- در گیاهان CAM برخلاف گیاهان C_4 ، واکنش‌ها فقط از نظر زمانی به صورت چرخه‌ای هستند و ترکیبات حدواسط کربنی به صورت چرخه‌ای نمی‌باشند، یعنی این که فسفوااینول پیرووات مورد نیاز برای واکنش دکربوکسیلاسیون به جای عمل بازسازی مجدد آن از هیدرولیز کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای تأمین می‌شود.

3- در گیاهان C_4 نور سبب افزایش فعالیت آنزیم فسفوااینول پیرووات دکربوکسیلاز و کاهش حساسیت آن به بازداری مالیات می‌گردد. در گیاهان CAM نور سبب کاهش فعالیت این آنزیم و افزایش حساسیت آن به بازداری مالیات می‌شود ولی تاریکی افزایش فعالیت این آنزیم و کاهش حساسیت آن به بازداری مالیات را به دنبال دارد.

برخی از گیاهان CAM متناسب با شرایط محیطی، درجه CAM بودن خود را تنظیم می‌نمایند و یا به عبارتی دیگر به صورت CAM اختیاری عمل می‌کنند. و در شرایط عادی دارای سیستم C_3 هستند. ولی در شرایط تنش دارای سیستم فتوسنتزی CAM می‌باشند. به عنوان مثال گیاهان فوق در شرایط رطوبت فراوان، CO_2 را از طریق چرخه PCR تثبیت می‌کنند، ولی در شرایط گرم و خشک سیستم فتوسنتزی CAM در آن‌ها توسعه یافته و CO_2 را در شب تثبیت می‌کنند.

CAM اجباری در شرایطی است که این گیاهان قادر نباشند مسیر فتوسنتزی خود را تحت شرایط مناسب به سیستم فتوسنتزی سه کربنه تغییر دهند.

گیاهان CAM در محیط‌های گرم، خشک و بیابانی و هم‌چنین خاک‌های کم‌عمق شنی با رطوبت ناچیز نسبت به سایر گیاهان دارای قدرت رقابت بالاتری هستند، هم‌چنین راندمان مصرف آب بالاتری نیز نسبت به گیاهان C_3 ، C_4 دارند زیرا این گیاهان در شب‌های خنک بیابان روزه‌های خود را بازنگه‌دارند و جذب CO_2 در شرایطی صورت می‌گیرد که تبخیر

آب به صورت تعرق بسیار اندک است ولی در عوض در طی روزهای گرم و خشک بیابان، روزنه‌های خود را بسته نگه داشته و از این طریق میزان تعرق را کاهش می‌دهند و با استفاده از رطوبت ذخیره شده، تثبیت CO_2 را در شب انجام می‌دهند. گیاهان CAM در شرایط مناسب رطوبتی دارای رشد کمی هستند. اما در شرایط کم‌آبی به راحتی به فتوسنتز خود ادامه می‌دهند در حالی که در این شرایط فتوسنتز گیاهان C_3 متوقف می‌شود و جذب CO_2 در گیاهان C_4 نیز کاهش می‌یابد. گیاهان CAM در شرایط تنش خشکی طولانی مدت قادر هستند از خروج CO_2 آزاد شده طی تنفس، به دلیل بسته بودن روزنه‌ها در روز جلوگیری کرده و آن را مجدداً تثبیت نمایند و با جلوگیری از خروج CO_2 امکان حفظ وزن خشک گیاه طی دوره تنش طولانی مدت فراهم می‌شود.

ظرفیت گیاهان CAM برای ذخیره اسید مالیک در واکوئل‌های آن‌ها پایین است و نمی‌تواند مقادیر زیادی از CO_2 مورد نیاز برای فتوسنتز را از دوره تاریکی به دوره روشنایی منتقل کنند هم‌چنین سرعت جذب CO_2 در گیاهان CAM نیز محدود است. بنابراین در حالت کلی راندمان فتوسنتز گیاهان CAM پایین می‌باشد.

تفاوت بین گیاهان C_4 , C_3

راندمان مصرف آب (WUE) Water Use Efficiency

راندمان مصرف آب عبارت است از نسبت مقدار ماده خشک تولیدی به میزان آب مصرفی. آنزیم PEP – کربوکسیلاز در گیاهان C_4 نسبت به رابیسکو دارای قدرت ترکیب‌پذیری بسیار بالایی با HCO_3^- می‌باشد و با غلظتی از CO_2 که معادل غلظت CO_2 هوا می‌باشد اشباع می‌گردد و هم‌چنین گیاهان C_4 با بسته نگاه داشتن روزنه و حفظ آب، CO_2 را با سرعتی معادل و یا بیش‌تر از گیاهان C_3 تثبیت می‌کنند و با تلغیظ CO_2 در سلول‌های غلاف آوندی غلظت آن را برای آنزیم رابیسکو افزایش می‌دهد. در نتیجه مقاومت مزوفیل (m) را کاهش می‌دهد و از این طریق تنفس نوری را نیز متوقف می‌کند. در حای که در گیاهان C_3 به علت قدرت ترکیب‌پذیری پایین رابیسکو با CO_2 دارای مقاومت مزوفیلی بالاتری نسبت به گیاهان C_4 هستند و برای جذب CO_2 مورد نیاز بایستی روزنه‌های خود را بیش‌تر باز نمایند و به ازاء جذب هر واحد CO_2 مقدار آب بیش‌تری از دست خواهند داد. هم‌چنین گیاهان C_4 دارای تعداد روزنه‌ای کم‌تر و روزنه‌های کوچک‌تری نسبت به گیاهان C_3 می‌باشند. در نتیجه مقاومت (rs) روزنه‌ای در گیاهان C_4 بیش‌تر از گیاهان C_3 می‌باشد و تعریق در آن‌ها نیز کم‌تر می‌باشد. بنابراین راندمان مصرف آب در گیاهان C_4 از گیاهان C_3 بیش‌تر است.

* نکته: در درجه حرارت‌های بالا، راندمان مصرف آب در گیاهان C_4 نسبت به گیاهان C_3 بیش‌تر است زیرا در این

درجه حرارت‌ها فعالیت اکسیژنازی رابیسکو در گیاهان C_3 افزایش می‌یابد و این امر موجب افزایش تنفس نوری و افزایش مقاومت مزوفیلی و در نهایت کاهش راندمان فتوسنتزی آن‌ها می‌گردد.

* نکته: راندمان مصرف آب در گیاهان CAM بیش‌تر از گیاهان C_3 , C_4 می‌باشد زیرا گیاهان CAM با جذب CO_2 در شب، رطوبت کم‌تری را از دست می‌دهند و همچنین تعداد روزنه‌ها در سطح برگ این گیاهان کم‌تر از تعداد روزنه در سطح برگ گیاهان C_3 , C_4 می‌باشد.

تثبیت ^{13}C , ^{12}C

در طبیعت دو ایزوتوپ پایدار غیر رادیواکتیو ^{13}C , ^{12}C قسمت عمده کربن اتمسفر را در قالب $^{12}CO_2$, $^{13}CO_2$ تشکیل می‌دهند. ($^{12}CO_2$ حدود 98/18 درصد و $^{13}CO_2$ حدود 1/1 درصد کل CO_2 اتمسفر هوا) در بافت‌های گیاهی در شرایط خشکی نسبت $\frac{^{13}C}{^{12}C}$ پایین است.

بین گیاهان C_4 , C_3 از نظر تثبیت $^{13}CO_2$ در فتوسنتز تفاوت وجود دارد و نسبت $\frac{^{13}C}{^{12}C}$ در گیاهان C_4 بیش‌تر از گیاهان C_3 است. دلیل این امر در این است که آنزیم رابیسکو در گیاهان C_3 , $^{12}CO_2$ را بیش‌تر از $^{13}CO_2$ تثبیت می‌کند. اما در گیاهان C_4 , آنزیم PEP – کربوکسیلاز این دو ایزوتوپ را بدون تبعیض تثبیت می‌کند و تغلیظ $^{13}CO_2$ در سلول‌های غلاف آوندی این گیاهان سبب می‌شود که رابیسکو در گیاهان C_4 هر دو ایزوتوپ را بدون تبعیض تثبیت کند.

راندمان استفاده از نیتروژن (NUE) Nitrogen Use Efficiency

راندمان مصرف نیتروژن عبارت است از مقدار فتوسنتز به ازاء هر گرم نیتروژن مصرفی در گیاه

$$NUE = \frac{ph}{NA}$$

NA: مقدار نیتروژن در واحد سطح برگ (A)

Ph: میزان فتوسنتز

در گیاهان C_4 در مقایسه با گیاهان C_3 راندمان استفاده از نیتروژن بیش‌تر است همچنین نیاز آن‌ها به نیتروژن نیز کم‌تر می‌باشد. گیاهان C_3 به دلیل جبران راندمان پایین ناشی از تنفس نوری مقادیر زیادی آنزیم رابیسکو تولید می‌کنند (50٪ کل نیتروژن گیاه صرف ساخت آنزیم رابیسکو می‌شود) بنابراین راندمان استفاده از نیتروژن در گیاهان C_3 پایین است.

گیاهان C_4 برای رسیدن به سرعت مشخصی از فتوسنتز نیاز به رابیسکو کمتری دارد و در نتیجه به نیتروژن کمتری نیز نیاز دارند.

سرعت فتوسنتز

سرعت فتوسنتز در گیاهان C_4 دو برابر سرعت فتوسنتز در گیاهان C_3 است و کارایی فتوسنتز خالص در گیاهان C_3 پایین‌تر از گیاهان C_4 است. عملکرد کوانتوم نیز در هوای معمولی در گیاهان C_3 بیش‌تر از عملکرد کوانتوم در گیاهان C_4 است.

سرعت فتوسنتز خالص در گیاهان C_3 با افزایش غلظت اکسیژن به دلیل افزایش تنفس نوری کاهش می‌یابد ولی این فرایند در گیاهان C_4 به دلیل عدم وجود تنفس نوری بدون تغییر باقی می‌ماند.

ظرفیت فتوسنتزی خالص در گیاهان C_4 بالا، در گیاهان C_3 متوسط و در گیاهان CAM در روز کم و در تاریکی متوسط می‌باشد. تولید ماده خشک در گیاهان C_4 بالا، گیاهان C_3 متوسط و در گیاهان CAM پایین می‌باشد.

سازگاری و پراکنش

از نظر اکولوژیکی گیاهان C_3 از گیاهان C_4 و CAM قدیمی‌تر هستند. گیاهان C_3 در مناطق سرد و مرطوب، گیاهان C_4 در مناطق گرم و مرطوب و گیاهان CAM در شرایط خشک و غیرقابل پیش‌بینی از لحاظ بارندگی یافت می‌شوند.

پراکنش گیاهان C_4 بیش‌تر در مناطق پست و کم ارتفاع می‌باشد ولی گیاهان C_3 بیش‌تر در ارتفاعات یافت می‌شوند، هم‌چنین هرچه از استوا به سمت قطبین حرکت کنیم (افزایش عرض جغرافیایی) و با افزایش ارتفاع از سطح دریا به دلیل کاهش درجه حرارت، پراکنش گیاهان C_4 اغلب کاهش می‌یابد.

بهترین درجه حرارت برای فتوسنتز خالص گیاهان C_4 بین 30 تا 35°C و برای گیاهان C_3 عموماً کم‌تر از 25°C است.

در درجه حرارت‌های بالا ($30-35^{\circ}\text{C}$) سرعت فتوسنتز خالص در گیاهان C_4 ممکن است بیش از 2 برابر سرعت فتوسنتز در گیاهان C_3 باشد.

اختصاص مواد به اندام‌های مختلف

در شرایط تنش‌های محیطی نظیر تنش خشکی، گرما، شوری و کمبود نیتروژن در خاک، گیاهان C_3 مواد فتوسنتزی

بیش‌تری را به ریشه‌های خود اختصاص می‌دهند و نسبت ریشه به تاج ($\frac{S}{R}$) در آن‌ها افزایش می‌یابد در حالی‌که این

نسبت در گیاهان C_4 کاهش می‌یابد.

فتوسنتز در برگ

برگ‌ها از آغازه‌هایی به وجود می‌آیند که به‌طور منظم در طرفین مریستم انتهایی ساقه به‌وجود می‌آیند. آغاز همان بافت‌های سازنده برگ یا پریموردیا می‌باشد. فاصله زمانی بین پیدایش دو آغاز متوالی برگ را پلاستوکرون Plastochron می‌گویند، در حالی که فیلوکرون Phyllochron به فاصله زمانی بین پیدایش دو برگ متوالی را گویند که با پلاستوکرون متفاوت است. عواملی نظیر افزایش درجه حرارت سرعت پلاستوکرون و فیلوکرون را افزایش می‌دهد و به عبارتی میزان پلاستوکرون را کاهش می‌دهد.

مقدار نور جذب شده توسط گیاه علاوه بر خاصیت آناتومیکی برگ‌ها، به حرکت کلروپلاست‌ها در سلول و حرکت برگ‌ها نیز بستگی دارد. وقتی که غلظت جریان فوتون رسیده به برگ کم‌تر از سطح اشباع نوری فتوسنتز باشد کلروپلاست‌ها به‌صورت موازی سطح برگ و عمود بر جهت تابش نور در سطح سلول تجمع می‌یابند، ولی زمانی که غلظت جریان فوتون خیلی زیاد باشد کلروپلاست‌ها در طول دیواره سلولی حرکت نموده، و موازی با جهت تابش نور قرار می‌گیرند و دستگاه فتوسنتزی را از آسیب تشعشع زیاد حفظ می‌نمایند.

دریافت پیام‌های نوری در سیتوپلاسم صورت می‌گیرد و سبب حرکت کلروپلاست در طول رشته‌های اکتینی در سیتوپلاسم می‌گردد.

* نکته: به حرکت کلروپلاست‌ها در درون سلول جهت دریافت حداکثر نور فتوتاکی می‌گویند.

بسیاری از گیاهان قادر هستند که وضعیت برگ‌های خود را در جهت نور خورشید تغییر دهند. علت حرکت برگ‌ها تورم غیر یکنواخت سلول‌های پلونیوس Pulyinus است که در قاعده برگ یا برگچه و محل اتصال پهنک و دم‌برگ قرار دارند. به برگ‌هایی که در خلاف جهت حرکت خورشید حرکت می‌کنند **باراهلیوتروفیک** گویند. این حالت برگ‌ها به گیاه کمک می‌کند که برگ‌ها گرمای کم‌تری دریافت کرده و آب کم‌تری نیز از دست می‌دهند. به برگ‌هایی که در جهت حرکت خورشید حرکت می‌کند و حداکثر نور را از طریق تعقیب خورشید جذب می‌کنند **دیاهلیوتروفیک** گویند.

برک‌هایی نظیر برگ گیاهان سایه پسند که در نور ضعیف رشد می‌کنند، اگر در معرض نور شدید قرار گیرند، دچار آسیب‌دیدگی نوری می‌شوند که به این پدیده **بازدارندگی نوری Photoinhibition** گویند. این پدیده سرعت فتوسنتز را کاهش داده و سبب آسیب به انتقال الکترون و فسفوریلاسیون نوری می‌گردد. بازدارندگی نوری در گیاهان سایه‌پسند

بیش تر از گیاهان نورپسند اتفاق می افتد.

سانفلکس (چشمه های نوری) Sunflecks پرتوهای نوری هستند که از قسمت های بدون برگ کانوپی و در اثر بازشدن موقتی کانوپی عبور می کنند و با حرکت خورشید آن ها نیز حرکت می کنند. در مدت زمان کوتاه پس از تابش سانفلکس کارآیی فتوسنتزی کارآیی سانفلکس از نور معمولی بیش تر است ولی بعد از آن برگ ها به اشباع نوری می رسند و کارآیی فتوسنتزی سانفلکس کاهش می یابد.

اپیدرم برگ دارای منافذی است که تبادل گازها بین هوای فضای داخلی برگ و محیط اطراف برگ از طریق این منافذ صورت می گیرد. این منافذ از طریق یک جفت سلول به نام سلول های محافظ احاطه شده اند و این سلول ها نیز اغلب توسط سلول های تمایز یافته به نام سلول های کمکی احاطه شده اند. جذب و از دست دادن آب توسط سلول های روزنه ای سبب بازوبسته شدن روزنه ها می گردد. روزنه ها دو فرآیند جذب CO₂ برای فتوسنتز و اتلاف آب از طریق تعرق را کنترل می کنند.

در برگ تک لبه ای، روزنه ها به تعداد مساوی در سطح بالایی و زیرین برگ یافت می شوند ولی در دولبه ای ها در سطح زیرین برگ تعداد روزنه ها بیش تر از سطح بالایی آن است.

اثر عوامل محیطی بر فتوسنتز

نور

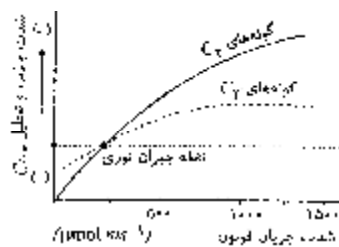
تغییرات مقدار فتوسنتز (PN) به علت تغییر در میزان تشعشع است. با اندازه گیری سرعت تثبیت CO₂ در برگ های سالم و با تغییر شدت نوری می توان منحنی تثبیت CO₂ را در مقادیر مختلف نور ترسیم کرد. منحنی حاصل به منحنی نور معروف است. نقطه شروع این منحنی تاریکی کامل است. در شدت نور خیلی پایین مقادیر CO₂ آزاد شده در اثر تنفس تاریکی از مقدار CO₂ جذب شده در اثر فتوسنتز بیش تر است و در نتیجه تثبیت CO₂ منفی است با افزایش شدت نور همراه با افزایش فتوسنتز، جذب CO₂ نیز افزایش می یابد و خروج CO₂ در گیاه به صفر می رسد و گیاه شروع به تثبیت CO₂ می کند.

* نکته:

شدت نوری که در آن میزان CO₂ جذب شده در فتوسنتز مساوی میزان CO₂ دفع شده از طریق تنفس است را نقطه جبران نوری (Lcp) Light Compensation Point گویند. در ای نقطه فتوسنتز و تنفس به تعادل می رسند و سرعت

تبادل CO_2 Light Exchange Rate (CER) برابر با صفر است که بسته به مرحله رشد نمو گیاه تغییر می‌کند. نقطه جبران نوری در گیاهان سایه‌پسند (حدود 1 تا 5 میکرومول فوتون بر متر مربع بر ثانیه) به دلیل آهسته بودن سرعت نتفس کم‌تر از گیاهان نورپسند (حدود 10 تا 20 میکرومول فوتون بر متر مربع بر ثانیه) است. نقطه جبران نوری در گیاهان C_4 که اغلب نورپسند هستند بالاتر از گیاهان C_3 است.

با افزایش شدت نور میزان فتوسنتز تا نقطه جبران نوری افزایش می‌یابد. تا نقطه جبران نوری قسمت خطیب واکنش فتوسنتز نسبت به افزایش شدت نور به دست می‌آید. تا این مرحله فرآیند فتوسنتز به وسیله نور محدود می‌شود. پس از نقطه جبران نوری به ازاء هر واحد افزایش شدت نور سرعت فتوسنتز و تبادل CO_2 با سرعت کم‌تری افزایش می‌یابد و از قانون بازده نزولی تبعیت می‌کند تا این که گیاه به نقطه اشباع نوری برسد. پس با افزایش تشعشع پس از نقطه جبران نوری فتوسنتز افزایش می‌یابد و هرچه عملکرد کوانتوم بیشتر باشد شیب منحنی در این قسمت تندتر خواهد بود. یعنی این که از کوانتوم‌های نوری بهتر استفاده می‌شود (شکل 3-2).



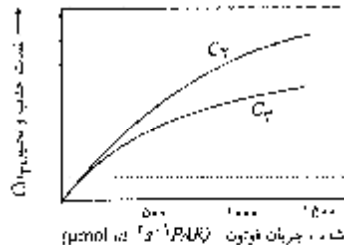
منحنی واکنش آسیمیلاسیون CO_2 نسبت به شدت جریان فوتون

علت اصلی رسیدن به اشباع نوری، محدودیت عواملی نظیر دی‌اکسید کربن می‌باشد به عبارت دیگر می‌توان با افزایش غلظت دی‌اکسید کربن، سرعت فتوسنتز در نقطه اشباع نوری و هم‌چنین شدت تابشی که در آن اشباع اتفاق می‌افتد را افزایش داد. اغلب گیاهان C_3 در شرایط معمولی قبل از رسیدن به نور کامل خورشید و رسیدن شدت تابش به 25 تا 50 درصد نور کامل خورشید فتوسنتز به اشباع می‌رسد. ولی در گیاهان C_3 اغلب به اشباع نوری نمی‌رسند و بسیاری از گونه‌های C_4 قادرند حتی در سطح نوری معادل نور کامل خورشید بر شدت فتوسنتز خود بیافزایند، زیرا گیاهان فوق قادرند حتی در سطح نوری بالا قادر به استفاده از انرژی بیشتری برای کربوکسیلاسیون فسفوانیول پیرووات هستند.

گیاهان C_3 در شدت نورهای کم و دماهای پایین کارایی بهتری نسبت به گیاهان C_4 دارند، ولی برعکس در شدت نورهای بالا و دماهای زیاد گیاهان C_4 دارای کارایی بهتری نسبت به گیاهان C_3 هستند.

میزان نقطه اشباع نوری گیاه سایه‌پسند کم‌تر از گیاهان نورپسند است اما عملکرد کوانتوم در این گیاهان علی‌رغم

تفاوت در عادت رشدی‌شان برابر است.



منحنی مقایسه نقطه اشباع نوری بین گیاهان C_4 و C_3

تفاوت گیاهان نورپسند و سایه‌پسند

- 1- مقدار کلروفیل در برگ‌های گیاهان سایه‌پسند بیش‌تر است و هم‌چنین کلروفیل b به a و میزان کاروتنوئید نیز در آن‌ها بالا می‌باشد. در عوض غلظت پروتئین محلول و رابیسکو نیز در برگ‌های رشد یافته در آفتاب بیش‌تر است.
- 2- برگ‌های سایه‌پسند نازک‌تر بوده و دارای سطح برگ ویژه برگ بیش‌تر نسبت به برگ‌های نورپسند هستند.
- 3- نسبت سطح سلول‌های مزوفیل به سطح برگ (سطح داخلی برگ) ضخامت پارانشیم نرده‌ای تراکم روزه‌ها و میزان کلروپلاست در واحد سطح برگ در گیاهان نورپسند نسبت به گیاهان سایه‌پسند بالاتر است.
- 4- برگ‌های گیاهان نورپسند نسبت به گیاهان سایه‌پسند از نظر تنفس میتوکندریایی، فعالیت فتوسیستم I و II سرعت انتقال الکترون، فعالیت ATP سنتاز، فعالیت RUBP کربوکسیلاز، راندمان کربوکسیلاسیون و فعالیت فتوسنتزی دارای فعالیت بالاتری هستند.
- 5- گیاهان نورپسند به دلیل بالا بودن ظرفیت انتقال الکترون و فعالیت بالای کربوکسیلاز در آن‌ها از نور شدید بهتر استفاده می‌نمایند. بنابراین عملکرد فتوسنتزی بالاتری دارند.
- 6- گیاهان سایه‌پسند برگ‌های خود را به شدت و کیفیت نور سازگار کرده‌اند به طوری که مرکز واکنش فتوسیستم II به فتوسیستم I در گیاهان سایه‌پسند 3 به 1 می‌باشد ولی در گیاهان نورپسند این نسبت 2 به 1 می‌باشد و این ویژگی جذب نور و انتقال انرژی را در محیط سایه برای گیاهان سایه‌پسند افزایش می‌دهد.

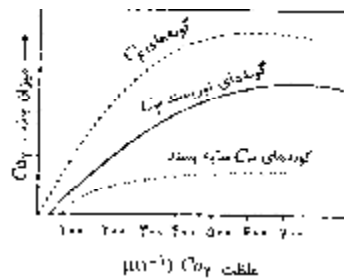
غلظت دی‌اکسید کربن

غلظت دی‌اکسید کربن حدود 250ppm در هوا است. با این غلظت کم CO_2 در جو، 85 تا 90 درصد وزن خشک گیاه از CO_2 جذب شده در فتوسنتز تشکیل شده است.

نقطه جبرانی CO_2 غلظتی از CO_2 است که در آن غلظت میزان فتوسنتز و تنفس برابر می‌باشد و میزان فتوسنتز خالص و تولید ماده خشک برابر صفر است. مقادیر نقطه جبرانی CO_2 در گیاهان C_4 (1-5ppm) پایین از گیاهان C_3 (4-60ppm) است. نقطه جبرانی CO_2 پایین (صفر یا حدود صفر) در گیاهان C_4 نشانگر سطح پایین تنفس نوری در این گیاهان است و این گیاهان در غلظت‌های ناچیز CO_2 قادرند فتوسنتز را در حد قابل توجهی انجام دهند.

نقطه اشباع CO_2 غلظتی از CO_2 است که با افزایش غلظت CO_2 بیش‌تر از آن دیگر افزایشی در فتوسنتز مشاهده نمی‌شود. نقطه اشباع CO_2 در گیاهان C_3 حدود 1500ppm است ولی در گیاهان C_4 بسیار پایین‌تر می‌باشد. بیش‌تر گیاهان C_4 در غلظت‌های CO_2 نزدیک به غلظت معمول آن در جو و یا کمی بیش‌تر از آن بدون توجه به شدت تابش به اشباع می‌رسند، علت این است که در گیاهان C_4 به دلیل وجود پمپ‌های تغلیظ CO_2 چرخه کلوین در سلول‌های غلاف آوندی و در محیطی اشباع از CO_2 صورت می‌گیرد و افزایش غلظت CO_2 اتمسفر تأثیر چندانی بر سرعت فتوسنتز ندارد (شکل 2-5)

در شدت‌های نور بالا و غلظت‌های پایین CO_2 عامل محدود کننده فتوسنتز، CO_2 می‌باشد. به عبارت دیگر ظرفیت کربوکسیلاسیون پایین می‌باشد. در چنین حالتی فتوسنتز از نظر میزان دسترسی به ریبولوز 1,5- بی‌فسفات است و تولید هر گونه RUBP مازاد بر نیاز کربوکسیلاسیون است.



منحنی پاسخ گیاهان C_3 و C_4 به غلظت دی‌اکسید کربن

در شدت‌های نور پایین و غلظت‌های بالای CO_2 عامل محدود کننده فتوسنتز، محدودیت تولید زیبولوز 1,5- بی‌فسفات می‌باشد در چنین شرایطی هر گونه ظرفیت اضافی برای کربوکسیلاسیون، استفاده غیر مفید از منابع است.

تأمین CO_2 برای فتوسنتز

برای انجام فتوسنتز، CO_2 باید از اتمسفر اطراف برگ به محل کربوکسیلاسیون آنزیم رابیسکو در کلروپلاست انتشار یابد.

برای انتشار نیاز به یک شیب غلظت CO_2 می‌باشد تا CO_2 از سطح برگ به کلروپلاست انتشار یابد. از آجایی که کوتیکو سطح برگ نسبت به CO_2 غیر قابل نفوذ است. بنابراین روزنه‌ها مسیر اصلی ورود CO_2 به داخل برگ هستند. در ابتدا CO_2 از اتمسفر و از طریق روزنه‌ها وارد فضای زیر روزنه‌ای می‌شود و سپس به فضای بین سلولی مزوفیل می‌رسد. تا این مرحله انتشار CO_2 از اتمسفر به فضای بین سلول‌های مزوفیل به صورت فاز گازی است باقی مسیر انتشار CO_2 یعنی از دیواره سلول‌های مزوفیل تا محل کربوکسیلاسیون رابیسکو به صورت فاز مایع است که انتشار CO_2 از لایه‌های آبی دیواره‌های سلولی در سلول مزوفیل شروع شده سپس از میا غشاء سلولی سیتوسول و کلروپلاست عبور می‌نماید تا به محل کربوکسیلاسیون برسد.

در طول مسیر انتشار CO_2 از اتمسفر به محل کربوکسیلاسیون یک سری مقاومت برای انتشار وجود دارد که عبارتند از:

1- مقاومت لایه مرزی (ra)

2- مقاومت روزنه‌ای (rs)

3- مقاومت مزوفیلی (rm)

مقاومت لایه مرزی (ra)

لایه مرزی Boundary Iayer یک لایه هوای نسبتاً ثابت (غیرمتحرک) در سطح برگ است که مقاومت آن برای انتشار CO_2 مقاومت لایه مرزی (ra) نامیده می‌شود. مقاومت لایه مرزی مقاومت بر سر راه عبور CO_2 از اتمسفر تا دهانه روزنه است. میزان مقاومت لایه مرزی بستگی به شکل برگ، اندازه برگ و سرعت باد دارد.

برگ‌های کوچک‌تر مقاومت لایه مرزی کم‌تری برای انتشار آب CO_2 و اتلاف حرارت دارند. برگ‌های صاف نسبت به برگ‌های مضرس و برگ‌های دارای پوشش کرکی متراکم به برگ‌های فاقد این پوشش مقاومت لایه مرزی بیش‌تری دارند.

باد ملایم هوای آزاد حاوی CO_2 اتمسفر را جایگزین هوای دارای مقادیر ناچیز CO_2 در اطراف برگ می‌کند و با کاهش مقاومت لایه مرزی موجب افزایش فتوسنتز خالص می‌ود. وزش بادهای شدید به علت ایجاد حالت پسابیدگی موجب بسته شدن روزنه‌ها و افزایش مقاومت روزنه‌ای شده و در نهایت سبب کاهش فتوسنتز خالص می‌شوند.

مقاومت روزنه‌ای (rs)

مقاومت روزنه‌ای (rs) مقاومت بر سر راه عبور CO_2 از دهانه روزنه تا دیواره سلول‌های مزوفیل است. مقاومت روزنه‌ای

بستگی به باز و بسته بودن روزنه‌ها، همچنین تعداد روزنه‌ها در واحد سطح برگ دارد. به عبارت دیگر هر چه روزنه بازتر و تعداد آن بیشتر باشد مقاومت روزنه‌ای نیز کمتر است. مقاومت لایه مرزی کوچک‌تر از مقاومت روزنه‌ای است و محدودیت اصلی عبور CO_2 به وسیله مقاومت روزنه‌ای ایجاد می‌شود.

عواملی مانند تنش خشکی که باعث بسته شدن روزنه‌ها می‌شوند باعث افزایش مقاومت روزنه‌ای می‌شوند و هدایت روزنه‌ای را کاهش می‌دهند. هدایت روزنه‌ای عکس مقاومت روزنه‌ای است.

میزان مقاومت روزنه‌ای (rs) در گیاهان C_4 به علت تعداد کم‌تر روزنه‌ها، همچنین بسته بودن بیشتر روزنه‌ها از گیاهان C_3 بیشتر است. در گیاهان C_3 که دارای روزنه‌های کاملاً باز هستند مقاومت روزنه‌ای همیشه کم‌تر از مجموع سایر مقاومت‌های داخل برگ است، ولی در گیاهان C_4 مقاومت‌های داخلی برگ آن قدر کوچک است که درجه باز بودن روزنه‌ها یکی از عوامل محدود کننده انتقال CO_2 به داخل برگ محسوب می‌شود.

مقاومت مزوفیلی (rm)

مقاومت مزوفیلی (rm) به مقاومت برای انتشار CO_2 در فاز مایع گفته می‌شود، به عبارتی مقاومت بر سر راه عبور CO_2 از دیواره سلول‌های مزوفیل تا محل کربوکسیلاسیون رابیسکو می‌باشد. در صورت باز بودن تمام روزنه‌ها، مقاومت فاز مایع نسبت به انتشار CO_2 تقریباً 10 درصد مجموع لایه مرزی و مقاومت روزنه‌ای است.

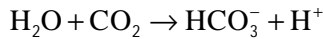
سطح سلول‌های مزوفیلی که در معرض هوای بین سلولی قرار دارند نسبت به سطح پهنک بسیار بزرگ می‌باشد (حدود 10 تا 30 برابر) و این می‌تواند یکی از دلایل کم بودن مقاومت مزوفیلی باشد.

مقاومت مزوفیلی به دو بخش فیزیکی و بیوشیمیایی تقسیم می‌شود. بخش فیزیکی مقاومت بستگی به فاصله بین دیواره سلولی تا محل کربوکسیلاسیون دارد و بخش بیوشیمیایی مقاومت بستگی به عوامل مؤثر بر ظرفیت فتوسنتزی خالص برگ مانند فعالیت آنزیم‌های کربوکسیلاسیون (رابیسکو)، بازده نوری شیمیایی فتوسنتز، میزان تنفس نوری و تنفس تاریکی دارد.

میزان فعالیت آنزیم کربنیک آنهیدراز (CA) و چرخش سیتوپلاسمی باعث کاهش مقاومت مزوفیلی می‌گردند. به‌طور کلی عواملی که باعث افزایش ظرفیت فتوسنتزی خالص برگ شوند، باعث کاهش مقاومت مزوفیلی می‌شوند.

آنزیم کربنیک آنهیدراز (CA) Carbonic Anhydrase

آنزیم کربنیک آنهیدراز واکنش روبرو را کاتالیز می‌کند:



آنزیم فوق در محل کربوکسیلاسیون سبب تولید یون بیکربنات (HCO_3^-) به آب و CO_2 و واکنش بالعکس می‌شود به عبارتی هم سبب هیدراسیون CO_2 و هم سبب دهیدراسیون بیکربنات می‌شود. CO_2 در دیواره‌های سلول مزوفیل با آب ترکیب می‌شود و به یون بیکربنات (HCO_3^-) تبدیل می‌شود و یون بیکربنات از طریق انتشار در فاز مایع به محل کربوکسیلاسیون منتقل می‌شود.

در گیاهان C_4 مقدار این آنزیم ناچیز است ولی در گیاهان C_3 مقدار این آنزیم زیاد است زیرا پیش ماده اولیه برای آنزیم رابیسکو مولکول CO_2 می‌باشد. محل فعالیت این آنزیم در گیاهان C_3 بیش‌تر در استرومای کلروپلاست سلول‌های مزوفیلی است ولی در گیاهان C_4 در سیتوپلاسم سلول‌های مزوفیلی می‌باشد و به دلیل غلظت بالای CO_2 در سلول‌های غلاف آوندی نیازی به این آنزیم نمی‌باشد.

رابطه بین فتوسنتز خالص و مقاومت بر سر راه عبور CO_2 به صورت زیر می‌باشد:

$$P_n = \frac{[\text{CO}_2]c - [\text{CO}_2]a}{ra + rs + rm}$$

P_n : فتوسنتز خالص

$[\text{CO}_2]a$: غلظت CO_2 اتمسفر

$[\text{CO}_2]c$: غلظت CO_2 در محل کربوکسیلاسیون

ra : مقاومت لایه مرزی

rs : مقاومت روزنه‌ای

rm : مقاومت مزوفیلی

شرایط انتشار برای تبادل CO_2 و آب یکسان نیست و خروج آب از گیاهان از ورود CO_2 به داخل آن راحت‌تر است. زیرا برای خروج آب از گیاه تنها دو مقاومت روزنه‌ای و لایه مرزی وجود دارد و آب بایستی از دیواره سلول‌های مزوفیل تا اتمسفر انتشار یابد و مقاومت مزوفیلی بر سر راه آن وجود ندارد. همچنین اختلاف غلظت یا شیب غلظت آب از هوای بیرون تا کلروپلاست برگ نسبت به مقدار مربوطه برای CO_2 زیادتر است. علاوه بر این مولکول‌های آب از مولکول‌های CO_2 کوچک‌تر هستند و در یک شیب غلظت یکسان $1/5$ برابر وسیع‌تر انتشار می‌یابند. مسیر مربوط به انتشار CO_2 طولانی‌تر از مسیر انتشار O_2 می‌باشد.

درجه حرارت

منحنی سرعت فتوسنتز به عنوان تابعی از درجه حرارت، سیگموئیدی است. منحنی پاسخ به دما دارای سه نقطه اصلی است که عبارتند از: دمای حداقل، دمای مطلوب و دمای حداکثر. در محدوده دمای کم‌تر از دمای مطلوب، با افزایش دما سرعت واکنش افزایش می‌یابد ولی در محدوده دمای بالاتر از دمای مطلوب با افزایش دما سرعت واکنش کاهش می‌یابد. واکنش‌های نوری فتوسنتز و اکسیداسیون آب که در غشاء تیلاکوئید صورت می‌گیرند در درجه حرارت‌های مناسب رشد گیاه تحت تأثیر درجه حرارت قرار نمی‌گیرند ولی واکنش‌های تاریکی در این محدوده درجه حرارت تحت تأثیر قرار می‌گیرند و تغییرات درجه حرارت اثر زیادی روی تثبیت CO_2 خواهد داشت. با افزایش درجه حرارت سرعت اکسیژناسیون رابیسکو افزایش می‌یابد ولی سرعت کربوکسیلاسیون و میل ترکیبی رابیسکو با CO_2 کاهش می‌یابد و این منجر به تنفس نوری می‌شود.

گیاهان C_4 دارای درجه حرارت مطلوب بالاتری نسبت به گیاهان C_3 هستند و این به دلیل پایداری بیش‌تر آنزیم‌های چرخه C_4 در مقابل دما است. حداکثر فعالیت PEP_{car} در محدوده دمایی 30 تا 35 درجه سانتی‌گراد است ولی در مورد آنزیم رابیسکو 20 تا 25 درجه سانتی‌گراد می‌باشد و این تفاوت بین این دو آنزیم سبب کاهش عملکرد کوانتوم فتوسنتز در گیاهان C_3 با افزایش دمای برگ است ولی در گیاهان C_4 بدون تغییر است.

در درجه حرارت‌های پایین به دلیل حساسیت آنزیم پیرووات ارتوفسفات دی کیناز (POPDK)، فتوسنتز در گیاهان C_4 بیش‌تر از گیاهان C_3 کاهش می‌یابد.

Q_{10} یا ضریب حرارتی: عبارت است از نسبت سرعت واکنش در دمای اولیه به اضافه $10^\circ C$ تقسیم بر سرعت واکنش در دمای اولیه

$$Q_{10} = \frac{\text{سرعت واکنش در دمای اولیه} + 10^\circ C}{\text{سرعت واکنش در دمای اولیه}}$$

میزان Q_{10} در واکنش‌های نوری فتوسنتز حدود 1 و در واکنش‌های آنزیمی و سایر واکنش‌های شیمیایی نظیر واکنش‌های تاریکی حدود 2 است. افزایش دما تأثیری بر واکنش‌های نوری فتوسنتز نداشته ولی افزایش 10 درجه سانتی‌گراد سبب 2 برابر شدن سرعت واکنش‌های تاریکی می‌شود.

آب

در شرایط تنش کمبود آب سرعت فتوسنتز کاهش می‌یابد و در تنش‌های شدید ممکن است فتوسنتز کاملاً متوقف شود.

تنش کمبود آب از مهم‌ترین عوامل محدودکننده فتوسنتز است زیرا سبب بسته شدن روزنه‌ها و افزایش مقاومت روزنه‌ای (rs) شده و سبب محدودیت جذب CO_2 به داخل برگ می‌شود و از این طریق سرعت فتوسنتز را کاهش می‌دهد. تداوم تنش‌های شدید به علت خسارت به سیستم فتوسنتزی (نظیر انتقال الکترون و احیاء NADP^+) سبب افزایش مقاومت مزوفیلی (rm) می‌شود و از این طریق به فتوسنتز آسیب می‌رساند.

گیاهان C_4 به دلیل راندمان مصرف آب بالاتر از نظر فتوسنتز و تنش کمبود آب نسبت به گیاهان C_3 موفق‌تر هستند.

عناصر معدنی

کمبود عناصری نظیر نیتروژن، فسفر، پتاسیم، منیزیم، گوگرد، کلسیم، آهن، مس، کبر، منگنز و... موجب کاهش فتوسنتز گیاه می‌شوند. کمبود نیتروژن بیش از سایر عناصر ظرفیت فتوسنتزی گیاه را کاهش می‌دهد زیرا این عنصر یکی از اجزای اصلی تشکیل دهنده کلروفیل، ناقلان زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی و آنزیم‌های درگیر در متابولیسم کربن (رابیسکو) می‌باشد. کمبود آهن و منگنز باعث بروز حالت کلروز می‌شود و جذب CO_2 را کاهش می‌دهد، کاهش کلروفیل نیز سبب عدم استفاده کارآمد گیاه از نور کامل خورشید می‌شود و گیاه شبیه گیاهان سایه‌پسند عمل می‌کند.

سن برگ

سن برگ با یک اندام یک عامل مهم داخلی مهم و مؤثر بر فتوسنتز خالص (P_N) است و P_N یک برگ جوان در حال رشد تا یک حداکثر معین یعنی قبل از رسیدن برگ به حداکثر اندازه خود افزایش می‌یابد. یک برگ جوان به صورت یک مخزن عمل می‌نماید که هم از کربن تولیدی توسط خود استفاده می‌کند و هم بخشی از نیاز رشدی خود را از واردات کربن از اندام‌های دیگر تأمین می‌کند. پیری برگ سبب کاهش فتوسنتز می‌شود و ظرفیت فتوسنتزی برگ را کاهش می‌دهد. کمبود عناصری نظیر آهن و کلسیم که تحرک کم‌تری در گیاه دارند سبب کاهش فتوسنتز در برگ‌های جوان می‌شود.

جدول مقایسه گیاهان، C_3 ، C_4 و CAM

گیاهان CAM	گیاهان C_4	گیاهان C_3
عملکرد بسیار کم ($10 \frac{\text{ton}}{\text{ha}}$)	عملکرد بسیار بالا ($80 \frac{\text{ton}}{\text{ha}}$)	عملکرد متوسط ($30 \frac{\text{ton}}{\text{ha}}$)
دارای یک نوع کلروپلاست و فاقد آناتومی کرانز	دارای 2 نوع کلروپلاست و دارای آناتومی کرانز	دارای یک نوع کلروپلاست (فاقد آناتومی کرانز)
در روز RUBP و در شب PEP گیرنده CO_2 است.	PEP گیرنده CO_2 است	RUBP گیرنده CO_2 است
اولین ماده تثبیت شده در شب ماده 4 کربنه 3PGA است	اولین ماده تثبیت شده 4 کربنه است اگزوالوآستیک اسید است	اولین ماده سه کربنه 3-PGA است که تثبیت می شود
تثبیت CO_2 از دو طریق در دو زمان و در یک مکان	تثبیت CO_2 از دو طریق در دو مکان صورت می گیرد	تثبیت CO_2 از یک طریق در یک مکان صورت می گیرد
عدم تنفس نوری و سنتز گلیکولیت	عدم تنفس نوری و سنتز گلیکولیت بسیار کم	تنفس نوری زیاد در نتیجه سنتز گلیکولیت زیاد است
راندمان مصرف آب بالا و مقاوم به شوری	راندمان مصرف آب بالا و مقاوم به شوری	راندمان مصرف آب پایین و نسبتاً مقاوم به شوری
عدم اشباع نوری در نور کامل خورشید	عدم اشباع نوری در نور کامل خورشید	اشباع نوری در $\frac{1}{2}$ تا $\frac{1}{5}$ نور کامل خورشید
گل ناز، ارکیده، آناناس، کاکتوس	ذرت، نیشکر، سورگوم، ارزن	گندم، جو و آفتابگردان، سویا

تست‌های طبقه‌بندی فصل سوم

1- رابطه اندازه برگ، سرعت باد و غلظت CO_2 در سطح برگ با مقاومت لایه مرزی (ra) به ترتیب و می‌باشد.

- (1) مستقیم، معکوس، معکوس
 (2) مستقیم، معکوس، مستقیم
 (3) معکوس، مستقیم، مستقیم
 (4) معکوس، مستقیم، معکوس

2- با دو برابر شدن غلظت CO_2 محیط، کارایی فتوسنتزی گیاهان:

- (1) C_3 افزایش و کارایی فتوسنتزی گیاهان C_4 چندان افزایش نمی‌یابد.
 (2) C_4 افزایش ولی کارایی فتوسنتز گیاهان C_3 افزایش نمی‌یابد.
 (3) C_4, C_3 هر دو افزایش می‌یابند.
 (4) C_4, C_3 هیچ‌کدام افزایش نمی‌یابند.

3- Rm (مقاومت مزوفیلی) در دو گیاه $2/8$ و $0/7$ ثانیه برسانتی‌متر است گرم آب مصرف شده به ازای گرم

ماده خشک تولید شده در دو گیاه 577 و 350 است. با توجه به این ویژگی‌ها کدام گزینه صحیح است؟

- (1) $0/7$ و 350 مربوط به C_3 و $2/8$ و 577 مربوط به C_4 است.
 (2) $2/8$ و 350 مربوط به C_4 و $0/7$ و 577 مربوط به C_3 است.
 (3) $2/8$ و 350 مربوط به C_3 و $0/7$ و 577 مربوط به C_4 است.
 (4) $2/8$ و 577 مربوط به C_3 و $0/7$ و 350 مربوط به C_4 است.

4- در رابطه با گیاهان C_4, C_3 :

- (1) نقطه جبرانی CO_2 در گیاهان C_4 بیش‌تر از گیاهان C_3 می‌باشد.
 (2) نقطه جبرانی CO_2 در گیاهان C_4 کم‌تر از گیاهان C_3 می‌باشد.
 (3) نقطه جبرانی نوری در گیاهان C_4 کم‌تر از گیاهان C_3 می‌باشد.
 (4) نقطه جبرانی نوری در گیاهان C_4 و C_3 برابر می‌باشند.

5- در چرخه تثبیت CO_2 در گیاهان CAM، اسید مالیک در و در واکوئل سلول‌های ذخیره شده سپس در وارد سیتوپلاسم می‌گردد.

- (1) تاریکی - مزوفیل - نور
 (2) نور - مزوفیل - تاریکی
 (3) تاریکی - غلاف آوندی - نور
 (4) نور - غلاف آوندی - تاریکی

6- در دمای زیر $20^\circ C$ عملکرد کوانتومی گیاهان C_4 , C_3 به چه صورتی می‌باشد؟

- (1) در گیاهان C_4 بالاتر از گیاهان C_3 است.
 (2) در گیاهان C_3 بالاتر از گیاهان C_4 است.
 (3) میزان عملکرد کوانتومی در هر دو نوع گیاه برابر است.
 (4) عملکرد کوانتومی هیچ ارتباطی با دما ندارد.

7- تنفس نوری در گیاهی نظیر گندم:

- (1) با افزایش غلظت اکسیژن هوا کاهش می‌یابد.
 (2) با افزایش غلظت دی‌اکسید کربن هوا افزایش می‌یابد.
 (3) با افزایش غلظت دی‌اکسید کربن هوا کاهش می‌یابد.
 (4) ارتباطی به غلظت اکسیژن و دی‌اکسید کربن هوا ندارد.

8- در مورد سیستم فتوسنتز گیاهان چهارکربنه کدام قضاوت صحیح است؟

- (1) نقطه جبران نوری پایین‌تر از گیاهان سه‌کربنه می‌باشد.
 (2) آناتومی کرانز در گیاهان C_4 باعث افزایش مقاومت مزوفیلی می‌شود.
 (3) سیستم چهارکربنه سبب سازگاری گیاهان به آب و هوای سرد می‌شود.
 (4) آناتومی کرانز خصوصیتی است که از آن برای افزایش غلظت دی‌اکسید کربن در محل عمل آنزیم رابیسکو در این گیاهان استفاده شده است.

9- شدت نور اشباع برای برگ‌های بالای سایه‌انداز گندم ذرت است.

- (1) بیش‌تر از
 (2) کم‌تر از
 (3) مساوی با
 (4) معادل با نصف

10- یکی از دلایل بالا بودن WUE در گیاهان C_4 است.

- | | |
|--------------------------------|----------------------------------------|
| (1) پایین بودن مقاومت مزوفیلی | (2) زیاد بودن مقاومت مزوفیلی |
| (3) پایین بودن مقاومت روزنه‌ای | (4) پایین بودن مقاومت لایه‌ی حد (مرزی) |
- 11- نفوذ CO_2 به درون برگ از هوا تا دیواره مزوفیل در فاز و از مزوفیل تا کلروپلاست در فاز

صورت می‌گیرد.

- | | | | |
|---------------|--------------|----------------|---------------|
| (1) گاز، مایع | (2) گاز، گاز | (3) مایع، مایع | (4) مایع، گاز |
|---------------|--------------|----------------|---------------|

12- گیاهان چهارکربنه برای تثبیت هر مول CO_2 در مقایسه با گیاهان سه‌کربنه به ATP

- | | |
|------------------------|----------------------|
| (1) کم‌تری نیاز دارند | (2) مساوی نیاز دارند |
| (3) بیش‌تری نیاز دارند | (4) غیرقابل مقایسه |

13- در طی روز مقدار اسیدهای آلی، هیدرات کربن و PH موجود در برگ گیاهان CAM به ترتیب چه

تغییری می‌نماید؟

- | | |
|----------------------------|------------------------------|
| (1) زیاد - کم - کم می‌شود. | (2) زیاد - کم - زیاد می‌شود. |
| (3) کم - زیاد - کم می‌شود. | (4) کم - زیاد - زیاد می‌شود. |

14- گیاهان C_4 در مقایسه با گیاهان C_3 :

- (1) هم نقطه‌ی اشباع نوری و هم نقطه جبران نوری بالاتری دارند.
- (2) هم نقطه اشباع نوری و هم نقطه جبران نوری پایین‌تری دارند.
- (3) نقطه‌ی اشباع نوری بالاتر و نقطه جبران نوری پایین‌تر از گیاهان C_3 است.
- (4) نقطه اشباع نوری پایین‌تر و نقطه جبران نوری بالاتر از گیاهان C_3 است.

15- افزایش غلظت دی‌اکسید کربن هوا موجب:

- (1) افزایش میزان تلفات آب از گیاه می‌شود.
- (2) افزایش هدایت روزنه‌ای در برگ می‌شود.
- (3) افزایش راندمان مصرف آب می‌شود.
- (4) افزایش نسبی میزان تلفات آب ولی کاهش نسبی هدایت روزنه‌ای باری CO_2 می‌شود.

16- در مسیرهای سه گانه فتوسنتزی (سه کربنه، چهار کربنه و CAM) کدام یک از موارد زیر مشترک می باشد؟

- 1) سیکل کالوین انجام گرفته و محل آن در کلروپلاست سلول های مزوفیلی است.
- 2) سیکل کالوین انجام گرفته و آنزیم رابیسکو کار تولید، ترکیبات سه کربنه را کاتالیز می کند.
- 3) ریبولوز بیس فسفات اولین ترکیبی است که دی اکسید کربن جو با آن ترکیب می شود.
- 4) فسفواینول پیرووات اولین ترکیبی است که دی اکسید کربن جو با آن ترکیب می شود.

17- شباهت سیستم فتوسنتزی CAM با کدام یک از سیستم ها زیر بیش تر است؟

- 1) سیستم فتوسنتزی C_4
- 2) سیستم فتوسنتزی C_3
- 3) مشابه هر دو سیستم C_4 , C_3 است.
- 4) هیچ شباهتی با سایر سیستم ها ندارد.

18- کدام گیاه راندمان مصرف آب بالاتری دارد؟

- 1) نیشکر
- 2) گندم
- 3) برنج
- 4) آناناس

19- در سطح کره زمین دما و غلظت CO_2 در حال افزایش است. حال چنانچه فقط دما یا CO_2 افزایش یابد، کدام گزینه درست است؟

- 1) افزایش CO_2 به نفع گیاهان C_3 و دما به نفع گیاهان C_4 است.
- 2) گیاهان C_4 , C_3 با افزایش دما و CO_2 به نسبت مساوی تغییر می کنند.
- 3) گیاهان C_4 با افزایش دما و CO_2 بهره بیشتری از C_3 می برند.
- 4) افزایش دما فتوسنتز C_3 , C_4 ولی افزایش CO_2 فقط فتوسنتز C_4 را افزایش می دهد.

20- سه مسیر فتوسنتزی C_3 , C_4 و CAM در کدام مورد اشتراک دارند؟

- 1) چرخه کالوین در سلول های بافت مزوفیل
- 2) در PCP و آنزیم کاتالیزکننده ترکیبات سه کربنی
- 3) در PCR و آنزیم کاتالیزکننده اسیدهای 4 کربنی
- 4) در مولکول پذیرنده CO_2 هوا و چرخه PCR

21- مقاومت لایه (r_a) به ویژه زمانی بالاتر خواهد بود که:

- 1) در سطح برگ لایه هوا حرکات شدید داشته باشد.
- 2) در سطح برگ لایه‌ای از هوای آرام حاکم باشد.
- 3) سطح برگ کرکدار و لایه هوا حرکات شدیدتر داشته باشد.
- 4) در سطح برگ تراکم روزنه‌ای زیاد بوده و روزنه‌ها هم بسته باشند.

22- تولید نشاسته در گیاهان C_4 در کدام یک از سلول‌های زیر انجام می‌شود؟

- 1) سلول‌های پارانشیمی
- 2) سلول‌های مزوفیل
- 3) سلول‌های غلاف آوندی
- 4) سلول‌های غلاف آوندی و سلول‌های مزوفیل

23- کدام یک از عوامل زیر در بالا بودن بازده آب گیاهان C_4 سهم می‌باشند؟

- 1) تمایل بالاتر PEP کربوکسیلاز برای ترکیب با CO_2
- 2) پایین بودن هزینه انرژی برای تثبیت هر مولکول CO_2
- 3) بالا بودن مقدار LAD در گیاهان C_4
- 4) نقطه جبران نوری و اشباع نوری بالاتر در گیاهان C_4 نسبت به C_3

24- منظور از اثر غربالی (Sieve effect) در بحث جذب نور توسط گیاه است.

- 1) عبور نور از اپیدرم برگ می‌باشد.
- 2) انعکاس نور در اثر برخورد با سطح برگ می‌باشد.
- 3) عبور نور از برگ‌های فوقانی کنوپی و رسیدن آن به عمق کنوپی می‌باشد.
- 4) کم بودن تعداد کلروپلاست در قسمت‌هایی از سلول‌های مزوفیلی نردبانی برگ و در نتیجه عبور قابل توجه نور از این لایه سلولی به طرف لایه‌های تحتانی می‌باشد.

25- وظیفه آنزیم پیرووات ارتوفسفات دی کیناز (PPDK) و در سلول‌های گیاهان C_4 قرار دارد.

- 1) تبدیل پیرووات به آلانین - مزوفیل
- 2) تبدیل پیرووات به فسفواینول پیرووات - مزوفیل
- 3) تبدیل ملات به پیرووات - غلاف آوندی
- 4) تبدیل اوکسولواستات به ملات - غلاف آوندی

26- میل ترکیبی رابیسکو با O_2 کم تر از CO_2 است به عبارت دیگر K_m آن برای CO_2 است.

- (1) بزرگ تر (2) مساوی (3) کوچک تر (4) دو برابر

27- یکی از علل اصلی شناخته شده حساسیت گیاهان C_4 به دمای پایین عبارت است از به دمای

پایین.

- (1) حساسیت مالیک آنزیم (2) حساسیت فتوسیستم II
(3) حساسیت فتوسیستم I (4) حساسیت آنزیم پیرووات فسفات دیکیتاز

28- مسیر فتوسنتزی C_4 در عمل نوعی فرآیند می باشد.

- (1) تغلیظ دی اکسید کربن در محل فعالیت آنزیم رابیسکو
(2) رقیق سازی اکسیژن در محل فعالیت آنزیم رابیسکو
(3) تغلیظ دی اکسید کربن در محل فعالیت آنزیم فسفوانینول پیرووات کربوکسیلاز
(4) رقیق سازی اکسیژن در محل فعالیت آنزیم فسفوانینول پیرووات کربوکسیلاز

29- اگر یک گیاه C_3 و یک گیاه C_4 را در داخل یک ظرف بسته در شرایط نوری قرار می دهیم، چه اتفاقی

رخ خواهد داد؟

- (1) گیاه C_3 بر اثر گرسنگی (کمبود CO_2) از بین رفته و گیاه C_4 زنده می ماند.
(2) گیاه C_4 در اثر گرسنگی (کمبود CO_2) از بین رفته و گیاه C_3 زنده می ماند.
(3) هر دو گیاه پس از مدتی در اثر تخلیه CO_2 محیط از بین خواهند رفت.
(4) هر دو گیاه به دلیل فرآیند تنفس و تولید CO_2 زنده خواهند ماند.

30- تکامل برگ در جهت تبدیل به یک ماشین فتوسنتزی کارآمد برای گیاه حول کدام سه محور بوده است؟

- (1) افقی قرار گرفتن برگ، براق شدن سطح برگ و لوله ای شدن برگ
(2) ضخامت حداقل برگ، نسبت بالای برگ به ریشه و حداقل تنفس برگ
(3) حداقل برخورد نور خورشید با برگ، حداکثر تمرکز کلروفیل در برگ و حداقل تعرق
(4) دریافت حداکثر از نور خورشید، تبادل گازی کارآمد با جو و انتقال سریع تولیدات فتوسنتزی

پاسخ تشریحی تست‌های طبقه‌بندی شده فصل سوم

1- گزینه‌ی «1» صحیح است.

مقاومت لایه مرزی همان غلظت CO_2 در سطح برگ است و عواملی که سبب کاهش غلظت CO_2 می‌شوند باعث افزایش مقاومت می‌شوند. اندازه برگ باعث افزایش آن می‌شود باد نیز با حمل CO_2 به سطح برگ آن را کم می‌کند.

2- گزینه‌ی «1» صحیح است.

در گیاهان C_4 به دلیل وجود پمپ CO_2 از مقادیر کم CO_2 هم استفاده می‌کنند ولی در گیاهان C_3 این‌گونه نیست و با افزایش غلظت CO_2 راندمان فتوسنتزی افزایش خواهد یافت.

3- گزینه‌ی «4» صحیح است.

گیاهان C_4 دارای مقاومت مزوفیلی کم‌تری می‌باشند همچنین گیاهان C_4 دارای راندمان مصرف آب بالاتری نسبت به گیاهان C_3 هستند یعنی گیاهان C_4 به ازای گرم ماده خشک تولید شده آب کم‌تری مصرف می‌کنند، پس می‌توان گفت که در این سؤال اعداد 0/7 و 350 مربوط به گیاهان C_4 می‌باشد.

4- گزینه‌ی «2» صحیح است.

نقطه جبران CO_2 در گیاهان C_4 پایین‌تر از گیاهان C_3 است ولی نقطه جبران در گیاهان C_3 پایین‌تر از گیاهان C_4 است.

5- گزینه‌ی «1» صحیح است.

در گیاهان CAM اسید مالیک در شب و در سلول‌های مزوفیل ذخیره می‌شود و در روز وارد سیتوپلاسم می‌شود. گیاهان CAM در غلاف آوندی کلروپلاست ندارند.

6- گزینه‌ی «2» صحیح است.

تا دمای 25 درجه سانتی‌گراد عملکرد کوانتومی گیاهان C_3 بیش‌تر از گیاهان C_4 است زیرا در این دما تنفس نوری گیاهان C_3 زیاد نیست. بنابراین گیاهان C_4 برای تثبیت CO_2 به خاطر پمپ CO_2 هزینه انرژی بیش‌تری دارند. اما از دمای 25 درجه سانتی‌گراد به بالا عملکرد کوانتومی گیاهان C_4 بیش‌تر از C_3 است. زیرا اولاً تنفس نوری گیاهان C_3 زیاد می‌شود. ثانیاً فعالیت روبیسکو کاهش می‌یابد و این امر باعث افت عملکرد کوانتومی می‌گردد.

7- گزینه‌ی «3» صحیح است.

تنفس نوری در گیاهان C_3 با افزایش غلظت CO_2 کاهش و با کاهش غلظت CO_2 افزایش می‌یابد.

8- گزینه‌ی «4» صحیح است.

در گیاهان C_4 آنزیم روبیسکو در غلاف آوندی قرار دارد و CO_2 به درون غلاف آوندی پمپ می‌شود. در گیاهان C_4 نقطه جبران نوری بالاتر بوده و مقاومت مزوفیل هم کمتر است.

9- گزینه‌ی «2» صحیح است.

گیاهان C_3 شدت نور اشباع کمتری در مقایسه با گیاهان C_4 دارند.

10- گزینه‌ی «1» صحیح است.

گیاهان C_4 به دلیل وجود مکانیزم تغلیظ CO_2 دارای مقاومت مزوفیلی پایین بوده و همچنین دارای مقاومت روزنه‌ای بالا هستند و در نتیجه میزان تعرق در آنها پایین می‌باشد، بنابراین میزان کارایی مصرف آب یا WUE در گیاهان C_4 زیادتر است.

11- گزینه‌ی «1» صحیح است.

نفوذ CO_2 به درون برگ از هوا تا دیواره سلول مزوفیل به صورت گازی است که CO_2 در مجاورت دیواره سلول‌های مزوفیلی و با کمک آنزیم کربنیک آنهیدراز با آب ترکیب شده و تولید اسید کربنیک می‌کند و سپس به صورت مایع از دیواره سلول مزوفیل تا کلروپلاست منتقل می‌شود.

12- گزینه‌ی «3» صحیح است.

گیاهان C_4 در مقایسه با گیاهان C_3 برای تثبیت هر مول CO_2 ، دو مولکول ATP بیش‌تر مصرف می‌کنند.

13- گزینه‌ی «4» صحیح است.

نقطه اشباع نوری و نقطه جبران نوری در گیاهان C_4 نسبت به گیاهان C_3 بالاتر می‌باشد.

14- گزینه‌ی «1» صحیح است.

نقطه اشباع نوری و نقطه جبران نوری در گیاهان C_4 نسبت به گیاهان C_3 بالاتر می‌باشد.

15- گزینه‌ی «3» صحیح است.

زیرا با افزایش غلظت CO_2 میزان فتوسنتز افزایش یافته و با همان مقدار آب رشد بیش‌تر حاصل می‌شود.

16- گزینهی «2» صحیح است.

در هر سه مسیر فتوسنتزی، تثبیت نهایی CO_2 در چرخه کالوین انجام گرفته و عمل تولید ترکیبات سه کربنه توسط آنزیم رابیسکو کاتالیز می‌شود.

17- گزینهی «1» صحیح است.

سیستم فتوسنتزی گیاهان CAM بیش‌تر شبیه با گیاهان C_4 است با این تفاوت که در گیاهان CAM، تولید اسیدهای آلی 4 کربنه و چرخه کالوین در دو زمان متفاوت ولی در گیاهان C_4 در دو مکان متفاوت صورت می‌گیرد.

18- گزینهی «4» صحیح است.

آناناس یک گیاه CAM و راندمان مصرف آب در گیاهان CAM از سایر گیاهان بیش‌تر است.

$$\text{CAM} < \text{C}_4 < \text{C}_3 = \text{میزان راندمان مصرف آب}$$

19- گزینهی «1» صحیح است.

افزایش غلظت CO_2 با توجه به اینکه گیاهان C_3 دارای نقطه اشباع CO_2 بالاتری هستند به نفع گیاهان C_3 می‌باشد ولی با توجه به اینکه گیاهان C_4 سازگاری بهتری به درجه حرارت‌های بالا دارند، در نتیجه افزایش دمای کره زمین به نفع گیاهان C_4 خواهد بود.

20- گزینهی «2» صحیح است.

هر سه مسیر دارای چرخه کالوین (PCR) بوده و روبیسکو به عنوان آنزیم کاتالیزکننده ترکیبات سه کربنی وجود دارد.

21- گزینهی «2» صحیح است.

کاهش سرعت باد و ساکن بودن هوای روی سطح برگ باعث افزایش ضخامت لایه مرزی و افزایش مقاومت لایه مرزی می‌شود.

22- گزینهی «3» صحیح است.

در گیاهان C_4 سیکل کالوین و تولید نشاسته در سلول‌های غلاف آوندی صورت می‌گیرد.

23- گزینهی «1» صحیح است.

در گیاهان C_4 با توجه به تمایل بالاتر PEP کربوکسیلاز برای ترکیب با CO_2 ، این گیاهان نیاز به تعداد روزنه کم‌تر و همچنین باز بودن کم‌تر روزنه دارند، بنابراین میزان تعرق در این گیاهان به ازای CO_2 جذب شده کم‌تر است و بازده مصرف آب بالاتری خواهند داشت.

24- گزینه‌ی «4» صحیح است.

در اثر کمبود تعداد کلروپلاست در سلول‌های مزوفیلی نردبانی برگ، مقادیر قابل توجهی نور از این لایه سلولی به طرف لایه‌های تحتانی عبور می‌نماید که به این پدیده اثر غربالی گویند.

25- گزینه‌ی «2» صحیح است.

آنزیم پیرووات ارتوفسفات دی‌کیناز (PPDK) آنزیمی است که در سلول‌های مزوفیل گیاهان C_4 پیرووات را به فسفواینول پیرووات تبدیل می‌کند.

26- گزینه‌ی «3» صحیح است.

K_m غلظتی از سوبسترا است که در آن سرعت واکنش، نصف سرعت ماکزیمم است. بنابراین هر چقدر K_m کوچک‌تر باشد یعنی میل ترکیبی سوبسترا با آنزیم بیش‌تر است.

27- گزینه‌ی «4» صحیح است.

در گیاهان C_4 ، آنزیم پیرووات فسفات دیکیتاز آنزیمی است که به درجه حرارت‌های پایین بسیار حساس می‌باشد. این آنزیم پیرووات را به فسفواینول پیرووات تبدیل می‌کند.

28- گزینه‌ی «1» صحیح است.

مسیر فتوسنتزی C_4 نوعی فرآیند تلغیظ دی‌اکسید کربن در محل فعالیت آنزیم رایبیسکو در سلول‌های غلاف آوندی می‌باشد و سبب افزایش فعالیت کربوکسیلاسیون این آنزیم می‌شود.

29- گزینه‌ی «1» صحیح است.

اگر یک گیاه C_3 و یک گیاه C_4 را داخلی یک ظرف بسته در شرایط نوری یکسان قرار دهیم، در این شرایط چون گیاه C_4 قادر به استفاده از غلظت‌های ناچیز CO_2 بوده و غلظت CO_2 را تا پایین‌ترین نقطه جبرانی غلظت CO_2 برای گیاه C_3 کاهش می‌دهد، در نتیجه گیاه C_3 در اثر گرسنگی (CO_2 کمبود) از بین رفته و گیاه C_4 زنده می‌ماند.

30- گزینه‌ی «4» صحیح است.

تکامل برگ در جهت دریافت حداکثر از نور خورشید، تبادل گازی کارآمد با جو و انتقال سریع تولیدات فتوسنتزی به منظور تبدیل به یک ماشین فتوسنتزی کارآمد بوده است.

فصل چهارم: تنفس

یک گیاه زنده همواره در حال فعالیت است و با انجام فرایندهای متعدد، انرژی قابل توجهی مصرف می‌کند. در گیاه این انرژی مورد نیاز از مواد آلی به ویژه هیدرات‌های کربن تأمین می‌شود. انرژی پتانسیل موجود در مواد آلی و هیدرات‌های کربن توسط فرایندهایی در درون گیاه به انرژی جنبشی تبدیل می‌شود. مواد آلی در سلول‌های گیاهی با اکسیژن هوا ترکیب و به مواد ساده‌تر شکسته شده و در طی آن انرژی به صورت فعال آزاد می‌شود. این فرایند به طور کلی تحت عنوان تنفس نامیده می‌شود.

فرایندهای شیمیایی تنفس گیاهان برخلاف آنچه که در محیط‌های غیرزنده اتفاق می‌افتد، در دمای معمولی در درون سلول انجام می‌شود. در این میان تنها سلول‌های مرده تنفس نمی‌کنند بنابراین تنفس در واقع عملی است که توسط پروتوپلاست‌های زنده در تمامی اندام‌های گیاهی انجام می‌شود. انرژی آزاد شده در تنفس توسط گیاه به مصرف می‌رسد. لازم به یادآوری است که تمام انرژی آزاد شده در فرایند تنفس توسط گیاه استفاده نمی‌شود و بیش‌تر آن به نظر شکل گرما بدون استفاده از گیاه خارج می‌گردد.

تنفس یک فرایند کاتابولیکی است و طی آن مولکول‌های پیچیده به مولکول‌های ساده‌تر شکسته شده و انرژی آزاد می‌شود قندهای شش کربنی یکی از مواد اساسی مورد مصرف در تنفس است. این بدان معنی است که یک مولکول گلوکز (180 گرم) در صورت سوختن کامل 673 کیلوکالری انرژی تولید می‌کند. چربی‌ها و پروتئین نیز از نظر انرژی غنی هستند.

در تنفس مراحل مختلفی شامل جذب اکسیژن و تولید CO_2 آزاد شدن انرژی تشکیل آب و اکسید شدن مواد آلی و کاهش وزن خشک گیاه وجود دارد.

مرحله تبادل گازی، در تمام سلول‌های زنده اتفاق می‌افتد و طی آن اکسیژن جذب و CO_2 آزاد می‌شود. عمل جذب و دفع گاز از مسیر روزنه و عدسک انجام می‌شود. شدت تبادل گاز بستگی به شدت تنفس دارد. در بافت‌های مریستمی و بافت‌های در حال رشد در مقایسه با سایر بافت‌ها فعالیت تنفسی بیش‌تر است.

در مرحله آزاد شدن انرژی، بخش عمده‌ای از آن به صورت گرما خارج می‌شود. در حیوانات این گرما باعث نگهداری دمای بدن شده و در گیاهان از طریق تابش از دست می‌روند. در بعضی قارچ‌ها و باکتری‌ها، مقداری انرژی تولید شده به شکل نور خارج می‌شود.

مرحله تشکیل آب در واقع مرحله‌ای است که در آن متابولیسمی به صورت یک ماده فرعی تولید شده و در فرایند تنفس، توسط بخش‌های عمومی گیاه جذب می‌شود.

مرحله اکسیداسیون مواد آلی و کاهش تنفس مرحله‌ای است که تجزیه شیمیایی مواد آلی در درون سلول انجام شده و موجب کاهش وزن خشک می‌شود.

رابطه بین تنفس و فتوسنتز

معادله شیمیایی فتوسنتز و تنفس نشان می‌دهد که این دو فرایند به صورت عکس یکدیگر عمل می‌کنند. در فتوسنتز پس از جذب CO_2 و آب، هیدرات کربن ساخته شده و اکسیژن آزاد می‌شود ولی در تنفس پس از جذب O_2 هیدرات کربن شکسته شده و CO_2 و آب آزاد می‌شود. در اینجا تفاوت بین فتوسنتز و تنفس به صورت زیر خلاصه می‌شود:

تنفس	فتوسنتز
یک فرایند کاتابولیسمی است که در طی آن مولکول‌های ساده‌تر از مولکول‌های پیچیده‌تر مولکول‌های ساده‌تر به وجود می‌آید.	یک فرایند انابولیسمی است که در طی آن مولکول‌های پیچیده‌تری از آن می‌آید.
غذا مصرف شده و وزن خشک گیاه کم می‌شود.	غذا تجمع یافته و وزن خشک گیاه اضافه می‌شود.
مواد خام فرایند گلوکز و یا سایر غذاها به همراه O_2 است.	مواد خام فرایند CO_2 و آب است.
محصول نهایی CO_2 و آب است.	محلو نهایی قند هگزوز و O_2 است.
در تمام سلول‌های زنده گیاه رخ می‌دهد.	تنها در سلول‌های سبز رخ می‌دهد.
به نور بستگی ندارد و در تمام اوقات رخ می‌دهد.	تنها در حضور نور و یا در طول روز رخ می‌دهد.
انرژی شیمیایی موجود در مولکول‌های قند به شکل فعال آزاد شده و به مصرف گیاه می‌رسد.	در طی آن انرژی نورانی جذب شده و به صورت انرژی شیمیایی در مولکول‌های قند ذخیره می‌شود.
اکسیژن جذب و CO_2 آزاد می‌شود.	اکسیژن آزاد و CO_2 جذب می‌شود.

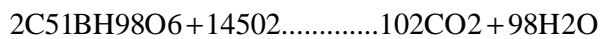
در شرایط طبیعی یک گیاه سبز علی‌رغم انجام تنفس قادر است مواد آلی را در خود ذخیره کند بنابراین مقدار غذای ساخته شده توسط گیاهان سبز بیش‌تر از مقداری که در فرایند تنفس شکسته می‌شود، به عبارت دیگر سرعت فرایند فتوسنتز از فرایند تنفس بیش‌تر است.

در بخش‌های سبز گیاه هر دو فرایند به‌طور هم زمان رخ می‌دهد اما اثر تنفس توسط فتوسنتز پوشیده می‌شود. در اوایل صبح و غروب، وقتی که شدت نور ضعیف است، کمبود نور یک عامل محدودکننده برای فتوسنتز است. در چنین مواقعی که نور کافی به گیاه نمی‌رسد مرحله‌ای ایجاد می‌شود که در آن میزان فتوسنتز و تنفس معادل هم می‌شوند. در چنین شدت نوری که نقطه جبران نام دارد هیچ‌گونه تبادل گازی بین گیاه و محیط انجام نمی‌شود. در نقطه جبران وزن خشک گیاه افزایش نمی‌یابد و حال آن‌که در شرایط تاریکی وزن خشک گیاه کاهش می‌یابد. بنابراین گیاه قادر نیست به مدت طولانی در نقطه جبران به حیات خود ادامه دهد.

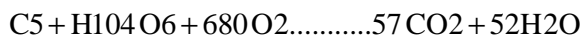
کسر تنفسی

نسبت حجم CO₂ آزاد شده به حجم O₂ جذب شده در تنفس (R.Q) را کسر تنفسی گویند و با R.Q نمایش می‌دهند. مقدار کسر تنفسی در مورد سوختن قندهای 6 کربنی یا هیدرات‌های کربن دیگر برابر 1 است.

در مورد سوختن موادی که مقدار اکسیژن آن‌ها کم‌تر از هیدرات کربن باشد، کسر تنفسی کم‌تر از 1 خواهد شد. این مسأله در مورد تنفس چربی‌ها در زمان جوانه‌زنی بذرها روغنی اتفاق می‌افتد. پس:



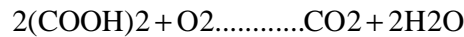
$$R.Q = CO_2 / O_2 = 102 / 145 = 0.7$$



$$R.Q = CO_2 / O_2 = 57 / 80 = 0.7$$

در هر حالت معادله تنفسی حدود 0/7 است.

در مورد سوختن پروتئین کسر تنفسی حدود 0/5 خواهد بود. وقتی میزان اکسیژن مواد تنفسی زیاد باشد مقدار کسر تنفسی از 1 بیش‌تر می‌شود. این مسأله در مورد سوختن اسیدهای آلی اتفاق می‌افتد.



$$R.Q = CO_2 / O_2 = 4 / 1 = 4$$



$$R.Q = CO_2 / O_2 = 8 / 5 = 1.6$$



$$R.Q = CO_2 / O_2 = 4.3 = 1.3$$

در بعضی حالت اکسیژن جذب شده نمی‌تواند تمام هیدرات کربن را به آب و CO₂ اکسیده کند بلکه مواد حد واسطی در اثر اکسیداسیون ناقص به وجود می‌آید. این حالت در تنفس گیاهان گوشتداری، همانند اپونیتا رخ می‌دهد. در این نوع گیاهان، سوختن هیدرات کربن در شب یعنی وقتی که روزنه‌ها باز هستند انجام می‌شود و در اکثر مواقع منجر به تولید اسیدهای آلی می‌شود.



$$R.Q = CO_2 / O_2 = 0 / 3 = 0$$

در چنین حالتی کسر تنفسی همیشه کم‌تر از 1 و بیش‌تر و مواقع صفر است و اکسیژن بدون آزاد شدن CO₂ جذب می‌شود. در طول روز اسیدهای آلی به‌طور کامل اکسیده شده و تولید CO₂ نموده که این گاز همزمان در فتوسنتز مصرف می‌شود.

اکسیژن ممکن است در سایر فرایندهای متابولیکی گیاه مثل تشکیل آنتوسیانین و تبدیل چربی‌ها به هیدرات کربن در زمان جوانه زنی دانه‌های روغنی مصرف شود. هیچ رابطه‌ای بین تولید CO₂ و این اکسیژن جذب شده وجود ندارد و کسر تنفسی کم‌تر از 1 خواهد بود در حلال تبدیل هیدرات‌های کربن به چربی‌ها، همان‌طوری که در بالغ شدن بذور چرب رخ می‌دهد، مقداری اکسیژن به‌صورت داخلی آزاد می‌شود، این اکسیژن زودتر از اکسیژن خارجی در تنفس مصرف شده و در نتیجه کسر تنفسی بیش‌تر از 1 می‌شود.

در مراحل اولیه جوانه زنی، به دلیل پوشش بذر اکسیژن کمی جذب می‌شود و CO₂ به‌صورت غیرهوازی تولید می‌گردد. به استثنای بذرهای روغنی، هیدرات‌های کربن مواد اصلی تنفس هستند. هیدرات‌های کربن ذخیره، قبل از اینکه در تنفس مصرف شوند ابتدا باید به هیدرات‌های کربن ساده‌تر تبدیل گردند. در بذور روغنی، ذخایر چربی به‌عنوان ماده تنفسی هستند اما باید قبل از وارد شدن در فرایند تنفس ابتدا به قند تبدیل شوند. پروتئین‌ها زمانی به‌صورت ماده تنفسی مصرف می‌شوند که هیدرات کربن یا چربی در دسترس نباشد.

عوامل مؤثر در تنفس

تنفس تحت تأثیر عوامل داخلی و خارجی متعددی قرار دارد. از مهم‌ترین عوامل داخلی می‌توان مقدار و شرایط پروتوپلاسم و مقدار مواد تنفسی را نام برد. از عوامل خارجی می‌توان دما، آب، غلظت اکسیژن، غلظت CO₂، نور، نمک‌های معدنی و میزان آسیب دیدگی گیاه را ذکر نمود.

عامل پروتوپلاسمی - سرعت تنفس بستگی به میزان پروتوپلاسم سلول‌های بافت تنفسی و وضعیت فعالیت آن‌ها دارد. در سلول بافت‌های جوان این میزان بالاتر از سلول بافت‌های پیرتر است زیرا سلول‌های یک بافت جوان میزان پروتوپلاسم فعال بیش‌تری دارند. همچنین نقاط پر رشد گیاه در مقایسه با سایر بافت‌ها به انرژی بیش‌تری نیاز دارند و این انرژی باید از تنفس تأمین شود به‌طور کلی سرعت تنفس با افزایش سن گیاه کم می‌شود.

مقدار ماده تنفسی - مهم‌ترین ماده تنفسی قند سوکروز است. اگر برگ‌های سبز گیاه در شرایط تاریکی اتیوله شوند سرعت تنفس آن‌ها پایین می‌آید. اگر این برگ‌ها را در یک محلول قندی قرار دهند، سرعت تنفس به شدت افزایش می‌یابد. همچنین برگ‌های سبز بعد از مدتی که در نور قرار داده شوند سرعت تنفس آن‌ها به لحاظ افزایش مواد تنفسی حاصل از فتوسنتز افزایش می‌یابد. غلظت بالای قند اثر عکس در تنفس دارد و این مسأله احتمالاً به دلیل اثرات حاصل از فشار اسمزی است.

دما - دما یکی از عوامل خارجی مهم بر روی تنفس است. افزایش دما از صفر تا 35 درجه سانتی‌گراد باعث افزایش سرعت تنفس می‌شود در این دامنه حرارتی، ضریب تنفسی

سرعت تنفس 2 تا 2/5 بار به ازای افزایش هر 10 درجه سانتی‌گراد افزایش می‌یابد. اپتیمم دما برای تنفس بین 30-40 درجه سانتی‌گراد قرار دارد. بالاتر از دمای اپتیمم، سرعت تنفس ابتدا افزایش یافته و بعد کم می‌شود. این کاهش تنفس به دلیل غیرطبیعی شدن آنزیم‌های ضروری است. هرچه دما بالاتر رود سرعت تنفس پایین‌تر می‌آید. در دمای پایین‌تر از صفر نیز سرعت تنفس کم شده اما حتی در 20-درجه سانتی‌گراد هم تنفس در حد پایینی انجام می‌شود. بذور در حال خوابی که در دماهای بسیار پایین نگهداری می‌شوند همچنان قوه نامیه خود را حفظ می‌نمایند، این مسأله نشان می‌دهد که فعالیت حیاتی آن‌ها همچنان برقرار است. کم و زیاد شدن دما نیز باعث افزایش تنفس می‌شود. اگر گیاهی به‌طور ناگهانی از یک دمای بالا به دمای پایین منتقل شود سرعت تنفس در ساعات اولیه افزایش می‌یابد.

مقایسه اثر دما بر روی تنفس و فتوسنتز نشان می‌دهد که دمای اپتیمم برای فتوسنتز بین 20 تا 25 درجه سانتی‌گراد و برای تنفس حدود 35 درجه سانتی‌گراد است. زمانی که دما به بالاتر از 25 درجه سانتی‌گراد می‌رسد سرعت فرایند فتوسنتز کاهش یافته و سرعت فرایند تنفس افزایش می‌یابد. بنابراین در دمای بالا مقدار کل مواد غذایی تولید شده در عمل فتوسنتز کاهش یافته و مقدار بیش‌تری از آن تحت تأثیر تنفس شکسته می‌شود.

در نتیجه از ذخیره مواد غذایی کاسته شده و به دنبال آن تشکیل غده، پیاز، میوه و بذور نیز کاهش می‌یابد. اگر این وضعیت ادامه یابد گیاه به زودی از بین می‌رود. دانش بشر از اثر نامطلوب دمای بالا بر روی گیاهان موجب گردید تا روش انتقال و نگهداری مواد غذایی بهبود یابد. به همین منظور میوه و سبزی‌ها در سردخانه و یخچال نگهداری می‌شوند. دمای پایین سرعت تنفس را به حداقل رسانده و میوه و سبزی‌های تازه طعم و کیفیت خود را به مدت طولانی‌تری حفظ می‌کنند.

تست‌های طبقه‌بندی شده فصل چهارم

1- اگر "GE" به کارایی گیاه در رشد اطلاق شود و:

W = وزن، R = تنفس کل، P_n : فتوسنتز خالص، P_r : تنفس نوری در نظر گرفته شوند:

$$GE = \frac{\Delta W}{\Delta W + R} \quad (2)$$

$$GE = \frac{\Delta W}{P_n} \quad (1)$$

$$GE = \frac{\Delta W}{P_r} \quad (4)$$

$$GE = \frac{\Delta W + R}{\Delta W} \quad (3)$$

2- با عنایت به اینکه دمای مطلوب فتوسنتز و تنفس متفاوت است، بنابراین

(1) دمای مطلوب فتوسنتز ناخالص متفاوت از دمای مطلوب فتوسنتز خالص است.

(2) با افزایش دما همراه با افزایش تنفس بر مقدار فتوسنتز خالص نیز افزوده می‌شود.

(3) تغییر دما هیچ تأثیری در مقدار تولید ماده خشک گیاهی نخواهد داشت.

(4) با تغییر مقدار تنفس فتوسنتز خالص گیاه دچار تغییر نمی‌شود.

3- رابطه بین میزان فتوسنتز ناخالص با تنفس گیاه زراعی چگونه است؟

(1) مستقیم است.

(2) معکوس است.

(3) رابطه‌ای ندارد.

(4) فقط در شرایط تنش‌زا رابطه مستقیم دارند.

4- کم‌ترین کسر تنفسی مربوط به کدام یک از گروه‌های زیر است؟

(1) اسیدهای آلی (2) اسیدهای چرب (3) مواد معدنی (4) قندها

5- شباهت‌های تنفس نوری با تنفس عادی کدام است؟

(1) تولید CO_2 - وابستگی به دما، دخالت O_2

(2) میزان CO_2 مصرف شده - میزان ATP تولید شده - مصرف O_2

(3) نوع سوخترا - محل انجام واکنش - میزان ATP تولید شده

(4) میزان CO_2 آزاد شده - وابستگی به نور - میزان O_2 مصرف شده

6- تفاوت‌های تولید ATP در کلروپلاست و میتوکندری کدام است؟

- 1) مکانیسم سنتز ATP - محل ساخته شدن ATP - وابستگی به زنجیره انتقال الکترونی
- 2) تولید ATP در اثر تجمع پروتون (H^+) - دخالت نور - نوع فسفوریلاسیون
- 3) تولید ATP در اثر انتقال الکترون - تولید ATP در اثر تجمع پروتون (H^+) - وابستگی دما
- 4) محل ساخته شدن ATP - نوع فسفوریلاسیون - مقدار کلی ATP تولید شده

7- در تنفس نوری، CO_2 در کدام یک از اندامک‌های دخیل رها می‌شود؟

- 1) پراکسی زوم
- 2) گلی اکسی زوم
- 3) کلروپلاست
- 4) میتوکندری

8- در محدوده‌ی دمایی می‌نیمم تا اپتیمم، Q_{10} در واکنش‌های

- 1) نوری و آنزیمی یکسان و اغلب بالاتر از 2 هستند.
- 2) نوری حدوداً 2 و در واکنش‌های آنزیمی تقریباً یک است.
- 3) نوری حدوداً یک و در واکنش‌های آنزیمی اغلب بیش‌تر از 2 است.
- 4) آنزیمی مستقل از دما و در واکنش‌های نوری وابسته به دما است.

9- تنفس تاریکی سلول‌های گیاهی

- 1) فقط در تاریکی صورت می‌گیرد.
- 2) هم در روشنایی و هم در تاریکی صورت می‌گیرد.
- 3) برخلاف عنوان آن، فقط در روشنایی صورت می‌گیرد.
- 4) در بافت‌ها و اندام‌های در حال خواب صورت نمی‌گیرد.

10- باتوجه به انواع تنفس در گیاه، در شرایط محدودیت انجام این فرآیند، کدام نوع تنفس را بر دیگری

مقدم می‌دارد؟

- 1) تنفس رشد بر تنفس پایه
- 2) تنفس رشد بر تنفس نوری
- 3) تنفس پایه بر تنفس رشد
- 4) تنفس نوری بر تنفس پایه

11- کسر تنفسی عبارت است از:

- (1) نسبت حجم O_2 آزاد شده به حجم CO_2 مصرف شده
- (2) نسبت حجم O_2 مصرف شده به حجم CO_2 آزاد شده
- (3) نسبت حجم CO_2 آزاد شده به حجم O_2 مصرف شده
- (4) نسبت حجم CO_2 مصرف شده به حجم O_2 آزاد شده

12- برای تولید یک گرم انرژی بیش تری در گیاهان به مصرف می‌رسد.

- | | |
|----------------|----------------|
| (1) اسید آمینه | (2) پروتئین |
| (3) چربی | (4) کربوهیدرات |

13- با افزایش وزن گیاه کدامیک از فرایندهای زیر به ترتیب کاهش و افزایش می‌یابند؟

- (1) جذب خالص، تنفس پایه
- (2) تنفس رشد، نسبت سطح برگ
- (3) تنفس نوری، تنفس تاریکی
- (4) فتوسنتز حقیقی، فتوسنتز ظاهری

14- در یک گیاه زراعی با نزدیک شدن به اواخر فصل رشد مقدار تنفس پایه و مقدار تنفس رشد

..... می‌یابد.

- | | |
|--------------------|------------------|
| (1) افزایش، افزایش | (2) افزایش، کاهش |
| (3) کاهش، افزایش | (4) کاهش، کاهش |

15- در گیاه با تنفس بالا:

- (1) نیاز به دمای بالا برای ارایه یک فتوسنتز مطلوب، قوی تر است.
- (2) نیاز به نور برای رسیدن به نقطه موازنه نوری، زیادتر است.
- (3) میزان جذب و تحلیل دی‌اکسید کربن هم قوی تر است.
- (4) کارایی فتوشیمیایی گیاه به هر حال بالاتر است.

16- فسفو گلیکولات به عنوان سوبسترا به یکی از فرایندهای زیر تعلق دارد:

- (1) تنفس تاریکی (آنزیمی)
(2) فتوسنتز در CAM
(3) فتوسنتز در C_4
(4) تنفس نوری

17- مهم ترین خاصیت آنزیم‌ها کدام است؟

- (1) حلالیت
(2) کاتالیزور بودن
(3) رنگ پذیری
(4) فرار بودن

18- در پایان مرحله گلیکولیز در تنفس تاریکی چه ماده‌ای تولید می‌شود؟

- (1) اسید پیروویک
(2) لیپو پروتئین
(3) گلیکوپروتئین
(4) دی‌اکسید کربن

19- مرحله‌ای که طی آن مولکول‌های بزرگ فعال متابولیسمی به مولکول‌های کوچک تر تبدیل می‌شوند؟

- (1) فسفریلاسیون
(2) کربوکسیلاسیون
(3) آنابولیسم
(4) کاتابولیسم

20- تنفس تاریکی در کدام اندامک‌های سلولی انجام می‌شود؟

- (1) واکوئل - کلروپلاست
(2) میتوکندری - پراکسی‌زوم - کلروپلاست
(3) میتوکندری - سیتوزول
(4) اسفروزوم - میتوکندری

21- آنزیم میتوکندریایی که زنجیره تنفس (تاریکی) را به انجام می‌رساند کدام است؟

- (1) اسید آسکوربیک اکسیداز
(2) اسید گلیکولیک اکسیداز
(3) کاتالاز
(4) سیتوکروم اکسیداز

22- محصول چرخه کربس در تنفس تاریکی چیست؟

- (1) O_2
(2) CO_2
(3) H_2O
(4) اسید پیروویک

23- در گیاهان C_3 تنفس در روز مساوی است با:

- (1) تنفس نوری
(2) تنفس تاریکی + تنفس نوری
(3) تنفس تاریکی
(4) تنفس نوری + تنفس تاریکی

24- نوکلئوتیدی است بدون ویتامین و عامل فسفریله کننده:

- (1) NAD
(2) ATP
(3) NADP
(4) FAD

25- مرحله گلیکولیز در کدام قسمت سلول اتفاق می افتد؟

- (1) میتوکندری (2) کلروپلاست (3) سیتوزول (4) پراکسیزوم

26- در تنفس نوری با افزایش تراکم اکسیژن شدت تنفس:

- (1) کاهش می یابد. (2) تغییر محسوسی نمی کند.
(3) ابتدا افزایش و سپس کاهش می یابد. (4) افزایش می یابد.

27- چرخه ارتباطی با تنفس هوازی ندارد.

- (1) اسید تری کربوکسیلیک (2) اسید سیتریک (3) اسید تری کربنیک (4) کربس

28- مرحله ای که از گلوکز آغاز و به اسید پیروویک ختم می شود چه نام دارد؟

- (1) چرخه کربس (2) فسفریلاسیون (3) چرخه کالوین (4) گلیکولیز

29- در فسفریله شدن اکسیداتیو کدام محصول تولید می شود؟

- (1) FFD (2) ATP (3) NAD (4) FADH₂

30- کسر تنفسی RQ عبارت است از:

- (1) نسبت تبدیل نشاسته به فندهای محلول
(2) نسبت تبدیل پروتئین به اسیدهای آمینه
(3) نسبت حجم CO₂ آزاد شده به O₂ مصرف شده در طی فرایند جوانه زنی
(4) نسبت حجم O₂ مصرف شده به CO₂ آزاد شده در طی فرایند جوانه زنی

پاسخ تشریحی تست‌های طبقه‌بندی شده فصل چهارم

1- گزینه‌ی «2» صحیح است.

تنفس کامل و تغییرات وزن گیاه نشان دهنده میزان رشد گیاه هستند.

2- گزینه‌ی «1» صحیح است.

به دلیل اینکه دمای مطلوب تنفس بالاتر از دمای مطلوب فتوسنتز است. بنابراین دمای مطلوب فتوسنتز ناخالص (فتوسنتز خالص و تنفس) متفاوت از دمای مطلوب فتوسنتز خالص است.

3- گزینه‌ی «1» صحیح است.

فتوسنتز گیاه بعد از یک درجه حرارت خاصی ثابت می‌شود ولی تنفس همچنان به‌صورت خطی افزایش می‌یابد که یکی از علل آن مقاومت بالاتر آنزیم‌های تنفس به دما نسبت به آنزیم‌های فتوسنتزی است.

4- گزینه‌ی «2» صحیح است.

کم‌ترین کسر تنفسی مربوط به اسیدهای چرب است. زیرا چربی‌ها ترکیبات بسیار احیائی شده هستند که در ساختارشان اکسیژن کمی دارند و برای سوختن به اکسیژن بیش‌تری نیاز دارند.

5- گزینه‌ی «1» صحیح است.

در هر دو فرایند تنفس نوری و تنفس عادی CO_2 تولید می‌شود و این دو فرایند وابسته به دما بوده و در هر دو O_2 نیز دخالت دارد.

6- گزینه‌ی «4» صحیح است.

محل ساخته شدن ATP در کلروپلاست در عرض غشاء تیلاکوئید است ولی در میتوکندری در عرض غشاء داخلی میتوکندری است. نوع فسفوریلاسیون در کلروپلاست فسفوریلاسیون نوری است. ولی در میتوکندری فسفوریلاسیون اکسیداسیونی است مقدار کی ATP تولید شده در کلروپلاست و میتوکندری نیز متفاوت است.

7- گزینه‌ی «4» صحیح است.

در تنفس نوری در اثر ترکیب دو مولکول اسید آمینه گلایسین (دو کربنه) و تبدیل به یک مولکول اسید آمینه سرین (سه کربنه) یک مولکول CO_2 در داخل میتوکندری رها می‌شود.

8-؟

در محدوده دمایی مینیمم تا اپتیمم، میزان Q_{10} در واکنش‌های فیزیکی مانند واکنش‌های نوری فتوسنتز برابر یک بوده ولی در واکنش‌های شیمیایی مانند واکنش‌های آنزیمی باعث افزایش (حدود دو برابر) سرعت واکنش‌های آنزیمی می‌گردد. بنابراین گزینه صحیح وجود ندارد.

9- گزینه‌ی «2» صحیح است.

تنفس تاریکی سلول‌های گیاهی فرایندی است که انرژی ذخیره شده در کربوهیدرات را به صورت کنترل شده آزاد می‌کند و هم در تاریکی و هم در روشنایی صورت می‌گیرد.

10- گزینه‌ی «3» صحیح است.

در شرایط محدودیت تنفس میزان رشد و افزایش وزن خشک گیاه کاهش می‌یابد. بنابراین میزان تنفس پایه یا تنفس نگهداری که برای حفظ وضعیت موجود گیاه انجام می‌شود نسبت به تنفس رشد برتری خواهد داشت.

11- گزینه‌ی «3» صحیح است.

کسر تنفسی بیان کننده نسبت حجم CO_2 آزاد شده به حجم O_2 مصرف شده است.

12- گزینه‌ی «3» صحیح است.

مقدار انرژی موجود در چربی تقریباً دو برابر موادی مانند کربوهیدرات‌ها است. بنابراین انرژی لازم برای تولید چربی‌ها زیاد می‌باشد. علت عملکرد کم‌تر گیاهان روغنی نسبت به گیاهان با کربوهیدرات بالا مثل غلات نیز تاحدی به این مسأله مربوط است.

13- گزینه‌ی «1» صحیح است.

در زمان سبز شدن و اوایل رشد بوته‌ها، به علت عدم سایه‌اندازی و جوان بودن بوته‌ها، سرعت جذب خالص (NAR) حداکثر است. این سرعت با رسیدن به مراحل آخر کاهش می‌یابد. از طرف دیگر به علت افزایش بافت‌های ساختمانی گیاه به طرف مراحل انتهایی رشد تنس پایه افزایش می‌یابد.

14- گزینه‌ی «2» صحیح است.

با افزایش سن گیاه به وزن گیاه افزوده می‌شود و میزان تنفس لازم برای نگهداری گیاه افزایش پیدا می‌کند در حالی که با افزایش سن گیاه از میزان رشد گیاه کاسته شده و در نتیجه مقدار تنفس رشد نیز کاهش می‌یابد.

15- گزینهی «2» صحیح است.

هر چقدر تنفس گیاهی بالاتر باشد نقطه رسیدن به موازنه نوری یعنی میزان دی‌اکسید کربن تثبیت شده از طریق فتوسنتز برای جبران دی‌اکسید کربن آزاد شده از طریق تنفس باید بیش‌تر باشد.
تنفس عادی - تنفس نوری - فتوسنتز کل = فتوسنتز خالص

16- گزینهی «4» صحیح است.

در تنفس نوری، در اثر ترکیب اکسیژن با ریبولوز بیس فسفات، یک ترکیب دو کربنه به نام فسفوگیلکولات ایجاد می‌شود.

17- گزینهی «2» صحیح است.

مهم‌ترین خاصیت آنزیم‌ها کاتالیزور بودن است.

18- گزینهی «1» صحیح است.

در پایان مرحله گلیکولیز تنفس تاریکی، اسید پیروویک در سیتوسول تولید می‌شود.

19- گزینهی «4» صحیح است.

کاتابولیسم واکنش‌هایی هستند که طی آن‌ها مولکول‌های بزرگ به مولکول‌های کوچک‌تر تبدیل می‌شوند و انرژی به‌صورت حرارت با ATP آزاد می‌شود مثل تنفس.

20- گزینهی «3» صحیح است.

تنفس عادی در دو اندامک سیتوزول و میتوکندری صورت می‌گیرد ولی تنفس نوری در سه اندامک کلروپلاست، پراکسی‌زوم و میتوکندری انجام می‌شود.

21- گزینهی «4» صحیح است.

زنجیره انتقال الکترون در مرحله سوم تنفس در کریستا با غشای داخلی چین‌خورده میتوکندری صورت می‌گیرد که انتقال الکترون از cyst به اکسیژن توسط آنزیم سیتوکروم اکسیداز صورت می‌گیرد. اکسیژن به وسیله الکترون و پروتون‌های موجود در ماتریکس به آب تبدیل می‌شود.

22- گزینهی «2» صحیح است.

در چرخه کربس از هر پایروویک اسید، سه عدد CO₂ تولید می‌شود که آزاد می‌گردد.

23- گزینه‌ی «2» صحیح است.

تنفس تاریکی طی شبانه‌روز انجام می‌شود ولی تنفس نوری در حضور نور صورت می‌گیرد.

24- گزینه‌ی «2» صحیح است.

ATP نوکلئوتیدی است که دارای عامل فسفریله کننده می‌باشد ولی فاقد ویتامین می‌باشد.

25- گزینه‌ی «3» صحیح است.

گلیکولیز تنها در سیتوزول صورت می‌گیرد و نیاز به میتوکندری ندارد. بنابراین پروکاریوت‌ها که میتوکندری نداشته‌اند از طریق گلیکولیز انرژی خود را تأمین می‌کردند زیرا در گلیکولیز نیازی به اکسیژن نیست.

26- گزینه‌ی «4» صحیح است.

در تنفس نوری با افزایش میزان اکسیژن فعالیت رابیسکو اکسیژناز افزایش یافته که در نتیجه آن بر شدت تنفس نوری افزوده می‌شود.

27- گزینه‌ی «3» صحیح است.

چرخه کربس همان چرخه اسید تری کربوکسیلیک و چرخه اسید سیتریک است که در تنفس هوازی شرکت دارد اما چرخه تری کربنیک ارتباطی با تنفس هوازی ندارد.

28- گزینه‌ی «4» صحیح است.

گلیکولیز مرحله‌ای است که از گلوکز آغاز شده و به اسید پیروویک ختم می‌شود و اولین مرحله تنفس بوده، و در سیتوسول انجام می‌شود.

29- گزینه‌ی «2» صحیح است.

در فسفریله شدن اکسیداتیو یا همان تنفس مهم‌ترین محصول انرژی‌زا که تولید می‌شود ATP است.

30- گزینه‌ی «3» صحیح است.

کسر تنفسی (RQ) به نسبت O_2 آزاد شده به CO_2 مصرف شده گفته می‌شود.

فصل پنجم: تثبیت CO₂ توسط جوامع گیاهی

مقدمه:

عملکرد کل ماده خشک گیاهان زراعی نتیجه جذب خالص CO₂ در طول رشد گیاه می‌باشد چون جذب CO₂ نتیجه جذب انرژی خورشید می‌باشد و چون تشعشع خورشید در طول فصل رشد به‌طور یکنواختی روی سطح زمین توزیع می‌گردد. عوامل عمده که بر عملکرد ماده خشک اثر می‌گذارند انرژی خورشیدی جذب شده و بازده استفاده از انرژی خورشیدی برای تثبیت CO₂ می‌باشد.

مطالعه تحقیق در مورد جذب CO₂ توسط جوامع گیاهی به دلایل زیر مشکل است:

- 1- عوامل محیطی (میکروکلیم و ماکروکلیم) خارج از جوامع گیاهی به‌طور مستمر در حال نوسان می‌باشد. به‌طور مثال تغییرات فصل، تشعشع طول روز، درجه حرارت، میزان آب موجود، غلظت CO₂، مقدار مواد غذایی، غلظت اکسیژن و جریان هوا (باد) می‌باشند.
- 2- گیاهان بسته به محیط بسیار متغیر مزرعه و به طریق مختلف عکس‌العمل نشان می‌دهند.

سطح برگ و دریافت تشعشع خورشید

اگر گیاهی بخواهد از انرژی خورشید به‌طور کارآمدی استفاده کند باید حداکثر تشعشع توسط بافت‌های سبز گیاه جذب شود. برگ اندام اصلی دریافت نور و فتوسنتز در گیاهان زراعی می‌باشند.

برخی از گیاهان چندساله در آب و هوای گرمسیری و نیمه گرمسیری سطح زمین را کاملاً می‌پوشاند، حال آن‌که در مناطق معتدل به علت پایین بودن درجه حرارت در زمستان، رشد برگ‌ها متوقف می‌شود و با گرم شدن هوا رشد خود را از سر می‌گیرند.

حداکثر ظرفیت فتوسنتزی ممکن برای یک برگ را ظرفیت فتوسنتزی برگ می‌گویند که به‌صورت سرعت فتوسنتز بر واحد سطح برگ در شرایط اشباع نوری، غلظت‌های معمولی دی‌اکسیدکربن و اکسیژن جو، دمای مطلوب و رطوبت نسبی بالا تعیین می‌گردد.

گونه‌های پربازده (برمحصول)، قسمت اعظم رشد خود را در اوایل فصل رشد صرف توسعه سطح برگ خود می‌کنند و در نتیجه می‌توانند از تشعشع خورشید به‌طور کارآمدتری استفاده نمایند. بسیاری از مدیریت‌های زراعی و اعمال زراعی از قبیل مصرف کود قبل از کاشت و تراکم زیاد برای دریافت نور بیش‌تر انجام می‌شود.

در گونه‌های گیاهی با رشد محدود مثل گندم و جو با افزایش سطح برگ، میزان دریافت نور خورشید نیز بیش تر می‌شود و سطح اولیه برگ به‌طور نمایی افزایش می‌یابد ولی از آنجایی که با شروع گل‌دهی، سطح برگ گیاهان با رشد محدود دیگر افزایش نمی‌یابد لذا اهداف زراعی باید به گونه‌ای باشد که از طریق دریافت تمام تشعشع بتواند فتوسنتز را به حداکثر برسانند. چرا که در غلات مقدار زیادی از وزن بذر ناشی از فتوسنتز قبل از گل‌دهی است و وضعیت آرایش برگ‌ها دارای اهمیت است.

تجزیه و تحلیل رشد

تجزیه و تحلیل رشد، تکنیکی است که توسط بلاک من ابداع شد و به‌وسیله آن می‌توان آن‌چه را که در طول دوره رشد بردای گیاه روی می‌دهد شناسایی کرد. تنها اندازه‌گیری دو عامل سطح برگ و وزن خشک در فواصل مکرر، لازمه تجزیه و تحلیل رشد است. اندازه‌گیری این دو پارامتر در فواصل زمانی نسبتاً طولانی (2-1 هفته) یا کوتاه‌تر (3-2 روز) مقدور است که راه‌حل دوم قابل توصیه است.

سطح برگ را می‌توان از طرق مختلفی تعیین کرد. رایج‌ترین راه تعیین سطح برگ، استفاده از دستگاه فتوالکترونیک است که مستقیماً سطح برگ را که داخل آن قرار گرفته باشد را می‌خواند. روش دیگر استفاده از تجزیه و تحلیل رگرسیون خطی است.

$$\text{سطح برگ} = a + b(l \times w)$$

در این فرمول b شیب معادله

L: طول برگ

W: عرض برگ

روش‌های دیگر برای تعیین سطح برگ وجود دارد. به‌طور مثال ترسیم برگ‌های تازه روی کاغذ اوزالید یا کاغذ فتوکپی است. وزن تعیین شده برگ بعداً می‌تواند به‌طور تجربی توسط محاسبه به سطح برگ تبدیل می‌شود.

تجزیه و تحلیل رشد می‌تواند براساس رشد تک بوته یا اجتماع گیاهی انجام گیرد. تجزیه و تحلیل رشد تک بوته شامل موارد زیر است:

1- سطح برگ نسبی و مطلق

2- سرعت جذب خالص برگ

3- نسبت سطح برگ

4- سطح ویژه برگ

5- وزن مخصوص برگ

6- آلومتری رشد (نسبت شاخسار به ریشه)

در تجزیه و تحلیل رشد اجتماعات گیاهی، مورد نظر متخصصین زراعت است و در واقع برای عملکرد اقتصادی به کار می‌رود. پارامترهایی نظیر موارد زیر به کار می‌رود:

1- شاخص سطح برگ

2- دوام سطح برگ

3- سرعت رشد محصول

4- سرعت جذب خالص

سرعت رشد گیاه (CGR) Crop Growth Rate

سرعت رشد گیاه (CGR) نشان دهنده میزان تجمع ماده خشک در گیاهان در یک واحد زمانی مشخص در واحد سطح زمین می‌باشد. برای اندازه‌گیری CGR در جوامع گیاهی، در فواصل زمانی کم، نمونه‌برداری از محصول انجام می‌شود و افزایش ماده خشک در فاصله بین دو نمونه‌گیری محاسبه می‌شود.

CGR براساس گرم در مترمربع سطح زمین در روز بیان می‌شود. مقدار CGR معمولاً برای گیاهان C_3 ، $20g / m^2 \cdot day$ و برای گیاهان C_4 ، $20g / m^2 \cdot day$ می‌باشد.

$$CGR = \frac{W_2 - W_1}{t_2 - t_1}$$

$W_2 - W_1$: تغییرات وزن خشک

$t_2 - t_1$: فاصله زمانی نمونه‌برداری

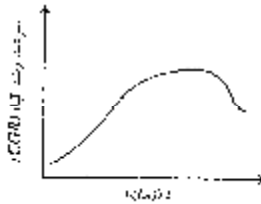
در محاسبه CGR وزن خشک ریشه تعیین نمی‌گردد زیرا محاسبه آن مشکل می‌باشد.

سرعت رشد جامعه گیاهی (CGR) در هرگونه معمولاً به میزان دریافت تشعشع نور خورشید بستگی دارد.

در ابتدای فصل رشد مقدار CGR کم است با افزایش سطح برگ مقدار CGR نیز زیاد می‌شود تا این که به حداکثر مقدار خود می‌رسد و در اواخر فصل رشد CGR کاهش می‌یابد. در اواخر فصل رشد به دلیل پرشدن برگ‌ها و کاهش سطح

برگ (به دلیل ریزش برگ‌ها) CGR اهش می‌یابد. (شکل 1-4)

نکته: به نسبت CGR اقدصادی به CGR کل گیاه، شاخص یا ضریب توزیع مواد فتوسنتزی می‌گویند.



شکل 1-4: تغییرات CGR در جوامع گیاهی با گذشت زمان

سرعت رشد نسبی (CGR) (Relative Growth)

سرعت رشد نسبی (نرخ رشد یا آهنگ رشد) عبارت است از تغییرات وزن خشک گیاه نسبت به وزن خشک اولیه در واحد زمان، با استفاده از سرعت رشد نسبی می‌توان گیاهان مختلف را باهم مقایسه کرد. مقدار RGR در گیاهان مختلف بین $0-0/2$ است.

اگر مقدار RGR برابر $0/16$ گرم بر گرم در روز (gr/gr.day) باشد یعنی این که هر گرم از آن گیاه در هر روز $0/16$ گرم افزایش وزن دارد. با گذشت زمان مقدار RGR کاهش خواهد یافت زیرا با گذشت زمان به وزن گیاه اضافه می‌شود ولی در این افزایش وزن تعداد بافت‌های مرده و کاملاً بالغ که دیگر در تولید نقش ندارد. افزایش می‌یابد. در حالی که در ابتدای رشد گیاه، تقریباً تمام وزن گیاه و تمام سلول‌ها در تولید مؤثر هستند. اما با گذشت زمان به تعداد بافت‌های مرده که در تولید نقش ندارند، افزوده می‌شود.

$$RGR = \frac{\text{Ln}w_2 - \text{Ln}w_1}{t_2 - t_1}$$

در این فرمول:

$\text{Ln}w_2 - \text{Ln}w_1$: اختلاف لگاریتم طبیعی تغییرات وزن خشک گیاه

$t_2 - t_1$: فاصله زمانی نمونه‌گیری

هم‌چنین می‌توان مقدر RGR را از فرمول زیر نیز به دست آورد:

$$RGR = \frac{CGR}{TDW}$$

CGR: سرعت رشد گیاه

TDW: وزن خشک کل گیاه

RGR: در گیاهان زراعی بعد از جوانه زنی بالا می‌باشد و سپس روند کاهشی دارد:



شاخص سطح برگ (LAI) Leafarea Index

LAI بدون واحد است و عبارت است از نسبت سطح برگ به سطح زمین اشغال شده:

$$LAI = \frac{LA}{GA}$$

LA: سطح برگ

GA: سطح زمین

در واقع LAI بیان می‌کند که در یک مترمربع زمین چند مترمربع برگ وجود دارد. به طور مثال $LAI = 2$ یعنی این که در یک مترمربع زمین 2 مترمربع برگ وجود دارد.

با افزایش شاخص برگ، درصد جذب نور افزایش می‌یابد، ولی قبل از این که LAI به حداکثر خود برسد درصد جذب نور به حداکثر خود می‌رسد و بعد از آن با افزایش LAI درصد جذب نور ثابت می‌ماند زیرا از یک حدی به بعد با اضافه شدن شاخص سطح برگ برگ‌های بالایی بر روی برگ‌های پایینی سایه‌اندازی می‌کنند و در نتیجه برگ‌های پایینی نوری جذب نمی‌کنند. در غلات حداکثر LAI در مرحله گل‌دهی وجود دارد. در ذرت حداکثر LAI در زمان باز شدن گل‌های نر می‌باشد.

در گیاهان علوفه‌ای و حبوبات که جزو گیاهان رشد نامحدود می‌باشند. LAI حتی پس از گل‌دهی نیز افزایش پیدا می‌کند.

برای محصولات علوفه‌ای که عملکرد کل ماده خشک مورد نظر است. نیاز به LAI بیش‌تری می‌باشد.

مقدار LAI در ابتدای فصل رشد کم می‌باشد و سپس افزایش می‌یابد تا به یک حد ماکزیمم می‌رسد و سپس در اواخر فصل رشد به دلیل ریزش برگ‌ها، LAI کاهش می‌یابد.

سرعت جذب خالص (NAR) Net Assimilation Rate

سرعت جذب خالص (NAR) عبارت است از: سرعت تجمع ماده خشک در واحد سطح برگ در زمان معین که به صورت گرم در مترمربع سطح برگ در روز بیان می‌گردد. سرعت جذب خالص (NAR) بیانگر کارایی فتوسنتزی برگ‌ها می‌باشد. در ابتدای رشد که گیاه کوچک است و اغلب برگ‌های گیاه در معرض نور مستقیم خورشید قرار گرفته‌اند، NAR در بیش‌ترین مقدار خود قرار دارد ولی با افزایش LAI به دلیل سایه‌اندازی برگ‌ها بر روی یکدیگر و همچنین زیاد شدن تعداد برگ‌های پیر و پژمرده توان فتوسنتزی گیاه کاهش می‌یابد و در نتیجه NAR در طول فصل رشد مرتباً کاهش می‌یابد. با NAR می‌توان گیاهان مختلف را باهم مقایسه کرد.

سرعت جذب خالص یا سرعت فتوسنتز خالص عبارت است از مقدار ماده خشک تولید شده در واحد زمان در واحد سطح فتوسنتز کننده در واقع NAR شاخص متوسط سرعت تبادل خالص CO_2 برای هر واحد سطح برگ گیاه می‌باشد.

$$CGR = NAR \times LAI \Rightarrow NAR = \frac{CGR}{LAI}$$

LAI: شاخص سطح برگ گیاه

CGR: سرعت رشد گیاه

برای محاسبه NAR از فرمول زیر نیز می‌توان استفاده کرد:

$$NAR = \frac{w_2 - w_1}{t_2 - t_1} \times \frac{\ln LA_2 - \ln LA_1}{LA_2 - LA_1}$$

$w_2 - w_1$: تغییرات وزن خشک گیاه

$t_2 - t_1$: فاصله زمانی نمونه‌گیری

$LA_2 - LA_1$: تغییرات سطح برگ

$\ln LA_2 - \ln LA_1$: اختلاف لگاریتم طبیعی تغییرات سطح برگ

نمودار NAR در طول رشد مانند نمودار RGR و روند کاهشی دارد.

نسبت سطح برگ (LAR) Leaf Area Rate

نسبت سطح برگ عبارت است از نسبت بین پهنگی یا بافت‌های فتوسنتزکننده به کل بافت‌های تنفس‌کننده یا وزن کل گیاه.

LAR نشان‌دهنده پربریگی گیاه می‌باشد و در واقع میزان سرمایه‌گذاری گیاه در برگ‌ها را نشان می‌دهد. گیاهان در ابتدای فصل رشد میزان سرمایه‌گذاری در برگ‌ها را افزایش می‌دهند و سپس کاهش می‌دهند. در گیاهانی که دارای مرحله روزت هستند نظیر گندم و گلرنگ LAR بیش‌تر از گیاهانی مانند آفتابگردان و پنبه است که روزت ندارند. برای محاسبه LAR از فرمول‌های زیر بهره‌می‌برند:

$$LAR = \frac{LA}{TDW}$$

$$LAR = \frac{RGR}{NAR}$$

LA: سطح برگ

TDW: وزن خشک کل گیاه

RGR: سرعت رشد نسبی

NAR: سرعت جذب خالص

واحد LAR مترمربع بر گرم است.

سطح ویژه برگ (سطح مخصوص برگ) (Specific Leaf Area (SLA)

سطح ویژه برگ عبارت است از نسبت برگ به وزن خشک برگ.

SLA در واقع بیانگر ضخامت برگ است. به طوری که هرچه SLA بزرگ‌تر باشد، برگ نازک‌تر و هرچه SLA کوچک‌تر باشد برگ ضخیم‌تر می‌باشد. هرچه برگ ضخیم‌تر باشد، میزان کلروفیل و غلظت کلروپلاست آن بالاتر می‌باشد لذا پرتو نوری کم‌تر می‌باشد در نتیجه توان فتوسنتزی برگ بالاتر می‌رود.

$$SLA = \frac{LA}{LDW}$$

LA: سطح برگ

LDW: وزن خشک برگ

واحد سطح ویژه برگ (SLA)، مترمربع بر گرم است.

نسبت وزن برگ (LWR)

نسبت وزن برگ (LWR) عبارت است از نسبت وزن خشک برگ به وزن خشک کل گیاه، LWR پربریگی گیاه را نشان

می‌دهد. در گیاهان علوفه‌ای LWR بالا مناسب می‌باشد. در مناطق کم‌نور با آب و هوای ابری باید از واریته‌هایی با برگ‌های پهن نازک استفاده کرد تا نور بیشتری دریافت کنند. در مناطق با نور زیاد نیاز به گیاهانی است که LWR در آنها بالا باشد.

$$LWR = \frac{LAR}{SLA}$$

$$LWR = \frac{LDW}{TDW}$$

LDW: وزن خشک گیاه (برگ)

TDW: وزن خشک کل گیاه

LAR: نسبت سطح برگ

SLA: سطح ویژه برگ

واحد LWR گرم برگ گرم می‌باشد.

وزن مخصوص برگ (SLW)

وزن مخصوص برگ عبارت است از نسبت سطح وزن برگ به سطح برگ و در واقع عکس SLA می‌باشد. واحد آن گرم بر مترمربع یا گرم بر سانتی‌مترمربع می‌باشد.

برای به‌دست آوردن SLW از فرمول زیر استفاده می‌شود:

$$SLW = \frac{LW}{LA}$$

LW: وزن برگ

LA: سطح برگ

SLW با ضخامت برگ رابطه مستقیم دارد یعنی هرچه SLW افزایش یابد، ضخامت برگ نیز افزایش می‌یابد و بالعکس.

دوام سطح برگ (LAD) Leaf Area Duration

دوام سطح بگر بیان کننده طول عمر برگ می‌باشد و از حاصلضرب سطح برگ در مدت زمانی که گیاه آن سطح برگ را حفظ می‌کند به‌دست می‌آید. در مورد دوام شاخص سطح برگ نیز همین‌طور است یعنی دوام شاخص سطح برگ عبارت است از مدت زمانی که LAI می‌ماند و فعالیت می‌کند.

هرچه عمر برگ بیشتر باشد، گیاه مدت زمان بیشتری می‌تواند از آن برگ در جهت تولید بهره ببرد. گیاه برای تولید یک برگ انرژی زیادی صرف می‌کند بنابراین دوام سطح برگ (LAD) از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است. اختلافات زیادی که در عملکرد ماده خشک گیاهان دیده می‌شود هم به دلیل اختلافات در فتوسنتز گیاهها است و هم به دلیل تفاوت در دوام سطح برگ آنها می‌باشد.

دوام سطح برگ (LAD) دو مفهوم را در بر می‌گیرد:

1- میزان سطح برگ را بیان می‌کند.

2- بیانگر دوام بافت‌های فتوسنتزی جامعه گیاهی است.

عملکرد ماده خشک با دوام سطح برگ رابطه مستقیم دارد.

برای محاسبه LAD از فرمول زیر استفاده می‌شود:

$$LAD = \frac{LA_1 + LA_2}{2} (t_2 - t_1)$$

متوسط سطح برگ در فاصله زمانی $t_2 - t_1$ می‌باشد: $\frac{LA_1 + LA_2}{2}$

واحد LAD برحسب زمان است و براساس روز یا هفته بیان می‌شود.

دوام بیوماس (BMD)

دوام بیوماس (BMD) مشابه LAD می‌باشد. دوام بیوماس، سطح زیر منحنی زمان نسبت به تولید بیوماس است. اگر تلفات بیوماس در طول زمان (که تابع وزن گیاه زنده و درجه حرارت است) در محاسبه BMD به حساب نیاید در این صورت دوام بیوماس کمتر قابل استفاده است.

دوام بیوماس از رابطه زیر محاسبه می‌شود:

$$BMD = \frac{w_1 + w_2}{2} (t_2 - t_1)$$

متوسط وزن گیاه زنده طی فاصله زمانی $t_2 - t_1$ است: $\frac{w_1 + w_2}{2}$

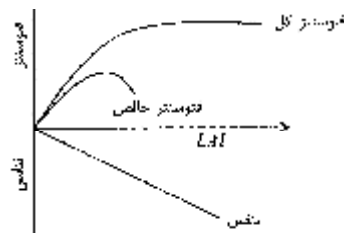
شاخص سطح برگ مطلوب و بحرانی

به شاخص سطح برگی که در آن حداکثر CGR به دست می‌آید، شاخص سطح برگ مطلوب می‌گویند. زیرا با بالا رفتن

LAI از حد مطلوب CGR کاهش می‌یابد. به شاخص سطح برگ که در آن 95% نور خورشید توسط جامعه گیاهی دریافت می‌شود را LAI بحرانی می‌گویند. افزایش شاخص سطح برگ بیش‌تر از حدی که 95% نور خورشید را دریافت کند، مقدار CGR را افزایش نمی‌دهد. جوامع گیاهی چه دارای LAI بحرانی و چه دارای LAI مطلوب باشند، مقدار CGR در آن‌ها با افزایش شاخص سطح برگ افزایش می‌یابد تا این که به شاخص سطح برگ برسد که حداکثر تشعشع خورشید را دریافت کند، پس از آن که حداکثر CGR به دست آمد این دو مفهوم (مطلوب و بحرانی) باهم تفاوت پیدا می‌کنند و علت آن هم تنفس است.

شاخص سطح برگ مطلوب موقعی رخ می‌دهد که برگ‌های جوان در سایه برگ‌های پیر قرار گیرند. در جوامع گیاهی دارای شاخص سطح برگ مطلوب برگ‌های پیر در بالا قرار دارند و بر روی برگ‌های جوان که در پایین جامعه گیاهی قرار دارند سایه‌اندازی می‌کنند. بدین ترتیب برگ‌های جوان به اندازه تنفس خود فتوسنتز ندارند و به‌صورت انگل عمل می‌کنند و از مواد فتوسنتزی سایر برگ‌ها بهره می‌برند.

در جوامع گیاهی مطلوب با افزایش سطح برگ فتوسنتز کل افزایش می‌یابد ولی بعد از مدتی ثابت می‌شود در حالی که تنفس هم جنان افزایش می‌یابد، لذا فتوسنتز خالص تقریباً از زمانی که فتوسنتز کل ثابت می‌شود ولی تنفس افزایش می‌یابد شروع به کاهش می‌کند. پس فتوسنتز خالص ابتدا افزایش یافته سپس کاهش می‌یابد. در واقع در جوامع گیاهی مطلوب تنفس تابع ماده خشک است نه فتوسنتز.

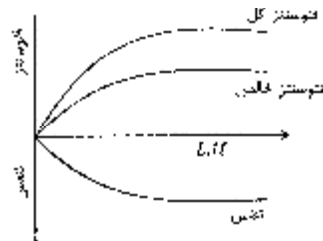


تغییرات تنفسی و فتوسنتز در جوامع گیاهی با LAI مطلوب

گیاهان علوفه‌ای جزو جوامع گیاهی مطلوب هستند زیرا برگ‌های جوان در زیر قرار گرفته‌اند، لذا با افزایش سطح برگ، چون برگ‌های جوان در زیر هستند و برگ‌های پیر بالایی بر روی آن‌ها سایه‌اندازی می‌کنند. برگ‌های جوان در چنین وضعیتی نور مناسبی دریافت نمی‌کنند و در نتیجه فتوسنتز تغییر زیادی نمی‌کند ولی تنفس افزایش می‌یابد، لذا فتوسنتز خالص آن‌ها کاهش می‌یابد.

در جوامع گیاهی بحرانی، برگ‌های جوان در بالا و برگ‌های پیر در پایین کانوپی گیاه و در سایه برگ‌های جوان قرار می‌گیرند، لذا با افزایش سطح برگ، فتوسنتز بالا می‌رود و پس از مدتی ثابت می‌ماند. تنفس هم تابع فتوسنتز است یعنی

ابتدا افزایش و پس از مدتی ثابت می‌ماند. گندم و جو جزء جوامع گیاهی بحرانی هستند زیرا برگ‌های جوان در بالا و نور کافی دریافت می‌کنند و لذا تنفس تابع فتوسنتز است و این درست نقطه متقابل جوامع گیاهی مطلوب می‌باشد.



تغییرات تنفس و فتوسنتز در جوامع گیاهی بحرانی

کاهش تشعشع درون جوامع گیاهی

جوامع گیاهی هم نور مستقیم و هم نور غیرمستقیم خورشید را دریافت می‌کنند. برگ‌های بالایی هم نور مستقیم و هم نور غیرمستقیم را دریافت می‌کنند. در حالی که برگ‌های پایینی جامعه گیاهی مقدار کم‌تری از اشعه مستقیم را دریافت می‌کنند.

کاهش تشعشع (استهلاک) از قانون جذب بیرلامبرت پیروی می‌کند. طبق این قانون هر لایه دارای ضخامت یکسان، مقدار مساوی از تشعشعی که از آن می‌گذرد را جذب می‌نماید. در جوامع گیاهی لایه ضخامت یکسان براساس واحد شاخص سطح بیان می‌شود و از فرمول زیر پیروی می‌کند:

$$\frac{I}{I_g} = e^{-kLAI}$$

I_g : تشعشع فعال در قسمت بالای جامعه گیاهی

I : تشعشع فعال در فتوسنتز در زیر لایه LAI

k : ضریب استهلاک یا کاهش تشعشع

E : عددی است مساوی 2/718

بنابراین طبق این فرمول مقدار نور خورشید که در یک جامعه گیاهی نفوذ می‌کند تحت تأثیر شاخص سطح برگ و آرایش برگ‌ها قرار می‌گیرد.

ضریب کاهش تشعشع (k) مقدار کاهش نور در جامعه گیاهی را با عدد بیان می‌کند و k مشخص کننده آرایش برگ‌ها است. که عمدتاً شامل زاویه برگ‌ها و چگویی تجمع برگ‌ها در داخل جامعه گیاهی می‌باشد. ضریب استهلاک نوری همیشه بین 0 تا 1 است. هرچقدر برگ‌های یک گیاه عمودی‌تر باشد k کوچک‌تر بوده و به سمت صفر میل می‌کند در

عوض هرچه برگ‌ها افقی‌تر باشد، k بزرگ‌تر بوده و به سمت عدد یک میل می‌کند.

برای محاسبه LAI مؤثر، یعنی شاخص برگ‌گی که واقعاً درگیر در جریان فتوسنتز است که ضریب کاهش تشعشع استفاده می‌شود و باید از فرمول زیر استفاده گردد:

$$LAI_p = LAI \times k$$

LAIp: شاخص سطح برگ مؤثر

زاویه برگ‌ها

زاویه برگ‌ها به دریافت تشعشع و توزیع آن در جامعه گیاهی اثر می‌گذارد. جامعه گیاهی شبدر که برگ‌های افقی دارد به سطح برگ کم‌تری برای دریافت حداکثر نور نیاز دارد در حالی که جامعه گیاهی گندمیان که دارای برگ‌های عمودی هستند به سطح برگ بیش‌تری برای این منظور نیاز دارند. مقدار تقریبی k برای جامعه گیاهی شبدر حدود $0/6$ و برای گندمیان حدود $0/25$ است.

تمایل برگ‌ها و بازده فتوسنتز

فتوسنتز برگ در شدت نور کم دارای حداکثر کارایی (CO_2 تثبیت شده در واحد نور) است. غالباً وقتی برگ‌های منفرد در نور مستقیم خورشید قرار می‌گیرند به حالت اشباع نور می‌رسند. در جامعه گیاهی که برگ‌های بالایی به اشباع نوری می‌رسند و فتوسنتز برگ‌های تحتانی به علت قرار گرفتن در سایه تقلیل می‌یابد. از نظر تئوری در کی جامعه گیاهی که برگ‌ها دارای زاویه افقی هستند. در صورتی که نور به‌طور یکنواخت روی سطوح برگ‌های آن توزیع شود، کارآمدتر هستند. چنین توزیع متساوی وقتی به‌دست می‌آید که حداقل برگ‌های بالایی در هنگامی که خورشید در اوج خود قرار دارد دارای زاویه عمودی باشند.

کاهش تشعشع و سرعت رشد گیاه

عکس‌العمل فتوسنتز در برابر نور به‌صورت منحنی غیرخطی است و کارایی فتوسنتز به ازای هر واحد تشعشع دریافتی در شدت نور کم، بیش‌تر است. بنابراین برگ‌های عمودی دارای کارایی بیش‌تری هستند. کاهش جزئی فتوسنتز برگ‌های بالایی به علت زاویه عمودی برگ‌ها اجازه می‌دهد که نور بیش‌تری به دلیل جامعه گیاهی نفوذ کند. از نظر تئوری وقتی شاخص سطح برگ بالا است با زاویه برگ عمودی برگ‌ها، فتوسنتز جامعه گیاهی و CGR را می‌توان به‌طور قابل توجهی افزایش داد.

گونه‌های C_4 معمولاً در نور مستقیم خورشید به حالت اشباع تشعشی نمی‌رسند. این گیاهان از سطوح بالای تشعشع به‌طور کارآمدتری نسبت به گونه‌های C_3 استفاده می‌کنند. با یا وجود در تشعشع کم، کارایی نسبت به تشعشع کامل خورشید بیش‌تر است. شاخص سطح برگ بحرانی برای جوامع گیاهی دارای برگ‌های افقز و عمودی به ترتیب در کم‌تر از 3 و بیش‌تر از 4 حاصل می‌شود. در LAI پایین سایه‌اندازی بین برگ‌ها ناچیز است و جوامع گیاهی دارای برگ‌های افقی نسبت به جوامع دارای برگ‌های عمودی به علت تابش بیش‌تر نور روی سطح برگ‌ها مزیت دارند. جوامع گیاهی دارای برگ‌های عمودی با LAI بالاتر، دارای توزیع نور یکنوخت‌تری در روی برگ‌ها بوده و از این لحاظ برتری دارند.

روایه خورشید، کاهش تشعشع و سرعت در رشد گیاه:

در صبح زود و در نزدیک غروب که اشعه خورشید تقریباً به‌صورت افقی بر برگ‌ها می‌تابد، زاویه برگ‌ها یا LAI تأثیر ناچیزی روی CGR دارد. در ظهر خورشیدی گیاهان با برگ عمودی و با LAI بالاتر، عملکرد بالاتری نسبت به گیاهان با برگ افقی و با LAI کم‌تر حاصل می‌کنند.

زاویه برگ‌ها در داخل جامعه گیاهی

جوامع گیاهی که برگ‌های فوقانی آن‌ها عمودی بوده و هرچه به طرف زمین می‌رویم برگ‌ها افقی‌تر می‌شوند. ایده‌آل‌ترین پوشش گیاهی هستند. آرایش برگ‌های عمودی در بالا و برگ‌های افقی‌تر در پایین جامعه گیاهی موجب می‌شود که برگ‌های عمودی که در محیط پرنوری قرار گرفته‌اند، نور کم‌تری دریافت کنند و از نظر فتوسنتز هم کارآمد باشند در عین حال، نور بیش‌تری هم به برگ‌های پایین برسد. در گیاهان پهن‌برگ غالباً زاویه برگ نسبت به حرکت خورشید تغییر می‌کند (رکت هلیوتروپیک). گیاهان مانند بقولات و آفتابگردان این نوع حرکت را دارند. برگ‌های گیاه طسوری نسبت به نور قرار می‌گیرد که اشعه خورشید عمود بر آن بتابد.

براساس زاویه برگ‌ها، گیاهان را به 4 دسته تقسیم می‌کنند.

- 1- گیاهان بلانوفیل، گیاهانی که دارای برگ‌های تقریباً افقی هستند.
- 2- گیاهان اراکتوفیل، گیاهانی که دارای برگ‌های تقریباً عمودی هستند.
- 3- پلازیوفیل، گیاهانی که برگ‌های بالایی عمودی و برگ‌های پایینی حالت افقی دارند.
- 4- گیاهان اکستروموفیلوس، گیاهانی که برگ‌های بالایی افقی و برگ‌های پایینی عمودی می‌باشد.

آرایش عمودی برگ‌ها

یک برگ که بلافاصله در زیر برگ دیگر قرار گرفته است می‌تواند بسته به موقعیت خود هم در سایه برگ دیگر قرار گیرد و هم نور خورشید را مستقیماً دریافت کند، هرچه برگ از برگ‌بالایی دورتر باشد، ذرات سایه روی آن به علت پراکنده شدن نور از گوشه‌های سایه کم‌تر خواهد شد. گیاهانی مثل آفتابگردان ممکن است به علت فاصله زیاد برگ‌ها روی ساقه منجر به ایجاد نور پخش در داخل کانونی شوند. غالب گیاهان به‌نحوی تکامل پیدا کرده‌اند که برگ‌های خود را در وضعیتی قرار دهند که فاصله عمود آن‌ها دو برابر عرض آن‌ها باشد. در ارقام زراعی یا کوتاه که فاصله برگ‌ها از یکدیگر کم‌تر شده پیشنهاد می‌شود که عرض برگ‌ها و یا تعداد برگ‌ها کاهش یابد تا عملکرد بهبود یابد.

اثرات متقابل انرژی خورشیدی و درجه حرارت

فاصله زمانی بین پایین‌ترین سطح انرژی خورشیدی و حداقل درجه حرارت و یا بین بالاترین سطح انرژی خورشیدی و حداکثر درجه حرارت یک منطقه وجود دارد که به عواملی مانند ذخیره انرژی در زمین و دیرتر سرد شدن خاک نسبت به هوا بستگی دارد. هم‌چنین چون LAI بحرانی در زمانی که حداکثر انرژی خورشید موجود است. به‌دست می‌آید، لذا پتانسیل عملکرد در این موقع زیاد است. گیاهانی که در دمای سردتر رشد می‌کنند مثل گندم می‌توانند زمانی که حداکثر تشعشع خورشیدی وجود دارد، شاخص سطح برگ خود را به حداکثر برسانند، در صورتی که در گیاهان گرما دوستی مثل ذرت، شاخص سطح برگ بعد از زمان حداکثر تشعشع خورشیدی حاصل می‌شود. تلاش به نژادگرایان گیاهی به‌سمت اصلاح گیاهانی است که در زمان اوج تابش خورشیدی دارای حداکثر شاخص سطح برگ باشند و این شاخص سطح برگ را به مدت طولانی‌تر حفظ کنند. گیاهانی مانند جو پاییزه و بهاره از این لحاظ برتری دارند. برای دستیابی به این هدف باید گیاهانی تولید شوند که در دمای پایین‌تر اول فصل رشد کنند.

کاربرد درجه روزهای رشد به جای زمان (GDD)

در بررسی روند رشد در نظر گرفتن زمان، مطلوب نیست. زیرا در یک محیط نیز شرایط طبیعی هر ساله تغییر می‌کند. لذا ممکن است یک مرحله از رشد گیاه در یک سال زودتر و در سال دیگر دیرتر اتفاق بیفتد. برای برطرف کردن این مشکل از درجه روز رشد (GDD) استفاده می‌شود. البته استفاده از دو عامل درجه حرارت و طول روز یعنی فتونرمال، بهتر از GDD است، ولی از آنجایی که از یک طرف اندازه‌گیری نور همواره مؤثر نیست و از طرف دیگر نور از جنبه‌های مختلف بر رشد و نمو گیاه اثر می‌گذارد، در نتیجه راه‌حل عمل‌تر استفاده از GDD است. GDD در حقیقت بیان می‌کند

که گیاه تا زمانی که مقدار حرارت مورد نیاز را دریافت نکند به مرحله رشد موردنظر نمی‌رسد.

برای محاسبه GDD می‌توان از فرمول زیر استفاده کرد:

$$GDD = \sum \left[\frac{(T_{max} + T_{min})}{2} - T_b \right]$$

T_{max} : درجه حرارت حداکثر روزانه

T_{min} : درجه حرارت حداقل روزانه

T_b : درجه حرارت پایه گیاهی که همان صفر گیاهی می‌باشد.

برای محاسبه GDD و استفاده آن به‌جای زمان در محاسبه شاخص‌های رشد باید به نکات زیر توجه کرد:

1- اگر درجه حرارت حداقل روزانه کمتر از درجه حرارت پایه گیاه باشد همان درجه حرارت پایه گیاه را در نظر گرفت. مثلاً اگر درجه حرارت روزانه، 5- درجه‌سانتی‌گراد باشد برای محاسبه GDD باید به‌جای 5- درجه‌سانتی‌گراد همان صفر گیاه که مثلاً صفر درجه سانتی‌گراد است را باید قرار داد.

2- اگر درجه حرارت حداکثر روزانه بیش‌تر از درجه حرارتی است که گیاه در آن رشد می‌کند باید همان درجه حداکثر که گیاه در آن رشد می‌کند را منظور کرد مثلاً اگر درجه حرارت روزانه 36°C و محاسبه شاخص‌های رشد گندم مدنظر است، آن‌گاه درجه حرارت حداکثر روزانه را 20°C در نظر می‌گیرند که همان درجه حرارت حداکثری است که گیاه در آن رشد می‌نماید.

3- اگر درجه حرارت حداقل و حداکثر روزانه بین درجه حرارت پایه و حداکثر برای رشد گیاه باشد همان درجه حرارت را بدون تغییر در نظر می‌گیرند.

4- در هر فاصله زمانی نمونه‌برداری، برای هر روز GDD را محاسبه می‌کنند و سپس مجموع آن را به‌دست می‌آورند. مثلاً اگر فاصله زمانی نمونه‌برداری 10 روز باشد، باید هر دو روز به‌طور جداگانه GDD را محاسبه نمود و سپس آن‌ها را باهم جمع کرد.

5- برای محاسبه شاخص‌های رشد هر گیاه براساس GDD باید درجه حرارت پایه و درجه حرارت حداکثری که گیاه در آن رشد می‌کند را در نظر گرفت.

واحد فتونرمال (PTU)

واحد فتونرمال که در حقیقت هم به ساعات روشن روز (طول روز) و هم GDD توجه می‌کند از فرمول زیر به‌دست

می آید:

$GDD = \text{ساعت و دساعت و ش} \times \text{نروز} = PTU$

تراکم بوته و عملکرد

از جمله عواملی که بر روی انتخاب تراکم بوته اثر می گذارد می توان به موارد زیر اشاره کرد:

1- عوامل گیاهی

2- عوامل محیطی

عوامل گیاهی

الف) اندازه بوته، اندازه بوته و زاویه برگها بر روی تراکم تأثیر دارند و باید مورد توجه قرار بگیرند.

ب) پنجه دهی، پنجه دهی یکی از راه های مؤثر در افزایش سطح برگ گیاه است و به این ترتیب پنجه دهی از حساسیت عملکرد نسبت به تراکم بوته می کاهد.

ج) خوابیدگی (ورس): افزایش تراکم بوته، موجب کوجم و ضعیف شدن ساقه و بلند شدن ارتفاع گیاه می شود و در نتیجه باعث خوابیدگی گیاه می شود.

د) کاهش لقاح میوه و دانه ها: وقتی که تراکم بوته زیاد باشد، گل ها و میوه ها که تشکیل می شود عقیم می مانند.

عوامل محیطی

از عوامل محیطی می توان به موارد زیر اشاره کرد:

الف) تابش نور خورشید: هرچه نور خورشید بیش تر باشد می توان تراکم را، تا یک حد مشخص بالا برد.

ب) حاصل خیزی خاک و رطوبت: در رطوبت کم یا خاکی که حاصل خیز نیست، تراکم را باید کم در نظر گرفت.

ج) فصل رویش: گیاهانی که دارای فصل رویش طولانی هستند (با دیررس) به دلیل این که فرصت کافی برای اشغال کردن فضا دراند باید با تراکم کم تر نسبت به گیاهانی با فصل رشد کم یا زودرس کشت شوند. در ارقام زودرس تراکم را بیش تر در نظر می گیرند.

د) تراکم بوته و عملکرد: در گیاهان علوفه ای که عملکرد بیولوژیک آنها به عنوان عملکرد برداشت می شود، با افزایش تراکم، ابتدا میزان عملکرد افزایش می یابد. تا به حداکثر مقدار خود برسد، سپس میزان عملکرد ثابت می شود. در واقع،

میزان عملکرد با تراکم از یک تباع هموگرافیک (مجانب) تبعیت می کند که از فرمول زیر پیروی می نماید:

$$y = AX \left(\frac{1}{1 + AX} \right)$$

Y: عملکرد ماده خشک در واحد سطح

A: حداکثر عملکرد ظاهری هر بوته

X: تعداد بوته در واحد سطح

b: ضریب رگرسیون

$\frac{1}{1 + AX}$: عامل رقابت است و نشان می‌دهد که چگونه حداکثر عملکرد تک بوته (A) در اثر رقابت زیادی که در اثر تراکم بوته به وجود می‌آید کاهش می‌یابد. اما در مورد گیاهانی که قسمت زایشی آنها به‌عنوان عملکرد برداشت می‌شود (مثل گندم) باید گفت که با افزایش تراکم بوته میزان عملکرد افزایش می‌یابد تا به حداکثر برسد و بعد از آن میزان عملکرد ثابت می‌شود و با افزایش بیش‌تر تراکم گیاهی مقدار عملکرد آنها افت می‌کند. در واقع میزان عملکرد دانه در این گیاهان از یک معادله درجه دوم پیروی می‌کند که به‌صورت زیر است:

$$y = a + bx + cx^2$$

y: عملکرد دانه در واحد سطح

x: تراکم بوته در واحد سطح

a, b و c: ضرایب رگرسیونی می‌باشند.

معمولاً حداکثر عملکرد دانه در تراکمی که عملکرد بیولوژیکی ثابت می‌شود، اتفاق می‌افتد. در این تراکم بوته، هرچه عملکرد کل در واحد سطح به علت افزایش تعداد بوته‌ها افزایش یابد، کاهش وزن هر بوته این افزایش را خنثی خواهد کرد.

عکس‌العمل گیاه به تغییرات تراکم بوته

در تراکم کم بوته‌ها، رقابت بین بوته‌ای در مراحل اولیه رشد بوته وجود ندارد و لذا تعداد زیادی سلول مواد گل به‌وجود می‌آید. هرچه رشد ادامه می‌یابد، رقابت کمی بین گیاهان مجاور و حتی درون گیاهان تا زمان گل‌دهی و تشکیل دانه وجود دارد. پس از این مرحله سنبله‌ها و دانه‌های زیاد سبب رقابت جهت دریافت مواد فتوسنتزی در گل‌آذین و بذری می‌گردد. این کاهش کارایی در تراکم کم نمایانگر رقابت بیش‌تر در درون گیاهان می‌باشد. نتیجه این امر تشکیل بذری کم‌تر و کوچک‌تر در مقایسه با پوشش متراکم‌تر خواهد بود. به‌همین علت است که رقابت درون گیاهان در تراکم کم‌تر

شدیدتر است.

در تراکم متوسط ظاهراً رقابت بین گیاهان مجاور، در زمان تحریک و یا گل‌دهی به وجود می‌آید. در نتیجه تعداد سلول‌های مولد گل که توسط هر گیاه به وجود می‌آید به طور قابل ملاحظه‌ای کاهش می‌یابد. این کاهش بر ظرفیت رقابتی گیاه و شدت رقابت بین گیاهان مجاور بستگی دارد. در این حالت تعداد دانه در هر سنبله و تعداد دانه در واحد سطح به حداکثر مقدار خود می‌رسد.

در تراکم بیش‌تر تعداد دانه بازهم کاهش می‌یابد و موجب کاهش عملکرد می‌شود. چون رقابت گیاهان مجاور قبل از تشکیل سلول‌های مولد گل بسیار شدید است.

نحوه کشت و عملکرد

در صورتی که نحوه کاشت یک‌نواخت نباشد (مثلاً کاشت دستپاش) به دلیل این‌که برخی از بذور در کنارهم قرار می‌گیرند. در نتیجه رقابت بین بوته‌ای سریع‌تر آغاز می‌شود.

در یک کاشت ردیفی، هرچه فواصل ردیف‌ها زیادتر باشد برای رسیدن به تراکم دلخواه باید فواصل روی ردیف را کم‌تر در نظر گرفت. در نتیجه گیاه زودتر به مرحله رقابت می‌رسد. بنابراین هرچه فواصل ردیف‌ها بیش‌تر و پهن‌تر باشد و یکنواختی کشت کم‌تر باشد رقابت بین بوته‌ای زودتر آغاز می‌شود. ولی با کاهش فواصل بین ردیف‌ها و زیادتر شدن فواصل روی ردیف (یکنواختی کشت بیش‌تر) رقابت دیرتر آغاز می‌شود.

اندازه گیاه بر تراکم اثر می‌گذارد، معمولاً اندازه بوته سویایی که دیر کاشته می‌شود، کوتاه می‌باشد. چون این بوته‌ها به علت تأثیر فتوپریود زودتر به گل می‌روند. در این شرایط تراکم بوته‌ها را باید در مقایسه با ارقام دارای بوته‌های بلندتر افزایش داد و عرض‌های ردیف‌ها را باید کم‌تر در نظر گرفت.

استراتژی‌های افزایش محصول

روش‌های مختلف افزایش محصول عبارتند از:

- 1- مصرف کود برای افزایش سرعت رشد (CGR)
- 2- کشت بذر به میزانی که در زما حداکثر نمو، شاخص سطح برگ در حد مطلوب باشد.
- 3- تاریخ کاشت باید به نحوی باشد که در زمان حداکثر تشعشع خورشیدی، زمین کاملاً از گیاه پوشیده باشد.
- 4- کشت گیاه به صورت یکنواخت در زمین تا کاهش رقابت بین ردیف‌ها و افزایش سرعت دریافت تشعشع خورشیدی را

سبب گردد.

5- افزایش طول مدت جذب حداکثر نور خورشید با توجه به دوام سطح (LAD)

6- کشت زود جهت این که برگها زودتر رشد کنند و گیاهانی با مقاومت بیش تر در مقابل یخزدگی و سرما تولید شود.

اجزاء عملکرد

اجزاء عملکرد تحت تأثیر ژنوتیپ گیاه، مدیریت عی زراعی و شرایط محیطی قرار می گیرد و از فرمول زیر تبعیت می کند:

$$y = N_f \cdot N_g \cdot W_g$$

عملکرد گیاه

N_f : تعداد واحدهای زایشی در واحد سطح زمین مثل تعداد سنبله یا خوشه

N_g : تعداد دانه در واحد زایشی مثلاً تعداد دانه در خوشه

W_g : متوسط وزن هر دانه

***نکته:** به عملکرد اقتصادی گیاهان زراعی به عملکرد بیولوژیک گیاهان زراعی شاخص برداشت (Harvest Index (HI)

می گویند.

$$HI = \frac{\text{عملکرد اقتصادی}}{\text{عملکرد بیولوژیک}}$$

تست‌های طبقه‌بندی شده فصل پنجم

1- در برنامه‌های اصلاحی جهت گزینش ارقام زراعی برای مقاومت به خشکی:

- (1) گزینش برای برگ‌های افقی مناسب‌تر است.
- (2) گزینش برای برگ‌های افراشته مناسب‌تر است.
- (3) زاویه برگ‌ی نقشی در مقاومت به خشکی ندارد.
- (4) گزینش برای برگ‌های دارای زاویه 45° نسبت به افق مناسب‌تر است.

2- سرعت جذب خالص (NAR) مساوی است با:

$$(1) \frac{\text{سطح برگ}}{\text{وزن برگ}}$$

$$(2) \frac{\text{افزایش بیوماس}}{\text{بیوماس}}$$

$$(3) \frac{\text{سرعت رشد نسبی}}{\text{نسبت سطح برگی}}$$

$$(4) \frac{\text{وزن‌آوری‌ی‌گ‌شد}}{\text{سطح برگ}}$$

3- ضریب استهلاک نور (k) تابعی از می‌باشد.

- (1) ضخامت برگ و گونه گیاهی
- (2) گونه گیاهی، زاویه تابش خورشیدی، عرض جغرافیایی
- (3) گونه گیاهی و زاویه تابش
- (4) گونه گیاهی و شدت نور

4- کدام‌یک از روابط زیر در رابطه با آنالیزهای رشد صحیح است؟

$$(1) \text{RGR} = \text{NAR} \times \text{LAI}$$

$$(2) \text{NAR} = \text{CGR} \times \text{LAI}$$

$$(3) \text{LAI} = \text{RGR} \times \text{CGR}$$

$$(4) \text{CGR} = \text{NAR} \times \text{LAI}$$

5- اگر میزان نور مورد استفاده گیاهان کاهش یابد، نتیجه آن کدام‌یک از تغییرات زیر خواهد بود؟

- (1) افزایش NAR و کاهش NAR
- (2) افزایش RGR و کاهش CGR
- (3) افزایش LAR و کاهش LAR
- (4) افزایش CGR و کاهش RGR

6- طول فصل رشد گیاهی 180 روز و میانگین CGR آن در طول فصل رشد 10 گرم بر مترمربع بر روز است، با فرض اینکه شاخص برداشت این گیاه، 50 درصد باشد، عملکرد دانه چقدر در هکتار است؟

(1) 900 کیلوگرم (2) 1800 کیلوگرم (3) 9 تن (4) 18 تن

7- کدام یک از گزینه‌های زیر حالت مطلوب در یک سایه‌انداز گیاهی است؟

- (1) تطابق حداکثر LAI با حداکثر NAR
 (2) تطابق حداکثر NAR با حداکثر تابش خورشیدی
 (3) تطابق حداکثر CGR با حداکثر NAR
 (4) تطابق حداکثر LAI با حداکثر تابش خورشیدی

8- اگر در یک گیاه زراعی طول دوره رشد 120 روز باشد و مقدار (متوسط) CGR برای این دوره حدود 100 گرم ماده‌ی خشک بخش هوایی بر مترمربع در هفته باشد عملکرد بیولوژیکی بخش هوایی این گیاه پس از رسیدگی فیزیولوژیکی حدوداً چندتن در هکتار خواهد بود؟

- (1) 10 (2) 18 (3) 35 (4) 100

9- اگر نقطه اشباع نوری در گیاهی که در مزرعه کاشته شده کاهش یابد، برای دستیابی به حداکثر راندمان بهره‌برداری از انرژی خورشیدی کدام یک از تغییرات زیر قابل پیشنهاد شدن است؟

- (1) افزایش زاویه‌ی برگ با افق و افزایش LAI
 (2) کاهش زاویه‌ی برگ با افق و افزایش LAI
 (3) افزایش زاویه برگ با افق و کاهش LAI
 (4) کاهش زاویه‌ی برگ با افق و افزایش LAI

10- حاصل رابطه «LAD×NAR» عبارت است از:

- (1) سرعت رشد نسبی گیاه
 (2) سرعت رشد محصول
 (3) عملکرد گیاه
 (4) HI یا شاخص برداشت

11- در شرایطی که زاویه تابش خورشید کم‌تر از 30° باشد:

- (1) برگ‌های افقی نور بیش‌تر را به درون کانوپی عبور می‌دهند.
 (2) برگ‌های عمودی نور بیش‌تری را به درون کانوپی عبور می‌دهند.
 (3) تفاوتی از نظر نفوذ نور در میان برگ‌های عمودی و افقی دیده نمی‌شود.
 (4) مجموع جذب نور در برگ عمودی‌ها در این شرایط بیش‌تر است.

12- بحرانی (Critical) بودن LAI در گندم به کدام عامل مربوط است؟

- (1) پیری زود هنگام برگ‌های اولیه‌ی بوته
(2) سرعت تجزیه‌ی Rubisco
(3) روند تغییرات میزان تنفس
(4) نحوه‌ی شکل‌گیری پلاستوکرون

13- برای به‌دست آوردن برآوردی صحیح از میزان کارایی برگ در فتوسنتز کدام‌یک از شاخص‌های زیر مورد

استفاده قرار می‌گیرد؟

- (1) CGR (2) LAR (3) NAR (4) RGR

14- سایه‌انداز گیاهی دارای شاخص سطح برگ مطلوب است. با زیاد شدن LAI در این سایه‌انداز، تنفس

چگونه تغییر می‌کند؟

- (1) به‌طور خطی کم می‌شود.
(2) به‌طور خطی زیاد می‌شود.
(3) به‌صورت منحنی درجه دو تغییر می‌کند.
(4) به‌صورت منحنی درجه سه تغییر می‌کند.

15- اگر سرعت جذب خالص گیاهی 15 گرم بر مترمربع برگ بر روز و تغییرات وزن خشک آن در عرض 30

روز برابر 270 گرم بر مترمربع باشد (متوسط) سطح برگ آن در هر مترمربع چقدر بوده است؟

- (1) 0/3 (2) 0/4 (3) 0/6 (4) 0/8

16- کدام‌یک از گیاهان برگ پهن زیر برای دریافت حداکثر نور، نیاز به سطح برگ کم‌تری دارند؟

- (1) گیاه دارای زاویه برگ از حالت افقی 50 درجه
(2) گیاه دارای زاویه برگ از حالت افقی کم‌تر از 35 درجه
(3) گیاه دارای زاویه برگ از حالت افقی 60 درجه
(4) گیاه دارای زاویه برگ از حالت افقی 70 درجه

17- با تغییر حالت برگ‌ها از افقی به نیمه قائم شاخص سطح برگ بحرانی در مزرعه افزایش ولی در

مزرعه بدون تغییر خواهد ماند.

- (1) ذرت، گندم (2) ذرت، برنج (3) گندم، ذرت (4) گندم، برنج

18- برای ارزیابی کارایی واحد وزن خشک گیاه زراعی در تثبیت فتوسنتزی کدام یک از شاخص‌های زیر را به کار می‌گیرند؟

LAR (4) RGR (3) NAR (2) CGR (1)

19- کدام یک از گزینه‌های زیر معرف اندازه و فعالیت منبع است؟

NAR و LAD (2) RGR و LAD (1)

LWR و SLW (4) RGR و LAI (3)

20- با افزایش وزن گیاه تنفس پایه (نگهداری) و میزان NAR به ترتیب و می‌شوند.

(1) زیاد-زیاد (2) زیاد-کم (3) کم-کم (4) کم-زیاد

21- CGR (متوسط) مزرعه‌ای 15 گرم در مترمربع در روز و طول فصل رشد 200 روز بوده است. چنانچه شاخص برداشت این مزرعه 40 درصد باشد، عملکرد دانه چند تن در هکتار است؟

75 (4) 12 (3) 7/5 (2) 1/2 (1)

22- وضعیت ایده‌آل برای حصول حداکثر عملکرد ماده‌ی خشک گیاهی وضعیتی است که دوره‌ای از رشد که شاخص سطح برگ کنوپی ماکزیمم است، مقارن با

(1) اوایل بهار باشد. (2) اواخر تابستان باشد.

(3) زمانی از سال که حداکثر دما نیز وجود دارد. (4) زمانی از سال که حداکثر تشعشع خورشیدی نیز وجود دارد.

23- با افزایش سطح برگ در کنوپی

(1) سرعت جذب خالص (NAR) افزایش می‌یابد.

(2) راندمان فتوسنتز افزایش می‌یابد.

(3) سرعت تبادل کربن (CER) کاهش می‌یابد.

(4) CER، راندمان فتوسنتزی و NAR هر سه افزایش می‌یابند.

24- بالا بودن در یک کنوپی نسبت به دیگر کنوپی‌ها به معنای بالاتر بودن عملکرد ماده‌ی خشک کنوپی یاد شده در مقایسه با دیگر کنوپی‌ها است.

RGR (4) LAD (3) NAR (2) CGR (1)

25- گیاهی دارای LAI مطلوب است. این گیاه در مقایسه با گیاه دیگری که LAI بحرانی دارد، با افزایش LAI تنفس آن داشته و دلیل آن است.

(1) افزایش شدیدتر، قرار داشتن برگ‌های پیر در سایه‌انداز برگ‌های جوان

(2) افزایش شدیدتر، قرار داشتن برگ‌های جوان در سایه‌انداز برگ‌های مسن

(3) افزایش کم‌تر، قرار داشتن برگ‌های پیر در سایه‌انداز برگ‌های جوان

(4) افزایش کم‌تر، قرار داشتن برگ‌های جوان در سایه‌انداز برگ‌های پیر

26- اگر زاویه برگ نسبت به ساقه گیاه کاهش یابد (با فرض امکان‌پذیر بودن) کدام‌یک از تغییرات زیر می‌تواند موجب افزایش کارایی کنوپی در استفاده از نور شود؟

(1) افزایش نقطه اشباع نوری و افزایش LAI

(2) افزایش نقطه اشباع نوری و کاهش LAI

(3) کاهش نقطه اشباع نوری و افزایش LAI

(4) کاهش نقطه اشباع نوری و کاهش LAI

27- کدام‌یک از گزینه‌های زیر معرف نازکی برگ است؟

SLA (1) LAD (2) LWR (3) LAR (4)

28- فعالیت‌های اصلاحی به منظور بهبود عملکرد با کدام‌یک از مؤلفه‌های زیر ارتباط کم‌تری داشته است؟

(1) سرعت رشد گیاه (CGR)

(2) وزن ویژه برگ SLW

(3) دوام سطح برگ LAD

(4) میزان تبادل خالص CO_2 در واحد سطح برگ (CER)

29- اگر میزان تابش دریافت کنوپی یک گیاه زراعی در حد نقطه جبران نوری باشد، میزان CGR این کنوپی چقدر است؟

(1) کم‌تر از صفر

(2) صفر

(3) بیش‌تر از صفر

(4) در حداکثر ممکن

30- ضریب استهلاک نوری کنوپی از کدام طریق تعیین می‌شود؟

- (1) تعیین شیب خط $\frac{I}{I_0}$ تابع IAI
 (2) تعیین شیب خط $\log \frac{I}{I_0}$ تابع IAI
 (3) تعیین شیب خط $\log \frac{I_0}{I}$ تابع LAI
 (4) تعیین شیب خط تابع $\frac{I_0}{I}$ تابع LAI

31- LAI بحرانی، مربوط به گروهی از محصولات زراعی است که با افزایش LAI میزان آن‌ها پس از نیل به یک ماکزیمم

- (1) CGR - کاهش می‌یابد.
 (2) RGR - کاهش می‌یابد.
 (3) RGR - ثابت می‌ماند.
 (4) CGR - ثابت می‌ماند.

32- اگر شدت نور مورد استفاده گیاه کاهش یابد کدام یک از تغییرات زیر تحقق می‌یابد/

- (1) افزایش NAR و کاهش LAR
 (2) افزایش LAR و کاهش NAR
 (3) افزایش RGR و کاهش CGR
 (4) افزایش CGR و کاهش RGR

33- NAR (متوسط) برای یک گیاه زراعی در یک دوره 100 روزه معادل 6 گرم بر مترمربع بر روز است. LAI (متوسط) برابر 3 می‌باشد. عملکرد بیولوژیک برای این دوره چند تن در هکتار است؟

- (1) 1/8 (2) 2 (3) 18 (4) 50

34- غلات دانه ریز شاخ و برگ نیزه‌ای برافراشته و آفتابگردان شاخ و برگ پهن و افقی دارند، چنانچه در هر دو کنوپی $LAI = 5$ حاصل شده باشد:

- (1) ضریب استهلاک نور در کنوپی غلات بزرگ‌تر از آفتابگردان است.
 (2) ضریب استهلاک نور در کنوپی آفتابگردان بزرگ‌تر از غلات است.
 (3) ضریب استهلاک نور در هر دو کنوپی چندان متفاوت نخواهد بود.
 (4) ضریب استهلاک نور در هر دو کنوپی برابر با 5 است.

35- کدام گزینه صحیح است؟

- (1) CGR با افزایش LAI به‌طور یکنواخت افزایش می‌یابد.
 (2) اگر با افزایش LAI از حد بهینه CGR کاهش یابد LAI از نوع بحرانی است.
 (3) اگر با افزایش LAI از حد بهینه CGR کاهش یابد LAI از نوع بحرانی است.
 (4) گونه‌هایی که پس از رسیدن به LAI بهینه، با افزایش LAI از میزان CGR آن‌ها کاسته می‌شود. دارای LAI از نوع مطلوب هستند.

پاسخ تشریحی تست‌های طبقه‌بندی شده فصل پنجم

1) گزینه‌ی «2» صحیح است.

در برگ‌های عمودی و افراشته تبخیر و تعرق کم‌تر شده در نتیجه به خشکی مقاوم‌تر هستند.

2) گزینه‌ی «3» صحیح است.

سرعت رشد نسبی (RGR) برابر است با حاصل ضرب نسبت سطح برگ (LAR) در سرعت جذب خالص (NAR) به عبارتی:

$$NAR = \frac{RGR}{LAR}$$

3- گزینه‌ی «2» صحیح است.

هر چقدر زوایه تابش خورشیدی نسبت به برگ عمودی‌تر باشد نور بیش‌تری پس از برخورد به برگ منعکس می‌شود و k بالا می‌رود. گونه گیاهی و عرض جغرافیایی هم روی همین عامل تأثیر دارند.

4- گزینه‌ی «4» صحیح است.

از حاصل ضرب سرعت جذب خالص (NAR) در شاخص سطح برگ (LAI) سرعت رشد محصول (CGR) به‌دست می‌آید.

5- گزینه‌ی «3» صحیح است.

در این صورت برای جذب بیش‌تر نور سطح برگ بیش‌تر شده و LAR زیاد می‌شود و از طرفی با کاهش فتوسنتز NAR هم کاهش پیدا می‌کند.

6- گزینه‌ی «3» صحیح است.

$$CGR = 10 \frac{g}{m^2} \text{ day}$$

$$CGR = 11 \frac{ton}{ha} \text{ day}$$

$$\text{عملکرد بیولوژیک} = CGR \times \Delta t = 0/1 \times 180 = 18 \frac{ton}{ha}$$

$$HI = \frac{\text{عملکرد دانه}}{\text{عملکرد بیولوژیک}} = 0/5 = \frac{x}{18} \Rightarrow x = 9 \frac{ton}{ha} \Rightarrow \text{عملکرد دانه} = 9 \text{ ton}$$

7- گزینهی «4» صحیح است.

در این حالت چون LAI و شدت تابش خورشیدی در حداکثر هستند، گیاه بهتر می‌تواند تولید ماده خشک کند، یعنی نور بهتر وارد کنوپی می‌شود.

8- گزینهی «2» صحیح است.

$$\frac{120}{7} \approx 18 \rightarrow \text{هفته}$$

$$\text{CGR} = 18 \times 100 = 1800 \frac{\text{g}}{\text{m}^2} \rightarrow 18 \frac{\text{ton}}{\text{ha}}$$

9- گزینهی «1» صحیح است.

با افزایش زاویه برگ با افق (عمودی‌تر شدن برگ‌ها) میزان نفوذ نور در کانوپی گیاه بیش‌تر می‌شود و با افزایش LAI، میزان سطح فتوسنتز کننده افزایش می‌یابد. در نتیجه حداکثر راندمان بهره‌برداری از انرژی خورشیدی اتفاق می‌افتد.

10- گزینهی «3» صحیح است.

از حاصل ضرب سرعت جذب خالص بر دوام سطح برگ عملکرد بیولوژیک گیاه حاصل می‌شود.

$$\text{LAD} \times \text{NAR} = \text{YB}$$

11- گزینهی «1» صحیح است.

چون زاویه تابش خورشید به صورت مایل می‌باشد.

12- گزینهی «3» صحیح است.

در شاخص سطح برگ بحرانی روند تغییرات تنفس به صورتی است که بعد از شاخص سطح برگ بحرانی، تنفس گیاه تقریباً ثابت می‌ماند، بنابراین سرعت رشد محصول ثابت می‌شود. پلاستوکرون به فاصله زمانی پدید آمدن دو برگ متوالی روی ساقه می‌گویند.

13- گزینهی «3» صحیح است.

زیرا میزان سرعت جذب خالص توسط گیاه را نشان می‌دهد.

14- گزینهی «2» صحیح است.

در شاخص سطح برگ مطلوب، تنفس به‌طور خطی افزایش می‌یابد ولی در شاخص سطح برگ بحرانی بعد از نقطه حداکثر CGR، تنفس ثابت باقی می‌ماند.

15- گزینه‌ی «3» صحیح است.

$$CGR = NAR \times LAI$$

$$CGR = \frac{\Delta w}{\Delta t} = \frac{270}{30} = 9$$

گزینه «2» - (متوسط)

$$9 = 15 \times LAI \Rightarrow LAI = 0/6$$

16- گزینه‌ی «2» صحیح است.

هرچه برگ‌ها افقی‌تر باشند به علت کاهش نفوذ نور در داخل کانوپی در سطح برگ کم‌تری به حداکثر دریافت نور یا تولید می‌رسند.

17- گزینه‌ی «3» صحیح است.

زیرا ذرت شاخص سطح برگ مطلوب دارد و گندم شاخص سطح برگ بحرانی دارد.

18- گزینه‌ی «3» صحیح است.

میزان ماده خشک اضافه شدن به وزن اولیه گیاه در واحد زمان توسط RGR بیان می‌شود.

19- گزینه‌ی «2» صحیح است.

LAD یا دوام سطح برگ که معرف شاخص سطح برگ و مدت زمانی است که گیاه این شاخص برگ را حفظ می‌کند بیانگر اندازه منبع می‌باشد. NAR یا سرعت جذب خالص، سرعت تجمع ماده خشک در واحد سطح برگ در زمان معین است بیانگر فعالیت منبع است.

20- گزینه‌ی «2» صحیح است.

موقعی که گیاه کوچک است و اغلب برگ‌ها در معرض نور مستقیم خورشید قرار دارند، NAR در بالاترین سطح خود قرار دارد، اما با افزایش سطح برگ و افزایش سایه‌اندازی برگ‌ها بر روی هم و همچنین با افزایش برگ‌های پیر و پژمرده، توان فتوسنتزی گیاه کاهش می‌یابد. در نتیجه NAR افت می‌کند. با افزایش وزن گیاه تنفس نگهداری و پایه گیاه نیز افزایش می‌یابد.

21- گزینه‌ی «3» صحیح است.

$$\text{طول فصل رشد} \times CGR = \text{عملکرد بیولوژیک}$$

$$\text{عملکرد بیولوژیک} = 15 \times 200 = 300 \frac{\text{kg}}{\text{m}^2}$$

$$\text{عملکرد بیولوژیک} = 30 \frac{\text{ton}}{\text{ha}}$$

$$\text{HI (شاخص برداشت)} = \frac{\text{عملکرد اقتصادی}}{\text{عملکرد بیولوژیک}} \times 100$$

$$40\% = \frac{\text{عملکرد اقتصادی}}{30} \Rightarrow \text{عملکرد اقتصادی} = 12 \frac{\text{ton}}{\text{ha}}$$

22- گزینهی «4» صحیح است.

حداکثر LAI اگر با حداکثر تشعشع همراه باشد، موجب افزایش فتوسنتز می‌شود که حاصل آن، حداکثر عملکرد ماده خشک گیاهی است.

23- گزینهی «3» صحیح است.

با افزایش سطح برگ در کانوپی، سرعت تبادل کربن کاهش می‌یابد.

24- گزینهی «1» صحیح است.

اگر میزان CGR در یک کانوپی بالاتر از کانوپی دیگر باشد، به این معناست که عملکرد ماده خشک کانوپی که CGR (سرعت رشد گیاه) بالاتری دارد، بیش‌تر است.

25- گزینهی «2» صحیح است.

در گیاهانی با LAI مطلوب برگ‌های جوان به دلیل قرار گرفتن در سایه‌انداز برگ‌های مسن، تنفس شدیدتری دارند.

26- گزینهی «3» صحیح است.

وقتی که زاویه برگ با ساقه کم‌تر می‌شود یا به عبارتی برگ‌ها حالت عمودی‌تر پیدا می‌کنند میزان نفوذ نور در کانوپی گیاه افزایش یافته در نتیجه می‌توان میزان شاخص سطح برگ را افزایش داد که اصل آن افزایش فتوسنتز و عملکرد گیاه است.

27- گزینهی «1» صحیح است.

سطح مخصوص یا سطح ویژه برگ SLA عبارت است از نسبت سطح برگ به وزن خشک برگ که نشان دهنده ضخامت برگ است. به گونه‌ای که هرچه SLA بزرگ‌تر باشد برگ نازک‌تر است و برعکس.

28- گزینهی «4» صحیح است.

فعالیت‌های اصلاحی به منظور بهبود عملکرد گیاهان زراعی با مولفه‌های CGR، LAD و SLW نسبت به CER ارتباط بیش‌تری داشته است.

29- گزینه‌ی «2» صحیح است.

اگر میزان تابش دریافتی کانوپی در یک گیاه زراعتی در حد نقطه جبران نوری باشد، میزان CGR این کانوپی برابر صفر است. زیرا در نقطه جبران نوری، میزان CO_2 حاصل از عمل تنفس برابر است بنابراین ماده خشکی به وزن گیاه اضافه نخواهد شد.

30- گزینه‌ی «2» صحیح است.

ضریب استهلاک نوری از رابطه زیر حاصل می‌شود:

$$K = LAI \log \frac{I}{I_0}$$

تعیین شیب خط $\frac{I}{I_0}$ تابع $K = LAI$

که در این فرمول:

K = ضریب استهلاک نوری

LAI = شاخص سطح برگ در لایه نام

I_0 = تشعشع فعال در قسمت بالای جامع گیاهی

I = تشعشع فعال در فتوسنتز در زیر لایه نام برگ‌ها

31- گزینه‌ی «4» صحیح است.

در جوامع گیاهی که LAI بحرانی دارند، CGR پس از رسیدن به LAI بحرانی که 95 درصد نور را جذب می‌کند، ثابت می‌ماند. در این نقطه فتوسنتز ظاهری ثابت می‌شود زیرا تنفس از این شاخص سطح برگ به بعد تقریباً ثابت باقی می‌ماند.

32- گزینه‌ی «2» صحیح است.

با کاهش شدت نور، سرعت جذب خالص (NAR) کاهش می‌یابد. در این شرایط برگ‌های نازک‌تر و زیادتر برای جذب بیش‌تر نور لازم است.

33- گزینه‌ی «3» صحیح است.

$$CGR = NAR \times LAI$$

$$CGR = 6 \times 3 = 18 \frac{g}{m^2} \text{ day}$$

$$18 \times 10 = 1800 \frac{g}{m^2}$$

$$1800 \frac{g}{m^2} = 18 \frac{ton}{ha}$$

34- گزینهی «2» صحیح است.

غلات به دلیل اینکه شاخ و برگ عمودی تری نسبت به آفتابگردان دارند. اجازه نفوذ نور در داخل کانوپی خود می‌دهند و لذا ضریب استهلاک نوری کم‌تری دارند در حالی که آفتابگردان به دلیل برگ‌های عمودی ضریب استهلاک نوری بالایی دارد.

35- گزینهی «4» صحیح است.

در جوامع گیاهی که دارای LAI مطلوب یا بهینه هستند، با افزایش شاخص سطح برگ از میزان CGR کاسته می‌شود زیرا با افزایش شاخص سطح برگ، برگ‌های جوان در سایه برگ‌های پیر بالایی قرار می‌گیرند و نمی‌توانند به اندازه تنفس خود فتوسنتز کنند و در واقع برگ‌های جوان به عنوان انگل برگ‌های مسن عمل می‌کنند. در ضمن برگ‌های جوان به دلیل اینکه در مرحله رشد قرار دارند تنفس زیادی دارند این امر سبب می‌شود که از مواد فتوسنتزی برگ‌های پیر استفاده کنند پس می‌توان گفت که با افزایش شاخص سطح برگ در جوامع گیاهی که دارای شاخص سطح برگ مطلوب هستند از میزان CGR کاسته می‌شود.

فصل ششم – سلول‌های گیاهی

سلول اساسی‌ترین واحد ساختاری موجودات زنده است بعضی از موجودات از یک سلول و بعضی از مجموعه بیلیون‌ها سلول تشکیل شده‌اند. نابودی و جایگزینی سلول در بدن موجودات زنده با سرعت بسیار زیاد انجام می‌گیرد. برای اولین بار اصطلاح سلول توسط یک فیزیک‌دان انگلیسی به نام روبرت هوک در مورد ساختارهای جعبه‌ای شکل موجود در مواد گیاه به کار برده شد. بعد از گذشت یک دوره نسبتاً طولانی به تدریج با بالا رفتن قدرت و تفکیک میکروسکوپ‌ها و آماده‌سازی بهتر نمونه‌ها، یک زیست‌شناس فرانسوی به نام لامارک در سال 1809 انواع مختلف بافت‌ها را مطالعه و اشکال متفاوتی از سلول‌ها را شناسایی نمود. نتیجه اینکه از آن پس مشخص گردید که بدون وجود سلول هیچ بافتی به وجود نخواهد آمد و حباب بدون سلول معنایی نخواهد داشت. در سال 1824 یک دانشمند فرانسوی دیگر به نام دتروچ گزارش نمود بافت‌های حیوانی و گیاهی از سلول‌های متفاوتی تشکیل شده است.

در سال 1831 یک گیاه‌شناس انگلیسی به نام روبرت براون گزارش کرد که در تمامی سلول‌ها یک قسمت بزرگ به نام هسته وجود دارد. مدتی پس از آن، گیاه‌شناس آلمانی به نام اشلایدن بخش کوچک دیگری را درون هسته شناسایی نمود. و آن را هستک نامید. اشلایدن به همراه یک جانورشناس آلمانی به نام شوآن در سال 1838 نظریه جدیدی به نام نظریه سلولی را ارائه نمودند. براساس این نظریه تمامی موجودات زنده از واحدهای کوچکی به نام سلول تشکیل شده‌اند. اصطلاح پروتوپلاسم در سال 1859 توسط شخصی به نام پورکینجی برای مواد ازته مانند درون سلول‌ها به کار برده شد. به تدریج با به کار گیری میکروسکوپ‌های نوری قوی‌تر و روش‌های بهتر رنگ‌آمیزی، امکان مشاهده و بررسی واحدهای درون سلول‌ها بیش‌تر فراهم شد. با اختراع میکروسکوپ الکترونی در دهه 1950 جزئیات بیش‌تری از سلول کشف گردید. اختراع میکروسکوپ نقطه یاب در سال 1986 بشر را قادر ساخت تا در سطح اتمی به جستجوی اسرار ناشناخته درون سلول‌ها بپردازد. به‌طور کلی موجودات زنده دارای دو نوع سلول هستند که به اجمال به آن‌ها اشاره می‌شود.

سلول‌های پروکاریوت

غشاء سلولی پروکاریوت‌ها (باکتری‌ها، جلبک‌های سبز – آبی و مایکوپلازما) فوق‌العاده نازک بوده و از چربی و پروتئین ساخته می‌شود. این سلول‌ها تنها دارای غشای سطحی بر روی سلول هستند. (هر بخش غشاء مانند درون سلول، در واقع انشعابی از غشاء سطحی است.) در مقابل سلول‌های پروکاریوت، سلول‌های یوکاریوت حاوی اندامک‌های متفاوتی هستند که هر کدام از آن‌ها به وسیله غشاء نازکی در برگرفته می‌شوند. (هسته در سلول یوکاریوت با یک غشاء دو لایه

پوشیده می‌شود اما در پروکاریون‌ها سلول فقط یک بخش مرکزی هستند مانند به نام نوکلئوئید دارد که به وسیله سیتوپلاسم در بر گرفته شده است.

در باکتریها بخش مرکزی سلول حاوی یک رشته دی‌ان‌ای DNA حلقوی به طول ۱ میلی‌متر بوده که حاوی مواد ژنتیکی است اصطلاح پروکاریوت، نه به معنی بدون هسته بلکه به معنی قبل از هسته است.

سلولهای پروکاریوت کوچک و طول آنها به تدریت بیشتر از چند میکرومتر است و فقط حدود ۱ میکرومتر ضخامت دارد. سلول جلبک سبز - آبی از سلول باکتری بزرگتر بوده و به دلیل دارا بودن کلروفیل قادر به انجام فتوسنتز است. دیواره سلولی موجود در اطراف سلولهای پروکاریوت فاقد سلولز است، لذا از نظر شیمیایی با دیواره سلولهای گیاهی متفاوت است.

ضخامت دیواره سلولی آنها حدود 10 تا 30 نانومتر سات و عموماً با مواد پروتئینی پوشش داده می‌شود در بخش داخلی دیواره و چسبنده به آن غشاء پلاسمائی بصورت صاف یا دارای چین خوردگی در درون سلول دیده می‌شود و تشکیل ساختارهایی به نام مزوسوم را می‌دهد.

علاوه بر کنترل ورود و خروج مواد به داخل سلول؛ غشاء سلول دارای وظایف دیگری نیز است. بسیاری از واکنش‌هایی آنزیمی شامل فتوسنتز و تنفس بر روی پروتئین غشاء سلولی انجام می‌شود و به نظر می‌رسد که این غشاء در همانندسازی سلول نیز نقش داشته باشد.

ریبوزوم‌های موجود در سیتوپلاسم، محل ساخت پروتئین هستند. سیتوپلاسم بعضی از پرواریوت‌ها ممکن است دارای واکوئل، وزیکول (واکوئل کوچک) و قند و مواد پیچیده دیگر نیز باشند. در بعضی از جلبک‌های سبز - آبی واکوئل از گاز نیتروژن پر می‌شود.

بسیاری از باکتریها نسبتاً با سرعت بالا حرکت می‌کنند که عامل آن ساختار رشته مانند فلاجلا (...) است که از سطح سلول منشعب می‌شود.

سلولهای یوکاریوتی

در این سلولها علاوه بر ساختار اساسی سلولهای پروکاریوتی، ساختارهای دیگری نیز وجود دارد که اکثر آنها نیاز به وسیله پرده‌های خاصی پوشش داده می‌شوند. ممکن است تمامی اجزاء مشخص شده در سلول، در تمامی سلولهای گیاهی وجود نداشته باشد.

در قارچها و گیاهان سلولها دارای دیواره سلولی هستند و غشاء پلاسمایی آنها تمامی محتویات سلول را در بر می‌گیرد. در سلولهای جانوری فقط غشاء پلاسمایی وجود دارد (شکل 2). سلولهای جوان و در خا رشد، سلولهای ذخیره‌ای سلولهای فتوسنتزی برگها و بعضی دیگر از انواع سلولها فقط دارای دیواره سلولی اولیه هستند. از خصوصیات این نوع دیواره، نازکی آن است که باعث سرعت رشد و طویل شدن راحت آن می‌شود. دیواره سلولی، پروتوپلاست، را که شامل غشاء پلاسمایی به تمامی محتویات سلول است. در بر می‌گیرد. دیواره پلاسمایی به دلیل فشار محتویات مایع مانند درون سلول به دیواره سلولی چسبیده شده است. سلولهای بالغ در گیاهان دارای دیواره سلولی ثانوی هستند که بین دیواره سلولی اولیه و غشاء پلاسمایی قرار می‌گیرد. در حد فاصل دیواره سلولی اولیه سلولهای مجاور، تیغه میانی وجود دارد که دیواره سلولها را به همدیگر متصل می‌نماید.

دیواره سلولی اولیه - ضخامت دیواره ابتدایی سلولی از 1 تا 3 میکرومتر تجاوز نمی‌کند. این دیواره از 9 تا 25 درصد سلولز تشکیل شده است. حدود 30 تا 40 جفت از مولکولهای طویل و غیر شاخه‌دار سلولز، تشکیل فیبر استوانه‌ای شکلی به نام میکروفیبریل را می‌دهد. بررسی‌ها نشان داده که میکروفیبریل‌ها دارای حدود 3/5- ضخامت هستند. میکروفیبریل در درون یک ماده زمینه دیگری که از نظر شیمیایی پیچیده است، قرار دارد. عمده‌ترین ترکیب شیمیایی این ماده همی سلولز است. یک دیواره ابتدایی ممکن است حاوی 25 تا 50 درصد همی سلولز باشد. ماده مشابه دیگر، مواد پیکتیکی است که میزان آن از 10 تا 35 درصد متفاوت است. علاوه بر این دیواره‌های ابتدایی حدود 10% پروتئین حاشیه‌دار دیواره ثانویه بصورت حلقه‌ای، ناحیه منقد را در بر می‌گیرد.

اندازه سلولهای گیاهی از 10 تا 100 میکرومتر متفاوت است. باتوجه به ریزبودن سلولها، تعداد آن در یک گیاه نجومی است. براساس تخمین یک برگ بالغ گلابی دارای 50 میلیون سلول است. بنابراین یکدرخت گلابی اعم از ریشه، ساقه، شاخه و برگ چیزی حدود 15 تریلیون سلول خواهد داشت. سلولها دارای انواع مختلف بوده و از نظر اندازه، شکل، ساختمان و نحوه عمل باهم متفاوت هستند.

پروتوپلاست سلولهای یوکاریوت

قسمت حیاتی سلول که توسط غشاء پلاسمایی محصور شده است پروتوپلاسم نام دارد پروتوپلاست شامل چهار قسمت اساسی تحت عنوان سیتوپلاسم هسته، واکوئول، و مواد ارگاستیک است. تعدادی از سلولهای گیاهی حاوی مواد غیر زنده‌ای همانند اکسالات کلسیم اجسام پروتئین، رزین، روغن هستند که به مجموع آنها مواد ارگاستیک گفته می‌شود.

تمامی سلولهای یوکاریوت دارای سیتوپلاسم و یک هسته هستند. سیتوپلاسم یوکاریوتها همانند پروکاریوتها پیچیده و علاوه بر آنها دارای مواد مولکولی محلول، مواد کلئیدی و اندامکهای متعدد محصور شده هستند. بعضی متخصصین اصطلاح سیتوسول را برای موادی که اندامکهای سیتوپلاسمی در آن قرار دارند بکار می‌برند. در هر حالت سیتوپلاسم و هسته را مجموعاً پروتوپلاسم می‌نامند از آنجائیکه اکثر واکنشهای حیاتی سلول در پروتوپلاسم رخ می‌دهد، این بخش از سلول بعنوان بخش زنده سلول نامیده می‌شود.

ماهیت سلول در پروکاریوتها و یوکاریوتها مشابه است. در هر دو مورد غشاء پلاسمایی (پلاسمالما) ورود و خروج مواد حل شده به داخل سلول را کنترل می‌نماید. بعلاوه هسته سلولهای یوکاریوت دارای غشاء دو لایه است. کلروپلاست و میتوکندریها نیز به وسیله غشاء دو لایه محصور شده‌اند (لایه داخلی غشاء در واقع ورود و خروج مواد محلول به داخل اندامک را تنظیم و محل اصلی واکنشهای ستابولیکی است) با این حال در اطراف واکوئول تنها یک غشاء پلاسمایی به نام تونوپلاست وجود دارد.

میکروتوپول و میکروفیلامنتها

سیتوپلاسم سلولهای یوکاریوت حاوی میکروتوبولهایی بصورت یک استوانه بلند توخالی در حدود 25 نانومتر قطر و 1 تا چند میکرومتر طول هستند. آنها شامل مولکولهای کروی شکل پروتئین به نام توبولین هستند. این اندامکها اغلب در نزدیک سلولهای در حال بزرگ شدن (نه تقسیم شدن) دیده می‌شود. میکروتوبولها نه تنها در تشکیل دیواره سلولی بلکه در تقسیم سلول و حرکت اندامکهای درون سلول نیز نقش دارند. برای مثال، رشته‌های فیبری در جدا شدن کروموزومها در طی تقسیم سلول از میکروفیبریلها تشکیل شده است.

میکروفیلامنتها کوچکتر (5 تا 7 نانومتر قطر) و دارای ساختار سخت‌تری هستند که با کمک میکروتوبولها حرکت سلولی را موجب می‌شوند.

واکوئول

شیره سلولی در واکوئل * پتانسی اسمزی سلول

در سلولهای جوان گیاهان تقریباً تمامی فضای داخل هر سلول از سیتوپلاسم پر شده است. حال آنکه در سلولهای بالغ محفظه بزرگی در سیتوپلاسم به نام واکوئول پیدا می‌شود که بیشتر فضای داخلی آن را پر می‌نماید. واکوئول حاوی شیره سلولی بوده و در تمامی با سیتوپلاسم سلول پتانسیل اسمزی سلول را تعیین می‌نماید. غلظت مواد حل شده در واکوئول

از سیتوسول بیشتر است. مواد محلول درون واکوئول‌ها از نمک، مولکول‌های آلی کوچک، بعضی پروتئین‌ها (آنزیم‌ها) و سایر مولکول‌ها تشکیل شده است. بعضی واکوئول‌ها غلظت بالایی از رنگدانه را هم دارا هستند و رنگ بسیاری از گل‌ها به دلیل تجمع رنگدانه در واکوئول آنها است. در بعضی از بخش‌های گیاه ممکن است موادی وجود داشته باشد که برای سیتوپلاسم مضر باشد. برای مثال، ترشی پرتقال و لیمو ناشی از غلظت بالای اسید سیتریک در واکوئول‌ها است.

در چنین حالتی PH واکوئول تا حد زیادی پائین می‌آید و به حدود 3 می‌رسد در حالی که PH سیتوپلاسم بین 7 تا 7/5 است. بطور کلی محتویات اکثر واکوئول‌ها تا حدی اسیدی $PH = 5.0$ است. واکوئول بعضی از گونه‌های گیاهی حاوی کریستالهای اکسالات کلسیم بوده و این کریستالها در واقع از کلسیم مازاد موود در پروتوپلاست سلول بوجود می‌آید. احتمالاً آنزیم‌های موجود در واکوئول، مواد جذب شده مختلف و یا حتی سیتوپلاسم سلول را در حین مرگ سلول هضم می‌نماید.

سلولهای جوان در حال رشد (سلولهای نوک ساقه یا ریشه) دارای واکوئول کوچکی هستند. واکوئول‌ها از شبکه آندوپلاسمی بوجود می‌آیند و همراه با رشد سلول بزرگ می‌شوند. واکوئول‌های کوچکتر بهم متصل شده، و در سلولهای بالغ تا 95% حجم سلول را اشغال می‌کنند. در چنین حالتی پروتوپلاسم بصورت یک رشته باریکی بین تونوپلاست (غشاء واکوئول) و پلاسمالما قرار می‌گیرد. البته تمام سلولهای جوان دارای واکوئول کوچک نیستند. زیرا سلولهای کامبیوم بین پوست و چوب یک ساقه جوان در حال رشد دارای واکوئول بزرگ است.

هسته

هسته در واقع بعنوان مرکز کنترل سلول یوکاریوت شناخته می‌شود. این اندامک بصورت کره‌ای گرد یا کشیده به قطر تقریبی 5 تا 15 میکرومتر دیده می‌شود. هسته از طریق تعیین نوع آنزیم ساخته شده در سلول، واکنش‌های شیمیایی و در نهایت عمل سلول را کنترل می‌کند. این نترل در ارتباط با ساختار ژنتیکی یا اطلاعات وراثتی موجود در رشته‌های DNA ترکیب شده با پروتئین است که مجموع آنها ماده‌ای به نام کروماتین را تشکیل می‌دهد. بنابراین هسته حاوی ماده‌ای به نام کروماتین است که در هنگام تقسیم سلول بصورت کروموزوم قابل رویت است. در هسته سلول نوعی اندامک گرد و کوچک و غلیظی به نام هستک با قطر حدود 3 تا 5 میکرومتر نیز دیده می‌شود. (هستک محلی است ه در آن یک نوع از پروتئین و RNA ساخته می‌شود.) غشاء هسته دولایه بوده و لایه خارجی آن به شبکه‌های اندوپلاسمی سلول مرتبط است. مایع زمین درون هسته نوکلئوپلاسم نامیده می‌شود که از طریق منافذی در غشاء هسته یا

سیتوپلاسم سلول در ارتباط است. این منافذ در ظاهر هشت وجهی بوده و حدود 70 نانومتر قطر دارند.

شبکه اندوپلاسمی

دو لایه نوعی سیستم غشایی دو لایه است که در سیتوپلاسم سلول گسترده شده است. در بسیاری از سلولها این شبکه بصورت لوله‌های بسیار نازک دیده می‌شود (اینها معمولاً از یک طرف به غشاء هسته و از طرف دیگر به دیواره سیتوپلاسمی سلول متصل هستند). شبکه‌های اندوپلاسمی به دو صورت صاف و ناصاف دیده می‌شوند. شبکه‌های اندوپلاسمی ناصاف آنهایی هستند که در سطح خارجی خود دارای ریبوزوم هستند. به نظر می‌رسد ریبوزوم‌ها در تشکیل مولکولهای پیچیده و پروتئین نقش داشته باشند. شبکه‌های اندوپلاسمی صاف، فاقد ریبوزوم هستند. بطور کلی این شبکه به دلیل داشتن سطح بسیار زیاد در انتقال مواد متابولیکی در درون سلول نقش دارد. شبکه اندوپلاسمی علاوه بر نگهداری ریبوزوم از نظر ساخت استرول و فسفولیپیدها نیز دارای اهمیت است.

پلی زوم = گروهی = شبکه اندوپلاسمی + ریبوزوم * ارگاستوپلاسم

پلی ریبوزوم = RNA + ریبوزوم

ریبوزوم

شبکه اندوپلاسمی، در درون هسته پروتئین خود را از سیتوپلاسم می‌آورد، کلروپلاست و میتوکندریها اجسام ریزی به قطر 15 تا 25 نانومتر به نام ریبوزوم تولید می‌شود. با این حال هسته‌ها حاوی ریبوزوم حقیقی نیستند. و مطالعات اخیر نشان داد که هسته، پروتئین مورد نیاز خود را از سیتوپلاسم وارد می‌کند. در درون سیتوپلاسم ریبوزوم‌ها ممکن است به صورت آزاد نیز باشند، اما اغلب آنها به شبکه اندوپلاسمی می‌چسبند و بصورت گروهی دیده می‌شوند. در این حالت هر کدام به وسیله یک رشته از RNA به نام rRNA پیامر که حاوی اطلاعات ژنتیکی است بهم متصل و این اطلاعات توسط آنها به پروتئین ترجمه می‌شود.

ریبوزوم بدون غشاء هستند و نیروی چسبندگی اجزای آن بواسطه وجود اتم‌های منیزیم است. وقتی که بتوان منیزیم را با استفاده از مواد کیلاتی مانند EDTA از این اندامک جدا نموده اجزای آن از هم جدا می‌شوند. ریبوزوم‌ها در ساختن پروتئین نقش مهمی دارند.

دستگاه گلژی

این دستگاه غشاء کیسه ماندی است که از دوساختار به نام‌های سیسترن و وزیکل تشکیل شده است. در واقع سیسترن

بصورت غشاهای کیسه ماندی هستند به اشکال مختلف روی هم بطور فشرده قرار می‌گیرند. وزیکل‌ها بصورت زوائد کیسه ماندی، در غشاهای سیسترن دیده می‌شوند. عمل اجسام گلژی هنوز دقیقاً مشخص نشده است و این طور به نظر می‌رسد که آنها حاوی مواد چربی باشند. احتمالاً این اجسام در تشکیل غشاء پلاسمایی سلول و انتقال مواد به درون دیواره سلولی نقش داشته باشند. به دستگاه گلژی دیکتیوزوم نیز گفته می‌شود.

میکروبادی و اسفروزومها

اینها اندامک‌های فوق‌العاده ریزی (0/5 تا 2 نانومتر قطر) هستند با غشاء یک لایه هستند. میکروبادی‌ها به دو نوع گلی‌اکسی‌زوم و پراکسی‌زومها تقسیم می‌شوند که هر کدام نقش ویژه‌ای در فعالیت شیمیایی سلول دارند. پراکسی‌زومها در فتوسنتز و گلی‌اکسی‌زومها در تبدیل چربی به هیدراتهای کربن در طی جوانه‌زنی بذر فعالیت می‌نمایند و به همین دلیل در دانه‌های روغنی همانند بادام‌زمینی وجود دارد. پراکسی‌زومها در تنفس گیاهان C_3 نقش میهمی دارند ولی در گیاهان C_4 دیده نمی‌شوند.

اسفروزومها نیز کیسه مانند بوده و توسط غشاء نیم لایه محصور شده‌اند. اکثر اینها حاوی مواد چربی بوده و ممکن است بعنوان مرکز ساخت و ذخیره چربی عمل نمایند.

سلولها ممکن است دارای اندامک‌های ذخیره چربی دیگری به نام اولئوسوم یا اندامک‌های ذخیره پروتئین به نام اجسام پروتئینی نیز باشند.

پلاستیدها

دولایه، لئوکوپلاست حاوی نشاسته و Protein آمیلوپلاست حاوی نشاسته.

پلاستیدها 4 ساختارهای دیسک ماندی با غشاء دولایه هستند که فقط در درون سیتوپلاسم سلولهای گیاهی دیده می‌شوند. بسیاری از پلاستیدها حاوی رنگدانه هستند. اگر آنها دارای کلروفیل باشند به آنها کلروپلاست گویند.

کلروپلاستها به رنگ سبز دیده می‌شوند. پلاستیدهای بدو رنگ را لئوکوپلاست گویند که ممکن است حاوی ذخیره پروتئین یا نشاسته باشند. به پلاستیدهایی که نشاسته را ذخیره می‌کنند، آمینوپلاست می‌گویند. به پلاستیدهایی که

دارای رنگهای مختلفی بجز رنگ سبز باشند (رنگ گل، میوه) کلروپلاست می‌گویند. تمامی پلاستیدها از اجسام بدون رنگی در پروتوپلاست سلول به نام پروپلاستیدها بوجود می‌آیند. از آنجایی که پلاستها به همدیگر تبدیل می‌شوند

بنابراین تقسیم‌بندی قاطعی را نمی‌توان برای آنها در نظر گرفت.

میتوکندریها

اینها نیز بصورت اندامکهای کیسه مانند با اندازه و شکل‌های مختلف (0/5 تا 1 میکرومتر فطرو 1 تا 4 میکرومتر طول) در درون سیتوپلاست قرار دارند. این اندامکها نیز همانند کلروپلاست دارای غشاء دو لایه بوده که لایه خارجی آن صاف و لایه داخلی آن دارای چین خوردگیهای متعدد به نام کریسته است. این غشاءها ماده درون میتوکندری را که بماتریکس نامیده می‌شود در برمی‌گیرند. هر یک از غشاءهای میتوکندری دارای ترکیباتی از لیبوپروتئین است (شکل 5).

قابلیت نفوذپذیری غشاءهای میتوکندری همانند غشاء سیتوپلاسمی نسبت به مواد مختلف، متفاوت است. بخش مهمی از فرآیند تنفس (چرخه کریس). در میتوکندریها انجام می‌گیرد. بنابراین میتوکندریها مرکز قدرت (انرژی) یک سلول هستند. سلولهایی که سرعت تنفس پائین‌تری دارند، تعداد میتوکندریهای کمتری را نیز دارا هستند. در سلولهای در حال رشد بدلیل بالا بودن سرعت تنفس، تعداد میتوکندریها بیشتر است. بدلیل وجود مولکول DNA و RNA در میتوکندریها، آنها قادر به ساخت پروتئین نیز هستند.

در خاتمه بطور خلاصه تفاوت بین سلولهای جانوری و گیاهی را مرور می‌کنیم:

- 1- سلولهای گیاهی علاوه بر غشاء پلاسمایی، دیواره سلولی نیز دارند و این دیواره به آن شکل و قوام خاصی می‌بخشد.
- 2- از نظر شکل نیز بعضی از سلولهای گیاهی، مثل سلولهای برگ، در بخش خارجی دارای اپیدرم است. بعضی از سلولها نیز مسئول انتقال آب و مواد غذایی هستند و به همین جهت بصورت لوله‌های توخالی درآمده‌اند.
- 3- سلولهای گیاهی بالغ اغلب دارای واکوئول هستند و این واکوئول حدود 90% حجم سلول را اشغال می‌کند. این واکوئول دارای غشاء نازک بوده و در آنها از مواد آبیکی پر شده است.
- 4- در سلولهای گیاهی بویژه در سلولهای برگ، رنگانه کلروپلاست وجود دارد. این رنگدانه‌ها انرژی نورانی را جذب و در فرآیند فتوسنتز آنها را تبدیل به انرژی شیمیایی می‌نماید.
- 5- سلولهای گیاهی بطور مستقیم از طریق منافذی به نام پلاسمودسماتا که در دیواره سلولی وجود دارد به همدیگر مرتبط هستند. از طریق این منافذ مواد متابولیکی از سلولی به سلول دیگر منتقل و یا به قسمت‌های دیگر گیاه می‌رسد.

فصل هفتم – انتقال و توزیع مواد فتوسنتزی

مقدمه

یک گیاه برای استفاده کارآمد از انرژی خورشیدی و ذخیره مواد فتوسنتزی به یک سیستم انتقال از محل ساخته شدن این مواد تا محل مصرف آن‌ها نیاز دارد. در زمان جوانه‌زنی، مواد فتوسنتزی ذخیره شده در بذر به صورت قابل استفاده درآمده و به مریستم‌هایی که جدیداً برای نمو برگ ساقه و ریشه فعال شده‌اند منتقل می‌شوند و کمی پس از آن گیاهچه اتوتروف می‌شود.

مواد فتوسنتزی که توسط بافت‌های سبز به وجود می‌آید در تمام گیاه برای مقاصد رشد و نمو و ترمیم و نگهداری سلول‌های انتقال می‌یابند. تقسیم مواد فتوسنتزی بین این فرایندها، توزیع مواد فتوسنتزی نامیده می‌شود که بر روی عملکرد و بقایای گیاه تأثیر می‌گذارد.

انتقال مواد در آوندهای آبکشی

آوندهای آبکش معمولاً در حاشیه خارجی بافت‌های آوندی اولیه و ثانویه قرار دارند. بخشی از بافت‌های آوندی آبکش که وظیفه هدایت قندها و سایر مواد را در گیاه برعهده دارند لوله‌های غربالی (عناصر غربالی) نامیده می‌شوند. عناصر غربالی برخلاف عاصر چوبی و تراکئیدها زنده هستند و مستقیماً در انتقال مواد نقش دارند و برای انتقال کاملاً تخصص یافته‌اند.

سلول‌های عناصر غربالی بسیاری از خصوصیات ساختمانی موجود در سلول‌های زنده را از دست داده‌اند:

- 1- دارای سیتوپلاسم غلیظ با فعالیت متابولیکی می‌باشند.
- 2- فاقد هسته، غشای واکوئلی (تونوپلاست)، واکوئل مرکزی بوده و میکروفلامنت‌ها، دستگاه گلژی (دیکتیوزوم‌ها)، میکروتوبل‌ها و ریبوزوم‌ها را از دست داده‌اند.

3- این سلول‌ها هنگام بلوغ شبکه آندوپلاسمی، غشاء پلاسمایی و میتوکندری خود را حفظ می‌کنند.

4- این عناصر فاقد دیواره سخت سلولی (لیگنین) بوده و گاهی و دیواره سلولی ضخامت ثانویه پیدا می‌کند.

مهم‌ترین خصوصیت عناصر غربالی وجود سطوح غربالی است. سطوح غربالی جانبی بخشی‌هایی از دیواره سلولی هستند که منافذ روی آن‌ها امکان اتصال سلول‌های هادی و انتقال مواد بین آن‌ها را فراهم می‌کند. صفحات غربالی منافذ درشت‌تری نسبت به سطوح غربالی سلول دارند و در انتهای لوله‌های غربالی قرار گرفته‌اند. منافذ صفحات غربالی در اجزاء

لوله غربالی، به صورت کانال‌های بازی هستند که امکان تبادل بین سلول‌های لوله‌ای را امکان‌پذیر می‌سازد. میزان و سرعت انتقال مواد در آوند آبکش در تعیین میزان تولید، عملکرد محصول و کارایی مصرف عفکش و سایر مواد شیمیایی نقش مهمی دارد.

لوله‌های غربالی با یک‌سری از سلول‌های پرانشیمی به نام سلول‌های همراه در ارتباط می‌باشند. ارتباط بین سلولی بین لوله‌های غربالی و سلول‌های همراه از طریق پلاسمودسماتا می‌باشد و از این طریق انتقال مواد بین این دو سلول به راحتی صورت می‌گیرد. سلول‌های همراه دارای سیتوپلاسم و تمام اندامک‌های سلولی هستند. لوله‌های غربالی و سلول همراه از تقسیم یک سلول مادری واحد (کامبیوم) منشأ گرفته‌اند. سلول‌های همراه بعضی از وظایف متابولیکی ضروری عناصر غربالی نظیر ساخت پروتئین که در جریان تمایز عناصر غربالی کاهش یافته است را برعهده دارند، هم‌چنین به دلیل وجود میتوکندری‌های فراوان، ATP مورد نیاز عناصر غربالی را تأمین می‌کنند. در بازدانگان یک‌سری سلول‌های آلبومین‌دار نقش سلول‌های همراه را برعهده دارند.

پروتئین p و رسوب کالوز

اجزای لوله‌های غربالی دولپه‌ای‌ها حاوی مقادیر زیادی از نوعی پروتئین آوند آبکش به نام پروتئین p هستند که در بازدانگان و تک‌لپه‌ای‌ها به ندرت یافت می‌شوند. پروتئین p در انتقال مواد در آوند آبکش نقش دارد. این پروتئین قادر به تشکیل ژل بوده و منافذ صفحات غربالی را پر می‌کند و از این طریق سبب انسداد عناصر غربالی آسیب دیده می‌شود و نقش حفاظتی دارد، زیرا در عناصر و لوله‌های غربالی فشار تورژنسانس داخلی مثبتی وجود دارد و از آنجایی که عناصر و لوله‌های غربالی نیز از طریق منافذ روی صفحات غربالی به‌هم‌دیگر متصل هستند، بنابراین اگر عناصر و لوله‌های غربالی در اثر صدمه، قطع یا سوراخ شود این فشار هیدرواستاتیکی کاهش می‌یابد و سبب حرکت مواد انتقالی موجود در عناصر غربالی به سوی منطقه آسیب دیده می‌شود و اگر این حرکت توسط مکانیزم حفاظتی متوقف نشود مقادیر زیادی از شیره پرورده و مواد انتقالی موجود در آوند آبکش از بین خواهد رفت، در این شرایط پروتئین p در ناحیه صدمه دیده تجمع می‌یابد و موجب انسداد صفحات غربالی آسیب دیده می‌شود.

برای رفع مشکل آسیب‌دیدگی در مدت زمان طولانی‌تر در منافذ صفحات غربالی تولید کالوز صورت می‌گیرد. کالوز نوعی گلوکان (پلیمری از مولکول‌های گلوکز) است که توسط آنزیم (کالوز سینتتاز) در غشاء پلاسمایی ساخته می‌شود و در حد فاصل غشاء پلاسمایی و دیواره سلول و در اطراف پلاسمودسماتا رسوب می‌کند و موجب انسداد صفحات غربالی آسیب

دیده می‌شود.

ساخت کالوز در زمان بروز آسیب‌دیدگی با تنش‌هایی نظیر درجه حرارت بالا یا تحریک‌های مکانیکی به‌صورت خیلی سریع صورت می‌گیرد. رسوب کالوز دائمی در سلول‌های در حال مرگ یا عناصر غربالی که به دلیل تشکیل بافت‌های ثانویه در حال از بین رفتن هستند و همچنین در صفحات غربالی مسن‌تر که غیرفعال هستند به‌وجود می‌آید. البته رسوب کالوز تنها در شرایط آسیب‌دیدگی مشاهده نمی‌شود و می‌توان به تشکیل آن در فصل زمستان برای ایجاد خواب زمستان اشاره کرد که با آغاز بهار کالوز خواب با شروع رشد و انتقال مواد از بین خواهد رفت.

انتقال مواد در آوندها

جهت حرکت مواد در آوندهای چوبی به‌صورت یک‌طرفه و از سمت پایین به بالای گیاه می‌باشد، یعنی این که حرکت مواد از طرف ریشه به سمت برگ‌ها است و نیروی محرک این عمل از طریق کانال تعرق تأمین می‌شود. جهت حرکت مواد در آوندهای آبکش به‌صورت دوطرفه است یعنی این که حرکت از بالا به پایین و یا از پایین به بالای گیاه می‌باشد. اساس انتقال در آوند آبکش نیز به‌صورت انتقال مواد فتوسنتزی از محل تولید (منبع) به محل متابولیسم یا ذخیره (مخزن) می‌باشد.

مواد انتقالی در شیره آوند آبکش

ترکیب شیره آوند آبکش به‌گونه گیاهی، سن و شرایط فیزیولوژیکی بافت موردنظر بستگی دارد. شیره آوند آبکش شامل قندها، پروتئین، اسیدهای آمینه، اسیدهای آلی ملات و انواع آنزیم‌ها و کاتیون‌های معدنی است. مهم‌ترین ماده انتقال در آوند آبکش آب است و مواد انتقالی محلول در آب هستند.

کربوهیدرات‌ها فراوان‌ترین مواد انتقال محلول در شیره آوند آبکش هستند و متداول‌ترین کربوهیدرات محلول انتقالی در عناصر غربالی ساکارز است. (80٪ وزن خشک شیره) نیتروژن به‌صورت اسیدهای آمینه و آمیدها انتقال می‌یابد و هورمون‌های گیاهی در غلظت‌های خیلی کم انتقال می‌یابند.

آنزیم‌ها و نوکلئوتیدهای فسفات نیز در آوند آبکش وجود دارند. پروتئین‌های شیره آوند آبکش شامل آنزیم‌ها و یک پروتئین غالب به نام پروتئین P می‌باشند. مواد غیرآلی نظیر پتاسیم و منیزیم و آنیون‌هایی نظیر فسفات، کلروسولفات نیز در آوند آبکش نیز یافت می‌شوند ولی نیترات‌ها، بور، کلسیم، آهن، گوگرد و قندهای قابل احیاء (گلوکز و فروکتوز)، علف‌کش‌های تماسی و پروتئین‌ها در آوندهای آبکشی منتقل نمی‌شوند. در آوندهای آبکش قندهای احیاء کننده نظیر

گلوکز و فروکتوز به صورت غیرمحلول بوده و انتقال نمی‌یابند ولی فندهای غیراحیاء کننده نظیر ساکارز به عنوان مهم‌ترین قند انتقالی محلول در آوند آبکش به آسانی انتقال می‌یابد.

غلظت مواد قندی در لوله‌های آبکش به شدت و سرعت فتوسنتز و عواملی نظیر درجه حرارت بستگی دارد و در روزها و فصول مختلف سال تغییر می‌نماید.

سرعت انتقال مواد در آوندهای آبکش

عوامل مؤثر بر سرعت انتقال مواد در آوندهای آبکش عبارت‌اند از:

- 1- سرعت تخلیه مواد از سلول‌های آبکش به مقصد
 - 2- ترکیب شیمیایی ماده انتقالی و تأثیر آن بر روی سرعت انتقال مواد در بافت‌های آبکش
 - 3- سرعت بارگیری مواد از مبدأ به سلول‌های آبکش
- سرعت حرکت مواد در عناصر غربالی به دو صورت اندازه‌گیری می‌شود، یکی فاصله خطی طی شده در واحد زمان است که در این حالت سرعت انتقال حدود 30 تا 150 سانتی‌متر در ساعت است. دیگری وزن مواد فتوسنتزی که از سطح مقطع آوند آبکش یا عناصر غربالی در واحد زمان عبور می‌کند که به آن جرم مخصوص منتقل شده Specific Mass (SMT) می‌گویند. و مقدار آن 3-5 بر سانتی‌متر مربع آوند آبکش در ساعت است. از نظر عملکرد، جرم مخصوص منتقل شده نسبت به سرعت انتقال خطی اهمیت بیش‌تری دارد.
- گیاهان C_4 نسبت به گیاهان C_3 سرعت انتقال زیادتری دارند. در گیاهان C_4 اندازه و قدرت منبع نسبت به گیاهان C_3 بیش‌تر است.

انتقال مواد از منبع به مخزن

مخازن (sink):

به اندام مصرف‌کننده مواد فتوسنتزی در گیاه و یا اندام‌هایی که قادر به تأمین مواد مورد نیاز خود برای رشد و یا ذخیره نمی‌باشند (ریشه‌ها، غده‌ها، میوه‌های در حال رشد و برگ‌های نابالغ) را در برمی‌گیرد.

منابع (source):

به اندام‌های صادرکننده مواد فتوسنتزی در گیاه نظیر یک برگ بالغ و یا اندام‌های ذخیره‌ای گیاه در مرحله صادرات مواد ذخیره‌ای می‌گویند.

به عبارتی مبدأ فیزیولوژیک جایی است که در آن خروج مواد پروده بیش تر از ورود آن هاست، ولی مقصد فیزیولوژیک جایی است که در آن فعالیت متابولیکی (سوخت و ساز ساکاروز وارداتی) زیاد بوده و ورود مواد پروده بیش تر از خروج آن هاست.

قوانین انتقال مواد از منبع به مخزن

الف) نزدیکی منبع به مخزن:

برگ های بالای گیاه مواد فتوسنتزی خود را به برگ های جوان نابالغ و مریستم های در حال رشد اندام های هوایی، برگ تحتانی به ریشه و برگ های میانی در هر دو جهت انتقال می دهند. نزدیکی منبع به مخزن حتی سبب تغییر اندازه مخزن می شود.

ب) مراحل نموی گیاه:

در مرحله رشد رویشی مخازن اصلی گیاه معمولاً جوانه های انتهایی بخش هوایی و ریشه ها هستند. ولی طی مراحل زایشی مخازن اصلی گیاه، دانه و میوه ها هستند.

ج) ارتباطات آوندی بین منبع و مخزن:

مواد فتوسنتزی برگ های منبع به مخازنی انتقال می یابند که با آن ها ارتباط مستقیم آوندی دارند یک برگ از طریق سیستم آوندی مشخص به طور مستقیم با برگ های فوقانی و تحتانی خود در ارتباط است.

* نکته: به نحوه ارتباط عمودی برگ ها از طریق سیستم آوندی ارتوستیکی Orthostichy می گویند. در صورتی که بین منبع و مخزن ارتباط مستقیمی وجود نداشته باشد یک سری ارتباطات بین آوندی به وجود می آید که به این ارتباطات بین آوندی آناستوموزز Anastomoses می گویند.

د) شرایط تنش:

روابط بین منبع و مخزن در شرایط مختلف نظیر زخمی شدن یا هرس گیاه می تواند تغییر کند.

مکانزیم بارگیری، انتقال و تخلیه آوندهای آبکش

بارگیری (Loading)

عبارت است از انتقال مواد فتوسنتزی از سلول های مزوفیل برگ های بالغ به عناصر غربالی آوندهای آبکش پس از انتقال

تریوزفسفات از کلروپلاست به سیتوسول و سنتز ساکارز در سیتوسول، ساکارز تولیدی از سلول مزوفیل به سمت رگبرگ‌های فرعی عناصر غربالی حرکت می‌کنند. معمولاً این فاصله 2 تا 3 سلول است و بارگیری مواد فتوسنتزی به سمت کمپلکس عناصر غربالی سلول همراه صورت می‌گیرد. به این انتقال مسیر انتقال نزدیک گفته می‌شود. طی فرایند بارگیری سلول‌های مزوفیل برگ دارای غلظت قند کم‌تر یا به عبارتی پتانسیل اسمزی بیش‌تری (18- تا 13- بار) نسبت به عناصر غربالی و سلول همراه در محل بارگیری (30- تا 20- بار) خواهند بود، در نتیجه دارای پتانسیل آب بالاتری نسبت به عناصر آوندی هستند. بنابراین بارگیری مواد قندی بایستی در جهت خلاف شیب غلظت و از سلول‌های مزوفیل به عناصر آوندی که دارای غلظت قند بیش‌تری هستند و با مصرف انرژی (ATP) صورت می‌گیرد. برای بارگیری و انتقال مواد فتوسنتزی از سلول‌های مزوفیل و پارانشیم آوند آبکش به کمپلکس عناصر غربالی - سلول همراه دو مسیر وجود دارد:

1- مسیر سیمپلاستی (Symplastic Pathway)

بخشی از مسیر حرکت ساکارز از سلول‌های مزوفیل به عناصر غربالی به‌صورت سیمپلاستی و از طریق مجاری پلاسمودسماتا صورت می‌گیرد. و ساکارز مستقیماً وارد کمپلکس عناصر غربالی - سلول همراه می‌شود. یک مدل دام پلیمری برای بارگیری سیمپلاستی وجود دارد که از طریق این مدل وقتی ساکارز از طریق انتشار از سلول‌های مزوفیل یا غلاف آوندی و از طریق پلاسمودسماتا به سلول همراه وارد گردید. ابتدا به یک الیگوساکارید تبدیل شده و این مولکول بزرگ نمی‌تواند مجدداً به سلول‌های مزوفیل بازگردد و پلیمر در دام عناصر غربالی - سلول همراه گرفتار شده و با جریان توده‌ای منتقل می‌شود. در مدل سیمپلاستی برای سنتز الیگوساکاریدها انرژی لازم است. از نظر تکاملی گونه‌هایی که از مسیر سیمپلاستی استفاده می‌کنند قدیمی‌تر می‌باشند و مسیر آپوپلاستی یک سازگاری تکاملی در اثر انتشار گیاهان از مناطق گرمسیری به نواحی معتدل می‌باشد.

2- مسیر آپوپلاستی

بخش دیگر مسیر انتقال مواد فتوسنتزی از سلول‌های مزوفیل تا عناصر غربالی به‌صورت آپوپلاستی است و قندها از غشاء سلول‌های مزوفیل عبور کرده و وارد محلول دیواره سلولی (آپوپلاست) می‌شوند. بارگیری قندها از محیط آپوپلاست به کمپلکس عناصر غربالی - سلول همراه به‌صورت انتخابی و برخلاف شیب غلظت و در نتیجه به‌صورت فعال و با مصرف انرژی همراه است.

برخی عناصر در آپوپلاست نظیر پتاسیم کنترل کننده میزان ساکارز خروجی از سلول‌های مزوفیل به فضای آپوپلاست می‌باشد و تعادل بار الکتریکی دو طرف غشاءدار را برعهده دارد.

بسیاری از مواد نظیر اسیدهای آلی و هورمون‌های گیاهی به صورت غیرفعال بارگیری می‌شوند.

در مسیر آپوپلاستی بارگیری آوند آبکش، یک سیستم انتقال همراه قند – پروتون وجود دارد که در آن ابتدا ساکارز وارد فضای آپوپلاست می‌شود. ATP از واقع در غشای پلاسمایی با مصرف ATP و پمپ کردن پروتون‌ها از سیمپلاست سلول عناصر آوندی به محیط آپوپلاست سبب ایجاد غلظت بالای H^+ در آپوپلاست می‌شود. پتاسیم نیز در جهت ایجاد تعادل الکتریکی از آپوپلاست به سیمپلاست وارد می‌شود.

به دلیل غلظت بالای پروتون در آپوپلاست و تمایل برای ایجاد تعادل، پروتون‌ها به سیمپلاست سلول عنصر غربالی و سلول همراه بازمی‌گردند و به عبارتی انرژی این شیب پروتون از طریق سیمپورت ساکارز/ H^+ برای انتقال ساکارز به سیمپلاست عنصر غربالی و سلول همراه استفاده می‌شود.

* نکته: عنصر غربالی و سلول همراه نقش اصلی را در بارگیری (Loading) ایفا می‌کنند.

طی فرایند بارگیری ساکارز، PH سیمپلاست به دلیل انتقال H^+ از سیمپلاست به آپوپلاست و همچنین انتقال پتاسیم از آپوپلاست به سیمپلاست افزایش می‌یابد. بارگیری ساکارز به کمک شیب پروتون حاصل از مصرف ATP صورت می‌گیرد و با مصرف ATP، ساکارز از آپوپلاست به سیمپلاست منتقل شده و پتانسیل آب سلول‌های آبکش کاهش می‌یابد و آب به صورت اسمزی از آوندهای چوبی مجاور به سلول‌های آبکش منتقل شده و فشار هیدروستاتیکی عنصر غربالی در محل منبع افزایش می‌یابد. افزایش این فشار باعث حرکت توده‌ای آب و مواد فتوسنتزی به مناطقی که دارای فشار کم‌تری هستند می‌شود. انتقال مواد محلول در آوند آبکش غیرفعال است و قند به صورت غیرفعال همراه با جریان فشاری حمل می‌شود.

تخلیه مواد در مخزن (Unloading)

تخلیه از آوند آبکش عبارت است از انتقال مواد فتوسنتزی انتقالی از کمپلکس عناصر غربالی – سلول همراه به سلول‌های بافت مخزن، تخلیه از آوند آبکش به سلول‌های مقصد همانند بارگیری می‌تواند آپوپلاستی یا سیمپلاستی باشد.

در مخازن رویشی نظیر نوک ریشه‌ها و مریستم‌های انتهایی برگ‌های جوان در حال رشد مسیر سیمپلاست وجود دارد. در تخلیه سیمپلاستی قند انتقالی در جهت شیب غلظت از کمپلکس عناصر غربالی – سلول همراه (از طریق

پلاسمودسماتا) به سوی سلول‌های مقصد حرکت می‌کند و در سیتوسول با واکوئل سلول مقصد دچار متابولیسم می‌شوند. شیب غلظت و در نتیجه تداوم جریان مواد فتوسنتزی به سلول مخزن با هیدرولز ساکارز به گلوکز و فروکتوز حفظ می‌شود. تخلیه در این مسیر غیرفعال است و انتقال براساس شیب غلظت صورت می‌گیرد.

در تخلیه آپوپلاستی ساکارز به صورت فعال یا غیرفعال از کمپلکس عناصر غربالی - سلول همراه وارد آپوپلاست می‌شود و ممکن است قند انتقالی در آپوپلاست دچار متابولیسم شود.

در چغندر قند ساکارز از کمپلکس عناصر غربالی - سلول همراه به صورت فعال به آپوپلاست تخلیه شده و سپس ساکارز بدون تغییر و به صورت غیرفعال از آپوپلاست به سیتوسول سلول مخزن وارد می‌شود و ممکن است ساکارز در آنجا دچار متابولیسم شود و یا این که به صورت فعال وارد واکوئل می‌شود.

در ساقه نیشکر یا دانه ذرت، سورگوم و ارزن، ابتدا ساکارز از کمپلکس عناصر غربالی - سلول همراه به صورت غیرفعال به آپوپلاست تخلیه شده و در آنجا توسط آنزیم اسید اینورتاز دیواره‌ای به گلوکز و فروکتوز تجزیه می‌شود که به صورت فعال وارد سیتوپلاسم سلول مقصد می‌گردند و در سلول مخزن مجدداً تبدیل به ساکارز می‌شوند و ساکارز به صورت فعال وارد واکوئل می‌شود. در ریشه چغندر قند و دانه‌های جو، گندم و سویا ساکارز بدون هیچ تغییری از محیط آپوپلاست می‌گذرد و وارد سیتوپلاسم سلول مقصد می‌شود. ساکارز وارد شده به سیتوپلاسم سلول مقصد می‌تواند به وسیله اینورتاز سیتوپلاسمی به گلوکز و فروکتوز شکسته شود و یا این که ساکارز بدون تغییر به واکوئل وارد شود.

مخازن ذخیره‌ای نیز ساکارز را در سیتوسول یا واکوئل ذخیره می‌کنند و یا این که پس از متابولیسم و تبدیل قندها به سایر مواد آن‌ها را ذخیره می‌کنند. در تخلیه آپوپلاستی قندها بایستی از دو غشاء عبور کنند، پس تخلیه آپوپلاستی حتماً به صورت فعال است.

در مخازن زایشی نظیر دانه‌های بقولات نیز تخلیه از مسیر آپوپلاستی است چون ارتباط سیمپلاستی بین بافت‌های مادری و جنین وجود ندارد. در این مخازن برخلاف گونه‌هایی نظیر ذرت تخلیه از کمپلکس عناصر غربالی - سلول همراه به آپوپلاست به صورت فعال صورت می‌گیرد ولی انتقال از آپوپلاست به سیتوپلاسم سلول مقصد به صورت غیرفعال است.

انتقال ساکارز به واکوئل سلول‌های ذخیره‌ای نظیر نیشکر و چغندر قند توسط آنتی پورت ساکارز / H^+ صورت می‌گیرد و قندها تا غلظت‌ای زیاد در داخل واکوئل تجمع می‌یابند. بدین صورت که، ATP آاز پروتون‌ها (H^+) را به داخل واکوئل پمپ می‌کند و ساکارز در تبادل با پروتون به کمک یک ناقل آنتی پورت ساکارز / H^+ به واکوئل وارد می‌شود و پروتون‌ها

در جهت کاهش شیب پتانسیل الکتروشیمیایی خود از واکوئل خارج می‌شوند.

ساکارز وارد شده به واکوئل‌ها نیز می‌تواند توسط اینورتاز واکوئلی (اینورتاز اسیدی) به گلوکز و فروکتوز شکسته شود و یا این‌که ساکارز بدون تغییر در واکوئل باقی بماند.

گیاهانی که هم نشاسته و هم ساکارز را ذخیره می‌کنند دارای دو مخزن ساکارزی هستند که یکی در سیتوپلاسم و دیگری در واکوئل وجود دارد. مخزن واکوئلی بزرگ‌تر بوده و دیرتر تخلیه می‌شود و تنها زمانی که مخزن واکوئلی تخلیه شود، نشاسته ذخیره شده در کلروپلاست برای صادرات به فرم قابل انتقال تبدیل می‌شود.

تخصیص دوره‌ای (Durnal Allocation)

به الگوی تخصیص مواد فتوسنتزی طی شبانه‌روز تخصیص دوره‌ای گفته می‌شود، که در گیاهان مختلف می‌تواند متفاوت باشد.

1- در بعضی از گیاهان بعد از تثبیت کربن در روز بلافاصله مواد فتوسنتزی به‌صورت ساکارز به سوی مخزن منتقل می‌شوند این حالت بیش‌تر در گیاهان 4 کربنه نظیر ذرت، سورگوم، ارزن و نیشکر مشاهده می‌شود.

2- در بعضی دیگر از گیاهان بعد از تثبیت کربن در روز مواد فتوسنتزی ابتدا به‌صورت ساکارز، نشاسته یا هر دو در برگ ذخیره شده و در شب مواد فتوسنتزی به‌صورت ساکارز صادر می‌شوند.

از گیاهانی که ذخیره مواد فتوسنتزی در روز به‌صورت ساکارز است می‌توان به گرامینه‌های سه‌کربنه نظیر گندم و جو اشاره کرد که این خود نوعی انطباق اکولوژیکی با محیط است. زیرا این گیاهان مخصوص کشت در نواحی سردی هستند که شب‌ها خنک بوده و به دلیل سرما کارایی آنزیم‌های هیدرولیز نشاسته کاهش می‌یابد. پس از همان ابتدا ذخیره به‌صورت ساکارز می‌باشد، هم‌چنین در شب‌های سرد ساکارز غلظت اسمزی را برای مقابله با سرما افزایش می‌دهد.

از گیاهانی که ذخیره مواد فتوسنتزی در روز به‌صورت نشاسته است می‌توان به اکثر دولپه‌ای‌های سه‌کربنه نظیر لوبیا و بادام‌زمینی اشاره کرد. این گیاهان در شب پس از هیدرولیز نشاسته آن را به‌صورت ساکارز انتقال می‌دهند.

از گیاهانی که ذخیره مواد فتوسنتزی در روز به‌صورت ساکارز و نشاسته می‌باشد، می‌توان به اسفناج و توت‌فرنگی اشاره کرد.

3- در بعضی دیگر از گیاهان نظیر فلفل و سویا نیز حالت بینابینی وجود دارد که طی روز هم ذخیره و هم صادرات مواد فتوسنتزی صورت می‌گیرد.

* نکته: فعالیت آنزیم ساکارز فسفات سنتاز (آنزیم کلیدی در سنتز ساکارز) در گونه‌هایی نظیر گندم و جو که ذخیره

مواد فتوسنتزی به صورت ساکارز است، بالاتر از فعالیت آن در برگ‌های بسیاری از گونه‌های دولپه‌ای ذخیره کننده نشاسته نظیر سویا و بادام زمینی است.

مکانیزم انتقال در آوند آبکش

انتقال مواد در آوند آبکش بر مبنای حرکت توده‌ای یا جریان فشاری است که به نام تئوری مانچ معروف است. بارگیری آوند آبکش سبب افزایش فشار اسمزی عناصر غربالی در محل بافت منبع شده و این منجر به کاهش شدید پتانسیل آب می‌شود.

در پاسخ به این شیب پتانسیل آب، آب از سلول‌های آوند چوبی تحت اثر اسمز وارد عناصر غربالی می‌شود و فشار تورژنسانس (فشار هیدرواستاتیکی) عناصر غربالی در محل منبع افزایش می‌یابد. در انتهای مسیر انتقال، تخلیه آوند آبکشی موجب کاهش فشار اسمزی عناصر غربالی در محل بافت مخزن می‌شود و در نتیجه پتانسیل آب آوند آبکش افزایش می‌یابد. در پاسخ به این شیب پتانسیل آبی نیز آب آوند آبکش را ترک می‌کند و وارد سلول‌های آوند چوبی می‌شود و در نتیجه فشار تورژنسانس (فشار هیدرواستاتیکی) عناصر غربالی در محل مخزن کاهش می‌یابد.

این اختلاف فشار هیدرواستاتیکی بین آوندهای آبکشی منبع و مخزن منجر به حرکت مواد انتقالی آوند آبکشی از محل دارای فشار هیدرواستاتیکی بالا (آوندهای آبکشی منبع) به محل دارای فشار هیدرواستاتیکی پایین (آوندهای آبکشی مخزن) می‌گردد.

* نکته: طبق نظریه مانچ عامل اصلی انتقال در آوند آبکش اختلاف فشار هیدرواستاتیکی است و انتقال قند و مواد محلول در آوند آبکش فرایندی غیرفعال است و قند به صورت غیرفعال همراه با جریان انتقال می‌یابد.

به این مسیر انتقال مواد فتوسنتزی از طریق سیستم آوندی از منبع به مخزن مسیر انتقال طولانی گفته می‌شود. برای انتقال مواد بین منبع و مخزن بایستی یک شیب فشار هیدرواستاتیکی بین منبع و مخزن برقرار باشد.

غلظت مواد فتوسنتزی در مخزن جهت برقراری حفظ شیب بین منبع و مخزن به چند صورت پایین نگه داشته می‌شود:

1- متابولیسم مواد

متابولیسم و ذخیره مواد فتوسنتزی یکی از مهم‌ترین مکانیزم‌های حفظ شیب بین منبع و مخزن است. تبدیل ساکارز به نشاسته یا سایر کربوهیدرات‌ها یکی از روش‌های خارج نمودن ساکارز از سیستم اسمزی است. در غلات وقتی ساکارز وارد دانه می‌شود به نشاسته تبدیل می‌شود.

2- انتقال فعال

مواد در عرض غشاء و با مصرف انرژی انتقال داده می‌شوند و در غلظت‌های بالا نگهداری می‌شوند.

3- هورمون‌ها

هورمون‌ها بر روی انتقال اثرگذار هستند و ممکن است تقاضای مخزن برای دریافت شیره پرورده را افزایش دهند هورمون سیتوکینین دارای چنین خصوصیتی است.

4- تنفس و مصرف مواد فتوسنتزی

تنفس و مصرف مواد فتوسنتزی نیز یکی از مکانیزم‌های حفظ شیب می‌باشد.

5- شرکت در ساختار سلول و سیتوپلاسم

شرکت در ساختار سلول و سیتوپلاسم موجب مصرف مواد فتوسنتزی می‌شود.

6- گیرنده‌های نوری

گیرنده‌های نوری نظیر فیتوکروم در حفظ شیب نقش دارند به‌طور مثال اگر سویا در معرض نور قرار گیرد، انتقال مواد فتوسنتزی به ریشه صورت می‌گیرد ولی نور قرمز دور سبب انتقال مواد فتوسنتزی به ساقه می‌شود.

تسهیم شیره پرورده بین مخزن‌ها

به نحوه توزیع شیره پرورده بین مخزن‌ها تسهیم گفته می‌شود. در مرحله رشد رویشی برگ‌های در حال رشد و مریستم نوک ریشه و ساقه و بافت‌های ساقه‌ای غیرفتوسنتز کننده مخزن‌های اصلی هستند ولی با شروع رشد زایشی، گل‌ها، میوه‌ها و دانه‌ها نیز به مخزن‌ها اضافه می‌شوند.

تسهیم شیره پرورده بین مخزن‌های رقابت‌کننده به چند عامل بستگی دارد:

1- قدرت منبع

2- ماهیت ارتباط آوندی بین منبع و مخزن

3- فاصله بین منبع تا مخزن

4- قدرت مخزن

قدرت منبع

هرچه میزان صدور مواد فتوسنتزی از منبع به مخزن بیش تر باشد قدرت منبع نیز بیش تر است.

ماهیت ارتباط آوندی بین منبع و مخزن

انتقال مواد با ارتباط آوندی مستقیم بین برگ منبع و مخزن تسهیل می شود. به طور مثال مواد فتوسنتزی برگ منبع به سمت برگ های مخزن بالایی که در همان امتداد برگ منبع قرار دارند منتقل می شوند و این برگ های مخزن ارتباط مستقیم تری با برگ منبع دارند و برگ های مخزنی که در یک ردیف نیستند، ارتباط مستقیم کم تری با برگ منبع دارند و در نتیجه شیره پرروده برای رسیدن به برگ مخزن بایستی از اتصالات شعاعی بین عناصر غربالی عبور نمایند.

فاصله بین منبع تا مخزن

هرچه فاصله بین یک مخزن از منبع کم تر باشد مواد فتوسنتزی بیش تری به آن مخزن می رسد و بالعکس.

قدرت مخزن

قدرت مخزن عبارت است از توانایی مخزن در ذخیره مواد متابولیکی و تابعی است از اندازه مخزن و فعالیت مخزن قدرت مخزن تحت تأثیر عوامل محیطی (درجه حرارت)، هورمون ها، سرعت تخلیه آوند آبکش، سرعت جذب شیره پرروده توسط مخزن و میزان اختصاص شیره پرروده به متابولیسم و ذخیره سازی در داخل مخزن قرار می گیرد.

فعالیت مخزن \times اندازه مخزن = قدرت مخزن

فعالیت مخزن عبارت است از سرعت جذب یا ورود مواد فتوسنتزی در واحد زمان و واحد وزن خشک مخزن.

هر اندازه فعالیت های متابولیکی و فیزیولوژیکی داخلی اندام مخزن افزایش یابد. تقاضا برای مواد فتوسنتزی نیز افزایش می یابد و به عبارتی فعالیت مخزن افزایش می یابد و در نتیجه قدرت مخزن زیاد می گردد. (فعالیت مخزن یک فشار فیزیولوژیکی را تحمیل می کند).

اندازه مخزن عبارت است از وزن کل بافت مخزن.

عوامل مختلفی اندازه مخزن را تحت تأثیری قرار می دهند به عنوان مثال تعداد سلول های آندوسپرمی دانه و تعداد دانه های نشاسته (اندازه مخزن یک فشار فیزیکی را تحمیل می کند)

تقاضای مخزن از عوامل محدودکننده عملکرد محسوب می شود. وقتی مواد فتوسنتزی زیاد باشد بسیاری از اندام های گیاه به عنوان مخزن عمل می کنند و اگر فاصله مخزن از منبع زیاد باشد معمولاً سایر مخزن ها کربن ذخیره شده از ذخیره می کنند.

به مسیر متابولیکی که مواد فتوسنتزی در پیش می‌گیرند تخصیص گفته می‌شود. مواد فتوسنتزی ممکن است به فعالیت‌های متابولیکی برگ و نگهداری خود برگ اختصاص یابد و یا در برگ ذخیره و یا این که از برگ صادر شود.

محدودیت منبع و مخزن

برای بررسی محدودیت منبع و یا مخزن یک سری آزمایشاتی صورت گرفته است. از جمله سایه‌اندازی بر روی گیاه، حذف قسمتی از شاخ و برگ، افزایش غلظت دی‌اکسید کربن و حذف برخی از دانه‌های سنبله به‌طور کلی در صورت انجام فتوسنتز کامل ممکن است محدودیت مخزن غالب باشد به‌طور مثال با افزایش شدت نور و یا غلظت دی‌اکسید کربن اگر وزن دانه‌ها افزایش یافت. می‌توان نتیجه‌گیری کرد که از ابتدا محدودیت منبع وجود داشته است که با رفع این محدودیت از طریق افزایش فتوسنتز وزن دانه‌ها افزایش یافته است ولی در صورت عدم تغییر در وزن دانه‌ها محدودیت مخزن صادق خواهد بود. زیرا عرضه شیره پرورده افزایش یافته ولی به دلیل محدودیت مخزن هیچ‌گونه تغییری در وزن دانه‌ها صورت نگرفته است.

در شرایطی که تعدادی از دانه‌های سنبله حذف شوند، اگر وزن نهایی دانه‌های باقی‌مانده افزایش یابد، این نشان‌دهنده رقابت دانه‌ها برای مواد فتوسنتزی در سنبله دست نخورده می‌باشد که در ابتدا نیاز مخزن (دانه‌ها) از طریق عرضه شیره پرورده تأمین نگردیده است ولی با حذف تعدادی از دانه‌های شیره پرورده به دانه‌های باقی‌مانده اختصاص یافته و سبب افزایش وزن نهایی دانه‌های باقی‌مانده می‌شود. پس در این مورد محدودیت منبع وجود داشته است و عدم تغییر وزن دانه‌های باقی‌مانده نشان‌دهنده محدودیت مخزن می‌باشد.

در آزمایش حذف دانه اگر 80 درصد دانه‌ها بعد از گل‌دهی حذف شوند، آن‌گاه محدودیت منبع (SR) عبارت است از:

$$SR = \frac{\text{وزن دانه‌های سنبله‌ای که در آن حذف دانه صورت نگرفته است (شاهد)}}{\text{درصد افزایش وزن بالقوه دانه‌های باقی‌مانده (محدودیت منبع)}}$$

محدودیت منبع (SR) در ارقام قدیمی و کم محصول گندم کم‌تر از ارقام جدید است. زیرا در ارقام جدید با کاهش ارتقاء بوته و افزایش تعداد دانه تقاضای مخزن زیاد شده است ولی فتوسنتز و عرضه شیره پرورده در زمان پر شدن دانه‌ها پایین بوده و هیچ کاری برای افزایش آن صورت نپذیرفته است. SR در ارقام قدیمی حدود 10٪ و در ارقام جدید حدود 20٪ می‌باشد و در حقیقت در ارقام پاکوتاه افزایش تعداد دانه باعث افزایش عملکرد دانه شده است نه اندازه و وزن دانه.

SR با زمان تغییری می‌یابد، به‌گونه‌ای که در ابتدای دوره پر شدن دانه‌ها به دلیل تقاضای شدید دانه‌ها برای مواد فتوسنتزی میزان SR افزایش می‌یابد و به عبارتی منبع محدودکننده است. ولی در پایان مرحله پر شدن دانه‌ها به دلیل

عدم نیاز دانه‌ها به مواد فتوسنتزی SR کاهش می‌یابد و مخزن محدودکننده خواهد بود.

SR با افزایش درجه حرارت افزایش ولی با افزایش شدت نور کاهش می‌یابد زیرا با افزایش درجه حرارت کارایی فتوسنتزی و در نتیجه عرضه شیره پرورده توسط منبع کاهش می‌یابد. افزایش شدت نور نیز سبب افزایش عرضه شیره پرورده شده و محدودیت منبع کاهش می‌یابد.

توزیع مواد فتوسنتزی در مرحله رشد و رویشی و زایشی

در مرحله رشد رویشی ساقه و برگ‌ها برای دریافت مواد فتوسنتزی رقابت می‌کنند و دریافت مواد فتوسنتزی در این دو اندام سبب دریافت نور بیش‌تری می‌شود. این اندام‌ها برای رشد و نمو نیاز به آب و موادغذایی دارند. پس سرمایه‌گذاری برای ریشه نیز مهم می‌باشد. وضعیت توزیع مواد فتوسنتزی به سن اندام‌ها نیز بستگی دارد به گونه‌ای که برگ‌های سویا وقتی به 50٪ سطح نهایی خود برسند دیگر واردات نخواهند داشت و صادرکننده مواد فتوسنتزی خواهند بود.

تبدیل مخزن به منبع در برگ‌ها فرایندی تدریجی است و تمام اندام‌هایی که به‌عنوان منبع هستند، قبل از این که صادرکننده مواد فتوسنتزی باشند، به‌عنوان مخزن محسوب می‌شده‌اند.

زمانی که برگ به 25٪ اندازه نهایی خود رسید، هم زمان با واردات مواد فتوسنتزی سایر نواحی برگ صادرات را شروع می‌کند و برگ وقتی به 40 تا 50 درصد اندازه نهایی رسید به‌طور کامل صادرکننده مواد فتوسنتزی می‌شود. صادرات مواد فتوسنتزی از نوک پهنک و قسمت‌های کناری برگ شروع و به سوی قاعده پیش می‌رود تا در نهایت برگ صادرکننده کامل شود.

در برگ‌هایی که در مرحله رشد سریع هستند و در مراحل اولیه رشد برگ، فعالیت آنزیم‌های تجزیه‌کننده ساکارز نظیر ساکارز سنتاز و اسید اینورتاز بسیار بالاست و این دو آنزیم هیدرولیزکننده، ساکارز را به گلوکز و فروکتوز تجزیه می‌کند. هم زمان با بلوغ و توسعه برگ از نظر فتوسنتز، برگ شروع به ساختن ساکارز جهت صادرات می‌نماید و فعالیت آنزیم ساکارز فسفات سنتاز (SPS) که آنزیم کلیدی در سنتز ساکارز می‌باشد، افزایش می‌یابد و فعالیت آنزیم‌های تجزیه‌کننده ساکارز سنتاز و اسید اینورتاز و هم‌چنین ورود مواد فتوسنتزی به برگ کاهش می‌یابد. افزایش فعالیت آنزیم ساکارز فسفات سنتاز (SPS) عامل مهمی در تعیین نوع برگ از حالت منبع به حالت مخزن می‌باشد.

در مرحله رشد زایشی مقصد زایشی بسیار قوی شده و مقدار مواد فتوسنتزی برای رشد برگ و ساقه و ریشه محدود می‌شود. در گونه‌های رشد محدود نظیر گندم و جو رشد ساقه و برگ در زمان گل‌دهی متوقف می‌شود. ولی در گونه‌های

رشد نامحدود نظیر سویا و لوبیا رشد رویشی و زایشی ممکن است به‌طور هم‌زمان انجام گردد و اندام رویشی و زایشی مدتی با هم رقابت می‌کنند.

شاخص برداشت (HI) harvest Index

شاخص برداشت بیان‌کننده نسبت توزیع مواد فتوسنتزی بین عملکرد اقتصادی و عملکرد بیولوژیک می‌باشد. عملکرد اقتصادی با عملکرد کشاورزی، عملکرد قسمتی از گیاه است که به‌عنوان محصول برداشت می‌شود و دارای ارزش اقتصادی یا کشاورزی است. عملکرد بیولوژیک نیز میزان کل ماده خشک تولیدی توسط گیاه می‌باشد و میزان تجمع ماده خشک در سیستم گیاهی را نشان می‌دهد. پس میزان شاخص برداشت قسمتی از عملکرد بیولوژیک است که عملکرد اقتصادی را تشکیل می‌دهد و تحت عنوان ضریب برداشت، ضریب کارایی یا ضریب جابجایی بیان می‌شود. شاخص برداشت در گیاهانی که کل ماده خشک تولیدی به‌عنوان عملکرد اقتصادی برداشت می‌شود برابر 100 خواهد بود. (نظیر گیاهان علوفه‌ای).

$$\text{شاخص برداشت} = \frac{\text{عملکرد اقتصادی}}{\text{عملکرد بیولوژیک}} \times 100$$

میزان عملکرد اقتصادی را به چند طریق می‌توان افزایش داد:

از طریق افزایش عملکرد بیولوژیکی با فرض ثابت بودن شاخص برداشت و دیگر افزایش سهم عملکرد اقتصادی (شاخص برداشت) و یا هم شاخص برداشت و هم عملکرد بیولوژیکی (هر دو).

شاخص برداشت ارقام جدید گندم بیش‌تر از ارقام قدیمی است به‌گونه‌ای که شاخص برداشت در ارقام جدید گندم حدود 50 درصد است ولی در گندم‌های قدیمی و اولیه حدود 12-15 درصد می‌باشد. شاخص برداشت را می‌توان تا 65 درصد هم افزایش داد ولی در این حالت گیاه با مشکلات ساختاری و ساختمانی مواجه می‌شود. شاخص برداشت مهم‌ترین صفتی است که در جریان تکاملی گیاهان زراعتی به‌وجود آمده است. با تولید گیاهان زراعتی جدید، الگوی توزیع مواد فتوسنتزی به سمت عملکرد اقتصادی تغییر کرده ولی خود بیوماس تغییر چندانی نکرده است و این منجر به افزایش شاخص برداشت و در نتیجه افزایش عملکرد محصول گردیده است.

گل‌دهی زود هنگام، افزایش طول می‌شوند.

محدودیت مخزن سبب کاهش شاخص برداشت می‌شود اما تنش‌های محیطی عملکرد را کاهش و نسبت شاخص برداشت را افزایش می‌دهند چون در شرایط تنش اولویت تسهیم مواد فتوسنتزی به دانه اختصاص می‌یابد و به‌عبارتی راندمان

توزیع مواد فتوسنتزی به سمت دانه افزایش می‌یابد. عواملی نظیر کود نیتروژنه نیز شاخص برداشت را کاهش می‌دهد، زیرا منجر به افزایش رشد رویشی گیاه می‌شوند.

تعداد دانه و اندازه دانه

در گیاهانی نظیر گندم تعداد دانه دو هفته قبل از ظهور گل (گل‌دهی) تعیین می‌شود و هرچه دسترسی گیاه به شیره پرورده در این مرحله بیش‌تر باشد، تعداد دانه نیز بیش‌تر خواهد بود. عوامل و شرایط نامساعد نظیر تنش یا هرگونه محدودیت منبع در این مرحله سبب کاهش تعداد دانه در گیاه خواهد شد ولی براندازه دانه بی‌تأثیر خواهد بود. اندازه دانه 3 تا 4 روز بعد از لقاح تعیین می‌شود و هرچه شیره پرورده و غلظت مواد فتوسنتزی در این مرحله بیش‌تر باشد، اندازه دانه بزرگ‌تر خواهد بود. عوامل و شرایط نامساعد نظیر تنش یا هرگونه محدودیت منبع در این مرحله سبب کاهش اندازه دانه خواهد شد ولی بر تعداد دانه بی‌تأثیر خواهد بود.

انتقال مجدد مواد فتوسنتزی (Remobilization)

انتقال مواد از منطقه‌ای که قبلاً ذخیره شده‌اند به منطقه‌ای دیگر که این مواد مجدداً مورد استفاده قرار بگیرند را انتقال مجدد مواد فتوسنتزی گویند. به عبارتی مواد فتوسنتزی مازاد بر نیاز در مرحله خاصی از نمو به ترکیبات ذخیره‌ای تبدیل می‌شوند و در مراحل بعدی نمو که فتوسنتز تأمین کننده احتیاجات گیاه نیست این مواد مجدداً به قسمت‌های فعال گیاه مثل دانه‌ها منتقل می‌شوند.

انتقال مجدد در مورد ترکیبات آلی و معدنی صورت می‌گیرد به‌عنوان مثال کربوهیدرات‌ها، ترکیبات نیتروژن دار، فسفر و سایر عناصر قابل انتقال در اواخر عمر برگ مجدداً به مقصدهای جاری گیاه منتقل می‌شوند. انتقال مجدد به‌خصوص در شرایط تنش مهم می‌باشد و موجب ثبات رشد اندام‌های زایشی به‌خصوص دانه‌ها می‌شود.

مواد فتوسنتزی مورد نیاز پر شدن دانه

مواد فتوسنتزی مورد نیاز برای پر شدن دانه از سه منبع عمده تأمین می‌شوند که عبارتند از:

1- فتوسنتز جاری برگ

2- فتوسنتز جاری قسمت‌های سبز غیر از برگ

3- انتقال مجدد مواد فتوسنتزی ذخیره شده در سایر اندام‌های گیاه

سهم هر یک از این منابع به گونه گیاهی و شرایط محیطی بستگی دارد. در گیاهانی نظیر گندم و جو فتوسنتز برگ

پرچم، ساقه و سنبله که نزدیک‌ترین منابع به دانه هستند بیش‌ترین سهم را در وزن دانه دارند. هم‌چنین در گندم و جو سهم فتوسنتزی انجام شده قبل از گل‌دهی (انتقال مجدد) 25٪ فتوسنتزی جاری ساقه و برگ 45٪ و فتوسنتز سنبله 30٪ در پر شدن دانه نقش دارند. نقش خشکی در زمان پر شدن دانه موجب کاهش فتوسنتز و در نتیجه کاهش عملکرد می‌شود که در این صورت نیاز به مقصد برای پر شدن دانه از طریق انتقال مجدد مواد فتوسنتزی ذخیره شده صورت می‌گیرد.

در غلات دانه ریز چون سنبله‌ها در قسمت بالای کانوبی و در بهترین شرایط از لحاظ دریافت تشعشع خورشیدی قرار گرفته‌اند، بنابراین فتوسنتز آن‌ها سهم زیادی در پر شدن دانه‌ها خواهد داشت.

گندم‌های اولیه که عملکرد آن‌ها کم‌تر است دارای تقاضای مخزن کم‌تری نسبت به گندم‌های جدید هستند و عملکرد آن‌ها بستگی به فتوسنتز سنبله دارد و سهم برگ در پر شدن دانه ناچیز است. ولی ارقام جدید که عملکرد بیش‌تری دارند مواد فتوسنتزی بیش‌تری از برگ‌های بالایی به دانه اختصاص می‌یابد.

انتقال مواد فتوسنتزی از پوشینه‌ها و برگ پرچم به دانه از زمان پر شدن دانه افزایش می‌یابد و پوشینه‌هایی که به دانه نزدیک‌تر هستند نسبت به برگ پرچم سهم بیش‌تری در پر شدن دانه‌ها دارند. بلال ذرت در وسط ساقه قرار دارد و طی مرحله دانه‌بندی 85٪ مواد فتوسنتزی برگ‌های بالایی به بلال اختصاص می‌یابد و مواد فتوسنتزی برگ‌های پایینی به مصرف رشد ریشه و ساقه و نگهداری برگ‌ها و وزن بلال اختصاص می‌یابد. در ذرت برخلاف سایر غلات دانه‌ریز ممکن است تمام برگ‌ها مقداری از مواد فتوسنتزی خود را به دانه اختصاص دهند. در ارقام جدید ذرت انتقال مجدد مواد فتوسنتزی زیاد می‌باشد و مقاوم به ورس نیز می‌باشند.

نقش ریشک‌ها در پر شدن دانه‌ها

ریشک‌ها سبب افزایش میزان فتوسنتز سنبله می‌شوند. ریشک‌ها سرعت فتوسنتز سنبله را تا دو برابر افزایش می‌دهند، به‌خصوص در مناطق خشک و نیمه‌خشک و در شرایط تنش خشکی منبعی از مواد فتوسنتزی را فراهم می‌کنند. به‌خصوص برای سنبله‌هایی که در قسمت انتهایی سنبله قرار دارند. ریشک‌ها باعث افزایش وزن دانه (وزن هزار دانه) می‌شوند به گونه‌ای که عملکرد گندم‌های ریشک‌دار 12٪ بیش‌تر از گندم‌های بدون ریشک است و حذف ریشک باعث کاهش عملکرد دانه می‌گردد.

ارقام ریشک‌دار غلات دارای وزن 1000 دانه بالاتر ولی تعداد دانه کم‌تری نسبت به ارقام بدون ریشک هستند. هم‌چنین

هوای داخل کانوی ارقام ریشکدار ممکن است خنک‌تر از کانوی بدون ریشک باشد. ارقام ریشکدار نسبت به ارقام بدون ریشک دارای حساسیت کم‌تری به ورس هستند. البته در آب و هوای مرطوب ریشک‌ها به دلیل حساسیت به ورس و بیماری تأثیری بر عملکرد ندارند و در این شرایط با جذب قطرات آب سبب افزایش خسارت بیماری‌ها شده و یا سبب جوانه زدن بذور در سنبله می‌شوند.

* نکته: علت کم بودن عملکرد گیاهان زراعی عمدتاً به‌خاطر محدودیت منبع یا مخزن است. به‌طور کلی هرگاه با تغییر منبع، عملکرد تغییری نکرد می‌توان ادعا کرد که مخزن عامل محدودیت است.

* نکته: اگر با تغییر منبع عملکرد تغییر کرد منبع عامل محدودکننده بوده است که اکثراً در جوامع گیاهی محدودیت منبع وجود دارد و کم‌تر با محدودیت مخزن مواجه هستیم.

انتقال مواد شیمیایی زنبیوتیک (Xenobiotic)

زنبیوتیک به مولکول‌های فعال از نظر بیولوژیکی که در یک موجود زنده بیگانه محسوب می‌شوند اطلاق می‌شود به عنوان مثال:

1- علف‌کش‌ها مانند علف‌کش گلیفوسیت که به دلیل قابلیت انتقال زیاد این ماده در آوند آبکش برای کنترل مؤثر علف‌های هرز دائمی به‌کار می‌رود.

2- مواد تنظیم‌کننده رشد

3- قارچ‌کش و آفت‌کش

تست‌های طبقه‌بندی شده فصل هفتم

1- در آزمایش‌های فیزیولوژیکی گیاهان زراعی و در بررسی شاخص‌های رشدی مهم‌ترین متغیرها کدام است؟

(1) سطح برگ، زمان و درصد کربوهیدرات

(2) وزن خشک و سطح برگ و دروه پر شدن دانه

(3) وزن خشک، شاخص برداشت و راندمان انتقال

(4) وزن خشک، زمان و سطح برگ

2- در جریان انتقال مواد فتوسنتزی گیاه از مبدأ به مقصد:

(1) فرآیند بارگیری آوند آبکش یک فرآیند غیرفعال می‌باشد.

(2) فرآیند بارگیری آوند آبکش یک فرآیند فعال می‌باشد.

(3) فرآیند تخلیه آوند آبکش همواره یک فرآیند فعال می‌باشد.

(4) جریان مواد در داخل آوند آبکش برخلاف شیب غلظت می‌باشد.

3- در جریان تکامل گندم نان محور سنبله (Rachis)،

(1) مقاوم‌تر شده است. (2) شکننده‌تر شده است.

(3) در مواردی مقاوم‌تر و در مواردی شکننده‌تر است. (4) بدون تغییر در استحکام باقی‌مانده است.

4- رقابت بین اندام‌های مختلف گیاه در جذب مواد فتوسنتزی پس از گل‌دهی در کدام گیاه شدیدتر است؟

(1) آفتاب‌گردان (2) ذرت (3) سویا (4) گندم

5- در صورتی که شاخص برداشت مزرعه گندمی 30٪ طول دوره رشد گیاه 120 روز و \overline{CGR} از سبز شدن تا

رسیدگی $20\text{gm}^{-2}\text{day}^{-1}$ باشد، عملکرد دانه تولیدی مزرعه چقدر است؟

(1) $544 \frac{\text{kg}}{\text{h}}$ (2) $720 \frac{\text{kg}}{\text{h}}$ (3) $5440 \frac{\text{kg}}{\text{h}}$ (4) $7200 \frac{\text{kg}}{\text{h}}$

6- رابطه نور با محدودیت Source و Sink چطور است؟

(1) در نور زیاد احتمالاً Source عامل محدودکننده است.

(2) در نور کم احتمالاً Sink عامل محدودکننده است.

(3) در نور زیاد احتمالاً Sink عامل محدودکننده است.

(4) در نور تأثیری بر محدودیت Sink و Source ندارد.

7- در شکل زیر منحنی A و B کدام است و دلیل این مسأله چه می باشد؟



- (1) A = انتقال مواد، B = فتوسنتز، زیرا با کاهش سطح برگ کارایی فتوسنتز سریعاً کاهش می یابد.
- (2) A = رشد، B = فتوسنتز، زیرا با کاهش آب برگ روزنه ها بسته و فتوسنتز سریعاً قطع می گردد.
- (3) A = فتوسنتز، B = انتقال مواد، چون با کاهش آب برگ روزنه ها سریعاً بسته شده و رشد کاهش می یابد در حالی که فتوسنتز همچنان ادامه می یابد.
- (4) A = فتوسنتز، B = رشد، چون با کاهش آب برگ روزنه ها سریعاً بسته شده و رشد کاهش می یابد در حالی که فتوسنتز همچنان ادامه می یابد.

8- کدام نوع قندها در آوند آبکش حل نمی شوند؟

- (1) قندهای احیا نشده مانند گلوکز، فروکتوز، مانوز
- (2) قندهای احیا شده مانند ساکارز، استاکیوز، ورباسکوز
- (3) قندهای احیا نشده مانند گلوکز، ساکارز، مانوز
- (4) قندهای احیا شده مانند گلوکز، فروکتوز

9- شاخص برداشت پایین تر نشان دهنده محدودیت است و یکی از راه های افزایش آن. بالاتر بردن

راندمان است.

- | | |
|---------------------------|--------------------------------|
| (1) sink - فتوسنتز | (2) sink - توزیع مواد فتوسنتزی |
| (3) source - مصرف آب گیاه | (4) source - کوانتوم در گیاه |

10- مقصد فیزیولوژیک (Sink) جایی است که در آن فعالیت متابولیکی و ورود مواد پرورده از

خروج آن هاست.

- | | | | |
|-----------------|---------------|---------------|-------------|
| (1) زیاد-زیادتر | (2) زیاد-کمتر | (3) کم-زیادتر | (4) کم-کمتر |
|-----------------|---------------|---------------|-------------|

11- غلظت مواد قندی در لوله‌های عناصر آبکش گیاه به کدام صورت است؟

- (1) از فصلی به فصل دیگر تغییر می‌کند.
- (2) در روزهای مختلف متفاوت است.
- (3) به شدت و سرعت فتوسنتز و درجه‌ی حرارت بستگی دارد.
- (4) هر سه

12- کدام یک از جملات زیر درباره گندم صحیح است؟

- (1) تعداد دانه در ارقام ریشک‌دار کم‌تر ولی وزن هزار دانه‌ی آن‌ها بیش‌تر است.
- (2) تعداد دانه در ارقام ریشک‌دار بیش‌تر و وزن هزار دانه‌ی آن‌ها نیز بیش‌تر است.
- (3) تعداد دانه در ارقام ریشک‌دار بیش‌تر ولی وزن هزار دانه‌ی آن‌ها کم‌تر است.
- (4) تعداد دانه در ارقام ریشک‌دار کم‌تر و وزن هزار دانه‌ی آن‌ها نیز کم‌تر است.

13- اگر در گیاه فرآیند بارگیری (Loading) مواد فتوسنتزی کاهش یابد، عموماً کدام یک از پدیده‌های زیر

به‌وقوع پیوسته است؟

- (1) کاهش قدرت مخزن
- (2) کاهش در ظرفیت انتقال مواد فتوسنتزی در آوند آبکش
- (3) کاهش قدرت منبع
- (4) کاهش قدرت ذخیره‌سازی مواد فتوسنتزی

14- هر یک از صفات و فرآیندهای سطح برگ، تعداد سلول‌های اندوسپرمی دانه، متابولیسم ساکاروز در دانه،

به ترتیب با کدام یک از اصلاحات زیر مطابقت دقیق‌تری دارد؟

- | | |
|-------------------------------------------|---------------------------------------|
| (1) اندازه منبع، اندازه مخزن، فعالیت مخزن | (2) قدرت منبع، قدرت مخزن، فعالیت مخزن |
| (3) اندازه منبع، فعالیت مخزن، قدرت مخزن | (4) فعالیت منبع، قدرت مخزن، قدرت مخزن |

15- در یک کنوپی گندم دو هفته پس از گل‌دهی، شدت تابش 15٪ افزایش یافته و در نتیجه عملکرد دانه

به‌طور محسوسی افزایش یافته است. این سایه‌انداز با محدودیت روبرو بوده و افزایش عملکرد به

دلیل افزایش بوده است.

- | | |
|----------------------|-------------------------|
| (1) مخزن، تعداد دانه | (2) منبع، وزن هزار دانه |
| (3) منبع، تعداد دانه | (4) مخزن، وزن هزار دانه |

16- در ذرت:

- 1) تنها کاهش تعداد دانه‌ی تشکیل شده در بلال، عملکرد دانه را کاهش می‌دهد.
- 2) کاهش تعداد دانه‌ی تشکیل شده در بلال در مقایسه با کاهش وزن هزار دانه، عملکرد دانه را به‌طور یکسان کاهش می‌دهد.
- 3) کاهش تعداد دانه‌ی تشکیل شده در بلال در مقایسه با کاهش وزن هزار دانه، عملکرد دانه را کم‌تر کاهش می‌دهد.
- 4) کاهش تعداد دانه‌ی تشکیل شده در بلال در مقایسه با کاهش وزن هزار دانه، عملکرد دانه را بیش‌تر کاهش می‌دهد.

17- در گندم پتانسیل تعداد دانه در سنبله و تعداد سلول‌های آندوسپرم دانه تعیین می‌شود.

- 1) پس از گل‌دهی - پس از گل‌دهی
- 2) پس از گل‌دهی - پیش از گل‌دهی
- 3) پیش از گل‌دهی - پیش از گل‌دهی
- 4) پیش از گل‌دهی - پس از گل‌دهی

18- سرعت تخلیه کربن بعد از جذب آن توسط برگ در کدام‌یک از گیاهان زیر بیش‌تر است؟

- 1) آفتاب‌گردان
- 2) ذرت
- 3) سویا
- 4) سورگم

19- براساس تحقیقات انجا شده در شرایط غیرتنش، سهم فتوسنتز انتقال مجدد - فتوسنتز جاری ساقه و

برگ - فتوسنتز سنبله. در عملکرد نهایی گندم چگونه است؟

- 1) سهم انتقال مجدد از همه بیش‌تر است.
- 2) سهم فتوسنتز سنبله از همه بیش‌تر است.
- 3) سهم فتوسنتز جاری ساقه و برگ از همه بیش‌تر است.
- 4) سهم همه یکسان است.

20- کدام‌یک از جملات زیر در مورد حرکت مواد در آوندها نادرست می‌باشد؟

- 1) نیروی انتقال مواد در آوندهای چوبی و آوندهای آبکش از طریق تعرق حاصل از برگ‌ها تأمین می‌گردد.
- 2) حرکت مواد در آوندهای چوبی یک طرفه و از پایین به بالا می‌باشد که عامل اصلی آن تعرق است.
- 3) مواد در آوندهای آبکش دارای حرکت دوطرفه هستند، یعنی هم از بالا به پایین و هم از پایین به بالا.
- 4) در آوندهای چوبی و آبکش، ارتباط‌های جانبی وجود دارد که انتقال جانبی مواد را تا اندازه‌ای فراهم می‌کند.

21- یک رقم گندم علی‌رغم تولید بیوماس بالا، شاخص برداشت پایینی دارد. علت آن است.

- 1) CGR پایین و محدودیت مبدأ
- 2) NAR پایین و محدودیت مبدأ
- 3) NAR پایین و محدودیت مخزن
- 4) نامطلوب بودن توزیع مواد فتوسنتزی و محدودیت مخزن

22- در تحقیقات انجام شده روی گندم وجود رابطه صحیح مقدار و سهم هر یک از مبداهای فتوسنتزی

مختلف (در حالت غیر تنش) در عملکرد نهایی دانه کدام است؟

- 1) انتقال مجدد > فتوسنتز جاری ساقه و برگ > فتوسنتز سنبله
- 2) انتقال مجدد > فتوسنتز سنبله > فتوسنتز جاری ساقه و برگ
- 3) فتوسنتز سنبله > انتقال مجدد > فتوسنتز جاری ساقه و برگ
- 4) فتوسنتز جاری ساقه و برگ > فتوسنتز سنبله > انتقال مجدد

23- میزان بزرگی دانه به وجود آمده روی یک بوته جو را کربوهیدرات تولید شده در روزهای تعیین

می کند.

- | | |
|-----------------------|-----------------------|
| 1) بعد از گرده افشانی | 2) رشد سریع دانه |
| 3) پایان رشد دانه | 4) قبل از گرده افشانی |

24- نحوه انتقال کربوهیدراتها از محل تولید به محل مصرف در بافت‌های گیاهی به شکل است.

- | | | | |
|------------|------------|----------|-----------|
| 1) ساکاروز | 2) فروکتوز | 3) گلوکز | 4) نشاسته |
|------------|------------|----------|-----------|

25- سرعت انتقال مواد در کدام یک بیش تر است؟

- | | | | |
|---------|----------------|---------|----------|
| 1) ارزن | 2) آفتاب گردان | 3) سویا | 4) سورگم |
|---------|----------------|---------|----------|

26- در آندوسپرم دانه گندم 10 روز بعد از گل دهی مقدار کدام یک بیش تر است؟

- | | | | |
|------------|-----------|-----------------------|-----------|
| 1) پنتوزها | 2) ساکارز | 3) قندهای احیاء کننده | 4) نشاسته |
|------------|-----------|-----------------------|-----------|

27- شاخص برداشت در گیاهان علوفه‌ای است.

- | | |
|----------------------------|---------------------------|
| 1) بیش از گیاهان دانه‌ای | 2) کم تر از گیاهان روغنی |
| 3) کم تر از گیاهان دانه‌ای | 4) کم تر از گیاهان الیافی |

28- در کدام فرآیند، منابع ثانویه مصداق پیدا می کنند؟

- | | |
|----------------------|---------------------|
| 1) انتقال مجدد | 2) انتقال فعال |
| 3) انتقال داخل سلولی | 4) انتقال بین سلولی |

29- مواد پرورده داخل آوند آبکش است و با بریدن شاخه مواد آن

- 1) پیوسته - به طرف ریشه برمی گردد.
 - 2) ناپیوسته - قطع می شود.
 - 3) تحت فشار - به بیرون تراوش می کند.
 - 4) تحت مکش، به داخل کشیده می شود.
- 30- بالا بودن تولید ماده خشک گیاهی و پایین بودن شاخص برداشت نشان دهنده است.

- 1) بالا بودن تنفس نوری
- 2) نامطلوب بودن توزیع مواد فتوسنتزی و محدودیت مخازن
- 3) بالا بودن هزینه های تنفسی گیاه
- 4) عدم توازن بین مواد پرورده ذخیره شده و قدرت انتقال مجدد گیاه

پاسخ تشریحی تست‌های طبقه‌بندی شده فصل هفتم

1- گزینه‌ی «4» صحیح است.

در آزمایشات فیزیولوژیی اساساً وزن خشک، زمان و سطح برگ مهم‌ترین پارامترهایی هستند که جهت محاسبه آنالیزهای رشد کاربرد دارند.

2- گزینه‌ی «2» صحیح است.

فرآیند بارگیری، فرآیندی است که برخلاف شیب غلظت صورت می‌گیرد پس بنابراین فرآیندی فعال محسوب می‌شود/

3- گزینه‌ی «1» صحیح است.

در جریان تکامل محور سنبله مقاوم‌تر می‌شود و از ریزش زیادی جلوگیری می‌گردد.

4- گزینه‌ی «3» صحیح است.

زیرا سویا گاهی با رشد نامحدود است که بین رشد رویشی اندام‌ها و رشد زایشی آن رقابت وجود دارد.

5- گزینه‌ی «4» صحیح است.

$120d = \text{طول دوره رشد}$

$HI = 0/3$

$$CGR = \frac{\Delta W}{\Delta t} = 20 = \frac{\Delta W}{120} \Rightarrow \Delta W = 2400gr^{-2} = 24000kgha^{-1}$$

$$HI = \frac{\text{عملکرد اقتصادی}}{\text{عملکرد بیولوژیکی}} = 0/3 \Rightarrow \text{عملکرد دانه} = 72000kgha^{-1}$$

6- گزینه‌ی «3» صحیح است.

در نور زیاد به دلیل اینکه فتوسنتز به مقدار زیاد انجام می‌گیرد. بنابراین احتمال کمبود مواد فتوسنتزی یا محدودیت منبع (Source) وجود ندارد. بنابراین به احتمال زیاد عامل محدودیت مخزم (Sink) می‌باشد.

7- گزینه‌ی «4» صحیح است.

اولین اثر ناشی از کاهش پتانسیل آب، کاهش رشد طولی سلول است و سپس فرآیندهای دیگری مثل بسته شدن روزنه‌ها و کاهش فتوسنتز ایجاد می‌شود.

8- گزینهی «4» صحیح است.

قندهای احیاکننده نظیر گلوکز فروکتوز در آوندهای آبکشی غیرمحلول بوده و منتقل نمی‌شود.

9- گزینهی «2» صحیح است.

شاخص برداشت پایین‌تر نشان دهنده محدودیت مخزن یا sink است و یکی از راه‌های افزایش آن، بالاتر بردن راندمان توزیع مواد فتوسنتزی است، یعنی اینکه اولویت تسهیم مواد فتوسنتزی به جای اندام رویشی بایستی به دانه‌ها اختصاص یابد.

10- گزینهی «1» صحیح است.

مقصد فیزیولوژیک (sink) جایی است که در آن فعالیت متابولیکی (نظیر سوخت و ساز ساکارز وارداتی) زیاد بوده و ورود مواد پرروده بیش‌تر از خروج آن‌ها می‌باشد.

11- گزینهی «4» صحیح است.

غلظت مواد قندی در لوله‌های عناصر آبکش گیاه به شدت و سرعت فتوسنتز بستگی داشته و با تغییرات درجه حرارت در روزهای مختلف سال و از فصلی به فصل دیگر تغییر می‌کند.

12- گزینهی «1» صحیح است.

در ارقام ریشک‌دار، ریشک‌ها باعث افزایش وزن هزار دانه می‌شوند، ولی تعداد دانه در آن‌ها نسبت به ارقام بدون ریشک کم‌تر است.

13- گزینهی «3» صحیح است.

کاهش سرعت بارگیری مواد فتوسنتزی از مبدأ به سلول‌های آبکش منجر به کاهش قدرت مخزن خواهد گردید.

14- گزینهی «1» صحیح است.

برگ به عنوان اندام فتوسنتزی گیاه یا منبع محسوب می‌شود و در نتیجه سطح برگ نشان دهنده اندازه منبع خواهد بود. تعداد سلول‌های آندوسپرمی دانه نیز یکی از عوامل تعیین‌کننده اندازه دانه یا اندازه مخزن می‌باشد و متابولیسم ساکارز در دانه نیز باعث افزایش سرعت جذب یا ورود مواد فتوسنتزی به مخزن می‌شود و میزان تقاضا برای دریافت مواد فتوسنتزی در دانه را افزایش می‌دهد و به عبارتی فعالیت مخزن را افزایش می‌دهد.

15- گزینه‌ی «2» صحیح است.

از آنجایی که افزایش شدت تابش سبب افزایش عملکرد دانه گردیده است. بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که از همان ابتدا و قبل از افزایش شدت تابش، سایه‌انداز با محدودیت نور و کاهش فتوسنتز (محدودیت منبع) روبرو بوده که با افزایش شدت نور این محدودیت برطرف شده است. همچنین چون افزایش شدت نور دو هفته پس از گل‌دهی بوده، پس در این تاریخ تعداد دانه‌ها مشخص گردیده و افزایش شدت تابش تنها از طریق افزایش وزن هزار دانه باعث افزایش عملکرد دانه گردیده است.

16- گزینه‌ی «4» صحیح است.

اهمیت اجزای عملکرد دانه ذرت از نظر حساسیت به شرایط محیطی به ترتیب زیر هستند:
تعداد دانه در ردیف، تعداد بلال در واحد سطح، وزن (متوسط) هر دانه، تعداد ردیف در هر بلال

17- گزینه‌ی «4» صحیح است.

در گیاهان نظیر گندم تعداد دانه در سنبله دو هفته قبل از گل‌دهی تعیین می‌شود و در این مرحله دسترسی بیش‌تر سنبله به شیره پرورده سبب افزایش تعداد دانه خواهد شد. تعداد سلول‌های آندوسپرمی و تعداد دانه‌های نشاسته نیز پس از گل‌دهی (3 تا 4 روز بعد از لقاح تعیین می‌شود و هرچه شیره پرورده و غلظت مواد فتوسنتزی در این مرحله بیش‌تر باشد، اندازه دانه بزرگ‌تر خواهد بود.

18- گزینه‌ی «2» صحیح است.

ذرت گیاهی C_4 و سریع‌الرشد است و پس از جذب کربن توسط برگ بلافاصله آن را تخلیه و صادر خواهد کرد. یکی از دلایل بالا بودن عملکرد ذرت نیز همین نحوه‌ی الگوی تخصیص مواد فتوسنتزی می‌باشد.

19- گزینه‌ی «3» صحیح است.

تحقیقات نشان داده که در عملکرد نهایی گندم سهم انتقال مجدد 25٪ فتوسنتز جاری ساقه و برگ 45٪ و فتوسنتز سنبله 30٪ است.

20- گزینه‌ی «1» صحیح است.

نیروی انتقال مواد در آوندهای چوبی از طریق کانال تعرق حاصل از برگ‌ها تأمین می‌گردد، ولی در آوندهای آبکش انتقال مواد به‌صورت حرکت توده‌ای یا جریان فشاری است و براساس شیب فشار هیدرواستاتیکی بین منبع و مخزن است.

21- گزینه‌ی «4» صحیح است.

اگر گیاهی دارای CGR و NAR کمی باشد بالتبع بیوماس تولیدی آن نیز کم است ولی کمی شاخص برداشت به علت کوچکی اندام مخزن (دانه) و یا عدم توزیع مناسب مواد فتوسنتزی به طرف اندام مخزن یعنی دانه‌هاست.

22- گزینه‌ی «2» صحیح است.

تحقیقات نشان داده است که در حالت غیرتنش در گندم و جو سهم فتوسنتز جاری ساقه و برگ 45٪، فتوسنتز سنبله 30٪ و انتقال مجدد 25٪ در پر شدن دانه نقش دارند.

23- گزینه‌ی «1» صحیح است.

میزان زرگی دانه در جو بعد از گرده افشانی تعیین می‌شود.

24- گزینه‌ی «1» صحیح است.

ساکارز متداول‌ترین کربوهیدرات محلول انتقالی در عناصر غربالی بافت‌های گیاهی است که از محل تولید به محل مصرف منتقل می‌شود.

25- گزینه‌ی «4» صحیح است.

سورگوم به عنوان یک گیاه C_4 دارای سرعت رشد بالایی است. برگ‌های گیاهان C_4 دارای تبادل CO_2 زیادتر، نسبت سطح مقطع آوند آبکشی به سطح برگ بیشتر و سرعت انتقال زیادتری نسبت به گیاهان C_3 هستند.

26- گزینه‌ی «2» صحیح است.

در ابتدای پر شدن دانه میزان کربوهیدرات‌های انتقالی دانه نظیر ساکارز بالاتر می‌باشد، ولی در انتهای دوره پر شدن دانه مقدار کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای نظیر نشاسته افزایش می‌یابد.

27- گزینه‌ی «1» صحیح است.

شاخص برداشت عبارت است از نسبت عملکرد اقتصادی به عملکرد بیولوژیک یک گیاه، در گیاهانی نظیر گیاهان علوفه‌ای که کل ماده خشک تولیدی به عنوان عملکرد اقتصادی برداشت می‌شود برابر 100 خواهد بود.

28- گزینه‌ی «1» صحیح است.

انتقال مواد از منطقه‌ای که قبلاً ذخیره شده‌اند (منابع ثانویه) به منطقه دیگر که مجدداً مورد بهره‌برداری قرار می‌گیرد، را انتقال مجدد می‌گویند.

29- گزینه‌ی «3» صحیح است.

در عناصر و لوله‌های غربالی آوندهای آبکش فشار تورژسانس داخلی مثبت وجود دارد و اگر عناصر و لوله‌های غربالی در اثر صدمه، قطع یا سوراخ شود این فشار هیدروستاتیکی کاهش می‌یابد و سبب حرکت مواد انتقالی موجود در عناصر غربالی به سوی منطقه آسیب دیده می‌شود و ممکن است مقادیر زیادی از شیره پرورده و مواد انتقالی آوند آبکشی به بیرون تراوش شود.

30- گزینه‌ی «2» صحیح است.

کم بودن شاخص برداشت و بالا بودن ماده خشک گیاهی نشان دهنده این موضوع است که مخازن گیاه (در دانه) قدرت کافی برای جذب شیره پرورده را نداشته و این مواد به اندام غیراقتصادی تجمع پیدا کرده‌اند و در واقع عملکرد بیولوژیک را افزایش داده‌اند.

فصل هشتم – هورمون و ویتامین‌های گیاهی

رشد و نمو گیاهی تحت کنترل دو دسته عوامل داخلی قرار دارد، عوامل غذایی همانند هیدرات‌های کربن، پروتئین، چربی و دیگر مواد خام معدنی برای رشد ضروری است (استفاده درست از این مواد تحت کنترل یک سری مواد شیمیایی خاصی است که به آن‌ها هورمون و ویتامین می‌گویند).

در تعریف هورمون عبارت از آن سری مواد آلی غیرغذایی است که توسط گیاه در غلظت بسیار کم تولید می‌شود و باعث افزایش، کاهش و تغییر رشد و نمو گیاه می‌گردد. محل ساخت هورمون از محل عمل آن متفاوت است. به عبارت دیگر هورمون در یک قسمت از گیاه ساخته می‌شود و در قسمتی دیگر به مصرف می‌رسد.

ویتامین هم از بسیاری جهات به هورمون شباهت دارد، آن‌ها نیز نوعی مواد آلی گیاهی بوده که در غلظت‌های پایین فعال هستند. اما به نظر می‌رسد که ویتامین‌ها در همان محلی که تولید می‌گردد مصرف می‌شود و نیاز به جابه‌جایی ندارند. البته این نظر همواره صادق نیست. برای مثال تیامین یک نوع ویتامین ب کمپلکس است. این ویتامین در شاخه‌ها تولید شده ولی به ریشه می‌رود و در آنجا مصرف می‌شود.

بیش‌تر ویتامین‌ها به تنهایی دارای فعالیت فیزیولوژیکی نیستند بلکه در ارتباط با آنزیم‌ها فعال می‌شوند. حال آن‌که هیچ یک از هورمون‌های شناخته شده به عنوان کوفاکتور آنزیم عمل نمی‌کنند.

گیاهان دارای پنج گروه هورمونی به نام اکسین، جیبرلین، سایتوکنین، اسید آبسازیک و اتیلن هستند. علاوه بر اینها گیاهان فلوروژین و ورنالین هم می‌سازند. این دو هورمون اخیر تاکنون استخراج نشده‌اند. متخصصان علوم شیمیایی انواعی از مواد مشابه به هورمون‌های گیاهی را تولید نمودند که اثرات فیزیولوژیکی آن‌ها بر روی گیاهان همانند هورمون‌های طبیعی است. به هورمون‌هایی که به صورت صنعتی (مصنوعی) و طبیعی تولید می‌شوند، تنظیم کننده‌های رشد و یا مواد رشد گیاهی گفته می‌شود.

اکسین‌ها

وجود ماده‌ای که امروزه آن را اکسین می‌نامند برای اولین بار توسط چارلز داروین در سال 1881 گزارش گردید. او متوجه شد که کلئوپتیل علف قناری به سمت نور خم می‌شود و اگر نوک کلئوپتیل بریده شود، خمیدگی صورت نمی‌گیرد. بنابراین به نظر رسید که بعضی از مواد موجود در کلئوپتیل به سمت پایین حرکت می‌نماید و موجب خمیدگی آن می‌شود. با این وجود، اکسین برای اولین بار در کلئوپتیل یولاف کشف شد. در بذور یولاف جوانه زده اولین

بخش رشد کرده به سمت بالا به صورت استوانه‌ای شکل بوده و کلئوپتیل نام دارد. کلئوپتیل برگ‌های اولیه و نوک ساقه را در برمی‌گیرد. پس از مدت کوتاهی برگ‌های اولیه و نوک ساقه از کلئوپتیل بیرون می‌آیند. در مورد سایر گیاهان تیره گرامینه (گندمیان) همانند گندم، جو، برنج و غیره نیز کلئوپتیل مشابهی وجود دارد.

کلئوپتیل یولاف در شرایط تاریکی بین 6-7 سانتی‌متر رشد می‌کند. در واقع تقسیمات سلولی در کلئوپتیل بعد از 2 سانتی‌متر متوقف می‌شود و بقیه رشد (4-5 سانتی‌متر دیگر) به دلیل بزرگ (طویل) شدن سلول‌ها است.

اگر 2-3 میلی‌متر از انتهای کلئوپتیل بریده شود، رشد متوقف می‌شود. اگر قسمت بریده شده بر روی قسمت اصلی برگردانده شود رشد کلئوپتیل مجدداً آغاز می‌شود. اینکه کلئوپتیل بریده شده یک تک گیاه برای رشد مجدد باید بر روی همان گیاه برگردد ضرورتی نداشته بلکه هر کلئوپتیل گیاه دیگر نیز می‌تواند در ادامه رشد مؤثر باشد.

اگر در جاگذاری، به‌طور قرینه کلئوپتیل بر روی قسمت بریده شده قرار نگیرد، رشد گیاهک نیز به صورت غیرقرینه خواهد بود. در این حالت طرفی که کلئوپتیل به آن چسبیده است رشد بیش‌تری نموده و به همین دلیل، کلئوپتیل خمیده می‌شود. پس می‌توان نتیجه گرفت که در نوک کلئوپتیل نوعی محرک تولید می‌شود. این محرک برای رشد کلئوپتیل ضروری است. علاوه بر این محرک به سمت پایین حرکت می‌کند و رشد را موجب می‌شود. محرکی که کلئوپتیل تولید می‌نماید نوعی هورمون طبیعی است و به اکسین معروف است اسید ایندول استیک.

در سال 1928 ونت نشان داد که اکسین موجود در نوک کلئوپتیل را می‌توان در یک لایه نازکی از یک قطعه آگار جمع‌آوری نمود. حال اگر کلئوپتیل گیاه بریده شود و به جای آن بلوک آگار قرار گیرد، در رشد گیاه هیچ‌گونه تغییری رخ نمی‌دهد. باید توجه نمود که مقدار اکسین قابل جمع‌آوری در این روش بسیار ناچیز است.

در ادامه کار گوگل در سال 1934 گزارش نمود که سه نوع اکسین را از اوره انسان استخراج نموده است. او اکسین‌های استخراج شده را به اسکین و هتروکسین نام‌گذاری نمود. چندی بعد مشخص گردید که چنین اکسین‌هایی در اوره انسان وجود ندارد. پس از آن در سال 1946 توسط فردی به نام اسمیت هورمون اکسین به‌صورت خالص از قارچ رایزوپوس و اندوسپرم ذرت استخراج شد. به تدریج وجود اکسین در تمام گیاهان اعم از قارچ‌ها، جلبک‌ها، گیاهان بازدانه و نهاندانه گزارش گردید.

اکسین طبیعی

آنچه مشخص است گیاهان تنها یک نوع اکسین به نام اسید ایندول 3-استیک IAA تولید می‌کنند. با این حال گیاهان

ترکیبات ایندولی دیگری همانند اسید ایندول پیروویک، ایندول استونیتریل و ایندول استالدئید نیز دارند. این ترکیبات تا زمانی که به IAA تبدیل نشوند نمی‌توانند اثرات اکسینی خود را آشکار نمایند.

اکسین‌های صنعتی

اکسین مصنوعی از اکسین طبیعی مؤثرتر می‌باشد. اکسین‌های صنعتی قادر هستند خاصیتی مشابه با اکسین‌های طبیعی در گیاه به وجود آورند. از آنجایی که این اکسین‌ها در گیاه ساخته نمی‌شوند به همین دلیل به آن‌ها اکسین‌های صنعتی می‌گویند. از مهم‌ترین اکسین‌های صنعتی می‌توان اسید ایندول بوتیریک IBA اسید نفتالین استیک 4NAA، 2-اسید دیکلروفنوکسی استیک 4-D، 2 و اسید پاراکلروفنوکسی استیک را نام برد. اکسین‌های صنعتی از اکسین طبیعی مؤثرتر هستند. زیرا وقتی IAA در گیاه غیرفعال می‌شود اکسین‌های صنعتی پایدار بیش‌تری از خود نشان می‌دهند.

مشخصات شیمیایی اکسین

ماده‌ای می‌تواند به صورت یک اکسین در گیاه عمل نماید که آن ماده دارای حلقه شیمیایی غیراشباع، گروه کربوکسیلیک، حداقل دارای یک اتم کربن بین حلقه و گروه کربوکسیلیک موجود و در نهایت دارای یک بار منفی و مثبت با فاصله 5/5 انگستروم باشد.

مواد ضد اکسینی

تعدادی از مواد وجود دارند که در صورت استفاده از آن‌ها بر روی گیاهان، اثرات اکسین‌ها را خنثی می‌کنند. این‌گونه مواد را در اصطلاح مواد ضد اکسین می‌گویند. برای مثال 2، 4؛ دی کلزونایزول یک نوع مواد ضد اکسین است. به طور کلی این مواد در محلی که اکسین باید عمل نماید، اثر آن را خنثی می‌کند.

بیوستنز اکسین

در گیاهان عالی، بیش‌تر اکسین در نوک کلئوپتیل و نوک ساقه تولید می‌شود، با این حال در برگ‌ها، جوانه‌های گل، میوه‌ها، بذور، دانه‌ای گرده جوانه‌زده و گره‌های ریشه (بقولات) نیز اکسین تولید می‌شود.

سنتز اسید ایندول استیک از اسید آمینه تریپتوفان آغاز می‌شود به طور کلی دو نوع مسیر تولید شناخته شده است. در یک مسیر ابتدا تریپتوفان به اسید ایندول پیرووک و در مسیر دیگر تریپتوفان به تریپتامین تبدیل می‌شود. در هر دو مسیر ایندول استالدئید در نهایت پس از اکسیده شدن به اسید ایندول استیک تبدیل می‌شود.

بیوسنتز این اکسین تحت تأثیر عوامل متعددی قرار دارد. در شرایط نور اکسین بیش تر در مقایسه با شرایط تاریکی ایجاد می‌شود. گیاهان در فصل زمستان اکسین کم‌تری در مقایسه با فصل بهار تولید می‌کنند. همچنین گیاهان جوان، اکسین بیش‌تری تولید نموده و ظرفیت تولید با افزایش سن گیاه کاهش می‌یابد.

انتقال اکسین

اکسین تنها در یک مسیر (حرکت قطبی) در درون کلئوپتیل و ساقه حرکت می‌کند. به‌طور کلی حرکت اکسین از طرف بالا به پایین گیاه صورت می‌گیرد اما در ریشه انتقال اکسین از پایین به طرف بالا انجام می‌شود. حرکت اکسین به طرف پایین را بیسی پتال و حرکت اکسین به طرف بالا را آکروپتال می‌گویند. اکسین در بافت‌های زنده‌ای همانند پارانسیم و آبکش جریان می‌یابد.

حرکت اکسین نیاز به انرژی متابولیکی دارد و بدون صرف انرژی اکسین امکان‌پذیر نیست. بنابراین آن دسته از موادی که برروی فعالیت متابولیکی گیاه اثر بازدارندگی دارند (همانند سیاتیدها و دی نیتروفنل) برروی فعالیت اکسین نیز اثر منفی می‌گذارد. غلظت اکسیژن در نوک ساقه بالا و به تدریج به طرف پایین از غلظت آن کاسته می‌شود در نتیجه قسمت‌های پایین ساقه دارای حداقل میزان اکسین هستند.

در تولید مداوم اکسین توسط گیاه، غلظت آن در گیاه افزایش یافته و ممکن است به حد بالاتر از میزان مطلوب برسد. در این شرایط گیاه باید دارای مکانیسمی باشد تا بتواند اکسین‌های اضافی را غیرفعال نماید. این کار ممکن است به سه طریق انجام شود:

- 1- ممکن است اکسین در حضور نور اکسیده شود (فنواکسیداسیون)
- 2- ممکن است اکسین توسط آنزیم اسید ایندول استیک اکسیداز اکسیده شود.
- 3- ممکن است اکسین با ترکیبات خاصی همانند گلوکز یا اسیدهای آمینه پیوند خورده و تشکیل ترکیبات پیچیده غیرفعال را بنماید.

آزمون حیایت (زی‌سنجی) اکسین

چون اکسین و مواد هورمونی دیگر به مقدار بسیار کمی در گیاهان وجود دارند به همین دلیل شناسایی و تشخیص آن‌ها از روش‌های شیمیایی امکان‌پذیر نیست. بنابراین در شناسایی آن‌ها از بعضی گیاهان یا قسمت‌های گیاهی استفاده می‌شود (روشی را که با استفاده از اندام زنده گیاه برای اندازه‌گیری فعالیت هورمون‌ها به کار می‌رود به بیواسی یا آزمون

حیاتی معروف است.) شایع‌ترین روش آزمون حیاتی برای اکسین، آزمون خمش کوانتوپتیل یولاف، آزمون رشد مستقیم کولتوپتیل یولاف و آزمون توقف رشد ریشه گیاه ترتیزک (شاهی) است.

گیاه موردنظر را در حلال‌های آلی مثل استون خرد می‌کنند و سپس عصاره حاصله بعد از خالص‌سازی، کروماتوگرافی می‌شود. مواد جدا شده بر روی کروماتوگرافی به نسبتی رقیق شده و بر روی یکی از گیاهان به کار برده می‌شود. نتایج حاصل از یک گیاه ناشناخته با نتایج موجود در اکسین مقایسه و به این ترتیب میزان اکسین موجود در اندام گیاه موردنظر تخمین زده می‌شود.

نقش فیزیولوژیکی اکسین

1- رشد کلتوپتیل و ساقه

اساس کشف اکسین در واقع به قدرت رشد و طولی شدن سلول‌ها در کلتوپتیل یولاف مربوط است. امروزه مشخص است که کاربرد اکسین بر روی رشد کولتوپتیل سایر غلات همانند ذرت، گندم و غیره نیز مؤثر است. وقتی که بر روی گیاه یولافی که انتهای کلتوپتیل آن بریده شده، اکسین اضافه شود رشد کلتوپتیل همچنان ادامه می‌یابد. در حالت فوق، اکسین باعث طولی شدن سلول‌های کلتوپتیل شده و در نتیجه آن کلتوپتیل طولی می‌شود.

2- طولی شدن سلول

در هر جایی که اکسین باعث طولی شدن سلول گردد، نرمی و انعطاف‌پذیری دیواره سلول نیز افزایش می‌یابد. این انعطاف‌پذیری به دلیل:

- حل شدن مواد دیواره سلولی

- شکستن پیوندهای شیمیایی بین سلول‌ها و سایر مواد دیواره.

- شناخته شدن مواد جدید و داخل شدن آن‌ها در ساختار دیواره سلولی موجود انجام می‌شود.

در اثر عوامل فوق آب بیش‌تری جذب شده و واکوئل‌ها بزرگ می‌شوند و دیواره سلول کشیده و طولی می‌شود.

3- رشد ثانویه

پژوهش‌های انجام شده بر روی گیاه آفتابگردان نشان می‌دهد که با قطع نوک شاخه آن تولید اکسین نیز متوقف می‌شود. در چنین شرایطی گیاه بذری قادر به انجام رشد ثانویه نیست. اگر به گیاه موصوف اکسین رسانده شود، رشد و تشکیل کامبیوم ثانیه ادامه می‌یابد. بنابراین اکسین رشد ثانویه یا رشد قطری ساقه را نیز کنترل می‌نماید.

4- ریشه‌زایی قلمه‌ها

قلمه گیاهانی مثل رز، داودی، شمعدانی، ختمی و بعضی گیاهان دیگر در خاک مرطوب به آسانی ریشه‌های نابجا تولید می‌کنند. تشکیل ریشه در زمانیکه برگ یا جوانه‌ای بر روی قلمه موجود باشد، تسهیل می‌شود. نظر بر این است که هورمونهای تولید شده در برگها و جوانه‌ها به سمت پایین سرازیر شده و موجب ریشه‌زایی در بخش پایین قلمه می‌شود. استفاده از هورمونهای مصنوعی همانند NAA, IBA در ریشه‌زایی قلمه‌ها بسیار موثر است. با کاربرد اکسین نه تنها بیشتر قلمه‌ها ریشه‌دار می‌شوند بلکه تعداد ریشه‌ها نیز در هر قلمه افزایش می‌یابد. به همین دلیل کاربرد اکسین، در ازدیاد رویشی درختان میوه و سبزیجات گسترش فراوانی یافته است. اکسین‌ها مصنوعی به دلیل پایداری زیاد، بسیار موثرتر از اکسین طبیعی است. با این وجود اکسین‌ها قادر به تحریک ریشه‌زایی در تعدادی از گونه‌ها مثل انبه، و کالپتوس و غیره نیستند.

5- غالبیت انتهایی

در بعضی گیاهان مثل آفتابگردان، تا زمانیکه ساقه اصلی به رشد خود ادامه می‌دهد، شاخه‌های نابجا شده نمی‌کنند. اما وقتی که ساقه اصلی به گل آذین ختم و یا نوک آن بریده شود، تاثیر بازدارندگی انتهایی بر روی جوانه‌های جانبی از بین می‌رود و جوانه‌های جانبی به صورت شاخه رشد می‌نمایند. به پدیده‌ای که در آن تحت تاثیر جوانه انتهایی از رشد جوانه‌های جانبی جلوگیری می‌شود، غالبیت انتهایی می‌گویند.

غالبیت انتهایی بدلیل اکسینی است که در نوک شاخه تولید و به طرف پایین حرکت و در نهایت به جوانه‌های جانبی می‌رسد. در این حالت غلظت اکسین در جوانه‌های جانبی بیش از حد افزایش می‌یابد در نتیجه این افزایش، رشد جوانه‌های جانبی و تبدیل آنها به شاخه متوقف می‌شود. و وقتی که نوک ساقه قطع و یا به گل آذین منتهی می‌شود، از میزان اکسیژن ذخیره شده در جوانه‌های جانبی به تدریج کاسته شده و تبدیل به شاخه می‌شوند. در بسیاری مواقع اکسین به تنهایی مسئول ایجاد غالبیت انتهایی نیست بلکه هورمونهای دیگری مثل سایتوکنین‌ها و جیبرلین‌ها در این مورد نقش دارند.

6- تعیین جنسیت

گیاهانی همانند خیار و بعضی گلها یک جنسی هستند یعنی گل‌های نر و ماده آنها از جدا از هم بر روی یک پایه گیاه () قرار دارند. در چنین حالتی گیاه گل نر زیادی تولید می‌کند. با استفاده از هورمون اکسین می‌توان تولید گل‌های ماده را

افزایش و تولید گل‌های نر را کاهش داد. در بسیاری موارد هورمون اکسین بطور مستقیم در تعیین جنسیت دخالت نمی‌کند، بلکه موجب تسهیل در تولید هورمون دیگری به نام اتیلن می‌گردد و این هورمون موجب تغییر جنسیت گل‌های نر به ماده می‌شود.

7- پارتنوکاری

در حالت معمول بعد از گرده افشانی، لقاح انجام شده و تخمدان تبدیل به میوه و یا بذر می‌شود. گرده افشانی بطور قابل ملاحظه‌ای توید کاسین در تخمدان را تحریک می‌کند و رشد تخمکها تحت تاثیر اکسین تولید شده است. در بعضی گیاهان همانند گوجه‌فرنگی استفاده از اکسین موجب می‌شود که بدون عمل گرده افشانی و لقاح میوه تشکیل شود. (رشد و تبدیل تخمدانها به میوه بدون انجام لقاح را پارتنوکاری می‌گویند).

میوه‌های پانتوکارپ بدون بذر هستند زیرا بدون لقاح بوجود آمده‌اند. میوه‌هایی مثل موز و مرکبات بطور طبیعی پارتنوکارپ هستند زیرا تخمدان آنها قبل از گرده افشانی دارای مقدار بالایی از اکسین برای تشکیل میوه است.

8- ریزش

فرایند ریزش روی برگ، گل و میوه صورت می‌گیرد. برگهای سبز اکسین تولید می‌کنند. وقتی برگ پیر شود و یا پهنک برگ صدمه ببیند، دمبرگ پس از مدت کوتاهی از شاخه جدا می‌شود زیرا ظرفیت تولید اکسین در این برگها کاهش می‌یابد. اگر بر روی چنین برگهایی اکسین پاشیده شود، از ریزش جلوگیری به عمل می‌آید. در گیاهانی همانند سیب و مرکبات، میوه‌ها اغلب قبل از رسیدن ریزش می‌کنند، در چنین گیاهانی با کاربرد اکسین می‌توان از ریزش گل و میوه‌های نارس جلوگیری به عمل آورد. در این دو گیاه اینکار با اکسین‌های NAA و D24 انجام می‌شود. ریزش زمانی روی می‌دهد که یک لایه ریزش در انتهای دمبرگ یا دم میوه (بوجود آید. سلولهای لایه ریزش (خود به خود جدا می‌شوند زیرا در این لایه موادی همانند پکتیناز و سلولاز باعث حل شدن پکتین و سلولز می‌گردند.

نقش:

اکسین‌ها از تشکیل و یا فعالیت این آنزیمها جلوگیری نموده و در نتیجه از ریزش ممانعت می‌نمایند.

تروپیسزم

رشد اندامهای گیاهی مثل کلئوپتیلع ریشه و ساقه در مقابل نور یک سویه (فتوتروپیسزم) و نیروی ثقل (زئوتروپیسزم) یکسان نیست. وقتی کلئوپتیل یا ساقه در معرض نور یک سویه قرار گیرد، نیمی از آن نور را دریافت می‌کند و نیمی دیگر

در سایه قرار می‌گیرد. اکسین تولید شده در نوک کلئوپتیل یا ساقه هنگامی که به طرف پایین حرکت می‌کند در اثر تابش نور به سمت تاریک گرایش می‌یابد، بطوریکه بخش روشن حدود 35٪ و بخش سایه حدود 65٪ اکسین دریافت می‌نماید. این عمل باعث می‌شود تا نیمه سایه‌دار کلئوپتیل یا ساقه رشد بیشتری داشته باشد و این وضعیت منجر به خمش آنها به طور نور می‌شود. همینطور وقتی آنها بصورت افقی قرار داده شوند، نیمه پایین آنها اکسین بیشتری دریافت می‌کنند. با این حال به دلیل حساسیت نوک ریشه به میزان اکسین، رشد بخش تاریکی متوقف شده و ریشه به طرف پایین خم می‌شود.

جیبرلین

جیبرلین در سال 1928 توسط یک گیاه پزک ژاپنی به نام کروساوا کشف گردید. او متوجه زمانیکه گیاه برنج به قارچ جیبرلاً فوجیکوری آلوده شد رشد آن نیز افزایش یافت. ماده افزایش دهنده رشد را با توجه به نام قارچ تولید کننده آن، جیبرلین (اسید جیبرلیک) نام نهادند. اگر چه اسید جیبرلیک برای اولین بار در قارچ شناسایی شد اما بطور کلی وجود آن در جلبکها، قارچها و گیاهان عالی نیز به اثبات رسید. تا کنون بیش از 62 نوع اسید جیبرلیک کشف گردید که بعضی در قارچها و بعضی در گیاهان عالی بوده است. این ماده را به اختصار با GA نشان می‌دهند و از 1 تا بیش از 60 شماره‌گذاری می‌نمایند. مهمترین نوع اسید جیبرلیک GA3 است. بنابراین اگر در مواردی شماره اختصاصی نوع اسید جیبرلیک مشخص نباشد، در این صورت منظور همان GA3 است. از نظر شیمیایی تمامی جیبرلین‌ها شبیه به هم بوده و دارای ساختار حلقوی جیبین 3 هستند که در شکل زیر بصورت 4 حلقه D,C,B,A نشان داده شده است.

تعدادی از جیبرلین‌ها دارای 19 اتم کربن و تعدادی هم دارای 20 اتم کربن هستند. جیبرلین‌ها اسیدی بوده و دارای یک یا تعداد بیشتری از گروه‌های کربوکسیلی COOH هستند. اختلاف جیبرلین‌ها به وجود و یا وجود گروه هیدروکسیل OH و میزان غیراشباع بودن حلقه A مربوط می‌شود.

اسید جیبرلیک تنها در شرایط غیر ترکیب شده فعال بوده و زمانی که با مولکول گلوکز ترکیب شود، غیرفعال می‌گردد. برخلاف اکسین انتقال جیبرلین قطبی نیست و در مسیرهای مختلفی در آوندهای چوبی و آبکشی جریان می‌یابد.

بعضی از مواد وقتی بر روی گیاهان بکار برده شوند، از فعالیت جیبرلین ممانعت به عمل می‌آورند. این مواد را تحت عنوان ماد ضد (آنتی) جیبرلین نامگذاری می‌کند. در اثر کاربرد این مواد بر روی گیاه، ساقه آنها کوتاه می‌شود. بنابراین آنتی جیبرلین‌ها را می‌توان بازدارنده‌های رشد نیز نامگذاری نمود. مهمترین این مواد سایکوسل B-9 و فسفون D هستند که

بصورت شیمیایی تهیه شده و در گیاه تولید نمی‌شوند.

نقش فیزیولوژیکی جیبرلین

بذور بعضی از گونه‌های گیاهی حتی در شرایط مطلوب آب و هوایی و دما نیز جوانه نمی‌زنند. به چنین بذوری اصطلاحاً بذور در حال رکود یا خواب می‌گویند. در بعضی از حالات می‌توان با استفاده از اسید جیبرلیک رکود بذر را از بین برد و آن را وادار به جوانه‌زنی نمود.

بذر کاهو، واریته گراندراپیدز در تاریکی جوانه نمی‌زند. نیاز نوری این بذر برای جوانه زدن را می‌توان با استفاده از اسید جیبرلیک برطرف نمود.

همچنین بذور بعضی از گونه‌های مناطق معتدله همانند سیب و گلابی تا زمانیکه در دمای پایین 7-1 درجه سانتیگراد قرار نگیرند، جوانه نمی‌زنند. وقتی که بر روی این بذور اسید جیبرلیک بکار رود، نیاز سرمایی آنها بدون قرارگرفتن در شرایط دمای پایین مرتفع می‌شود و بذر جوانه می‌زند. نتیجه اینکه اسید جیبرلیک می‌تواند جایگزین نور و سرمای موردنیاز برای جوانه زنی شود.

جیبرلین همچنین نقش مهمی را در جوانه زنی بذور غلات مثل گندم و جو ایفا می‌کند، وقتی که بذور آب کافی جذب کنند، جیبرلین در داخل جنین به حالت آزاد در می‌آید. این ماده به سلولهای اندوسپرم وارد شده و موجب ساخت آنزیمی به نام آنزیم امیلاز می‌شود. این آنزیم به نوبه خود، نشاسته موجود در اندوسپرم را هیدرولیز نموده و قند تبدیل می‌کند. بنابراین نشاسته غیر محلول بصورت محلول در آمده و به مصرف رشد جنین می‌رسد. در حقیقت جنین از نشاسته هیدرولیز شده مصرف نموده و به صورت نهال بذری رشد می‌نماید. با این وجود هنوز نقش مشابه جیبرلین در مورد بذور دو لپه‌ایها شناخته نشده است. حال اگر قبل از خیساندن بذور جو، جنین آن حذف شود، در بذور فاقد جنین نشاسته هیدرولیز نمی‌شود.

اگر بر روی اینگونه بذور، جیبرلین بکار رود، نشاسته هیدرولیز می‌شود. با استفاده از روش فوق زی سنجی اسید جیبرلیک را نیز مورد سنجش قرار می‌دهند.

شاید مهمترین اثر جیبرلین را بتوان، طول نمودن ساقه گیاهان دانست. این خاصیت بر روی دو نوع از گیاهان مشخص است، یکی گیاهانی که بصورت رزت رشد می‌کنند و دیگر گیاهانی که بطور ژنتیکی پا کوتاه هستند.

در گیاه هویج و تربچه، ساقه در هنگام رشد رویشی بسیار کوتاه بوده و به بیش از یک سانتی‌متر نمی‌رسد. به چنین گیاهانی که ساقه در میان برگهای فشرده و نزدیک به هم رشد می‌نماید، گیاهان رزتی می‌گویند. رشد اندک ساقه در این

گیاهان به علت کمبود میزان جیبرلین است. وقتی که بر روی ساقه چنین گیاهانی اسید جیبرلیک مصرف شود ساقه‌ها به سرعت طویل شده و به بیش از 1 متر هم می‌رسد. به رشد سریع ساقه گیاهان رزتی بولیتینگ می‌گویند. بطور طبیعی وقتی که گیاهان رزتی در حال گلدهی هستند، بولیتینگ اتفاق می‌افتد. در این زمان گیاه به مقدار نسبتاً زیادی جیبرلین تولید می‌کند. جیبرلین تقسیمات سلولی را در منطقه زیر مریستم انتهایی تسهیل نموده و باعث طویل شدن سریع ساقه گیاهان می‌گردد.

جیبرلین بطور مشخص بر روی گلدهی دو نوع گیاه شامل رزتهای و گیاهان دو ساله‌ای که به بهاره شدن نیاز دارند، اثر می‌گذارد.

در گیاه ذرت، بعضی از موتانت‌ها D5, D1, بصورت پا کوتاه باقی مانده و بیش از 30 تا 60 سانتی‌متر رشد نمی‌کنند زیرا گیاه از نظر ژنتیکی قادر به بیوسنتز جیبرلین نیست. بدلیل عدم وجود جیبرلین میان گره‌ها طویل نشده و در نتیجه گیاه پا کوتاه باقی می‌ماند. اگر بر روی این گیاه جیبرلین بکار رود، میان گره‌ها طویل شده و گیاه به اندازه طبیعی خود می‌رسد. چون ساقه گیاهان پا کوتاه ذرت در صورت کاربرد جیبرلین طویل می‌شود به همین جهت از این گیاهان پا کوتاه می‌توان در زی سنجی جیبرلین استفاده نمود. گیاهان پا کوتاهی که در اثر کاربرد اسید جیبرلیک ظاهری پا بلند پیدا می‌کنند هنوز دارای ژنوتیپ پاکوتاهی هستند و بعد از دو رگ‌گیری دوباره نتایج پا کوتاه به وجود می‌آورند. به چنین گیاهانی در اصطلاح فنوکپی گفته می‌شود.

لازم به یادآوری است که جیبرلین برخلاف اکسین از ریشه زایی قلمه گیاهان جلوگیری نموده و تعداد گل‌های نر را در خیار و کدو افزایش می‌دهد و از تعداد گل‌های ماده می‌کاهد.

سیتوکنین‌ها

اکسین و جیبرلین چون باعث طویل شدن سلولهای گیاهی می‌شوند به همین دلیل بر روی افزایش رشد گیاه موثرند. با این حال رشد تحت تاثیر مرحله اساسی دیگری به نام تقسیم سلولی نیز هست. جنین‌های در حال رشد به سرعت تقسیم سلولی را انجام می‌دهند. این جنین‌ها عامل تحریک کننده تقسیم سلولی را از اندوسپرم می‌گیرند. اندوسپرم مایع نارگیل (شیر یا آب نارگیل) و اندوسپرم ذرت حاوی عامل تحریک کننده تقسیم سلولی است.

کشف سیتوکنین در واقع حاصل زحمات اسکوگ و همکارانش در القاء تقسیم سلولهای بالغ مغز ساقه گیاه توتون بوده است. سپس در سال 1955 میلر عامل تقسیم سلول را از اتوکلاو کردن DNA نوعی ماهی بدست آورد. این ماده توانست

تقسیم سلولی را در سلولهای مغز گیاه تنباکو تحریک نماید. از آن زمان این ماده به نام کینتین نامگذاری شد. اما این ماده فقط از تجزیه DNA حاصل می‌گردد و در گیاهان بطور طبیعی بوجد نمی‌آید. به همین دلیل پژوهشهای متعددی در خصوص کشف هورمون طبیعی موثر در تقسیمات سلولی در گیاهان انجام گرفت. تا اینکه از دانه ذرت در حال رشد هورمون مشابهی استخراج و حاصل گردید. این هورمون زاتین معروف است. مشخص گردید که زاتین در بسیاری از گیاهان وجود دارد. پس از آن معلوم شد که زاتین و کینتین دارای ساختار شیمیایی مشابهی هستند. از آن زمان به تمامی موادی که تقسیمات سلولی را موجب می‌شد سیتوکینین نام نهادند.

متخصصات شیمی دو نوع سیتوکینین را بطور مصنوعی سنتز کردند. یکی از آنها کینتین و دیگری بنزیل ادنین BA است. در حال حاضر تمام اطلاعات ما در مورد عمل سیتوکینین‌ها براساس این دو نوع هورمون طبیعی استوار است. سیتوکینین‌های تولید شده به روش مصنوعی و طبیعی دارای ساختار شیمیایی مشابهی هستند. تمام آنها از آدنین که یک نوع باز پیورین از اسیدهای نوکلئیک است، مشتق می‌شوند. همچنین با جایگزینی اتم هیدروژن موجود بر روی ازت شماره 6 در حلقه آدنین، با بنزیل، بنزیل ادنین یا گروه فورفوریل، به ترتیب کینتین، گروه ایزوپنتیل و زاتین بوجود می‌آید.

این هورمو (سیتوکینین) در بیشتر قسمت‌های گیاه از جمله مریستم انتهایی، گره‌های ریشه، گالهای باکتریایی و تمامی بخشهایی که در آنجا تقسیم سلولی به سرعت انجام می‌شود، وجود دارد. علاوه بر این در RNA ناقل نیز سیتوکینین وجود دارد.

کارهای انجام شد، در کشت بافت‌های گیاهی نقش سیتوکینین‌ها را بیش از پیش مشخص نمود. وقتی که در محیط‌های کشت مصنوعی اکسین و سیتوکینین بکار رود، ریز نمونه‌ها تشکیل کالوس می‌دهند و گاهی هم از کالوس‌های تشکیل شده جوانه نابجا بوجود می‌آید. بطور کلی هر گاه نسبت میزان سیتوکینین به اکسین بیشتر باشد، جوانه تشکیل می‌شود و در غلظت مساوی تشکیل کالوس محتمل تر است. هنگامیکه نسبت اکسیژن به سیتوکینین بیشتر باشد ریشه‌زایی تحریک شده و نمونه ممکن است ریشه نابجا تولید نماید. بنابراین نسبت اکسین به سیتوکینین در تمامی سلولی از اهمیت زیادی برخوردار است.

در فرایند پیر شدن و از بین رفتن برگها، موادی همانند پروتئین، کلروفیل و اسیدهای نوکلئیک شکسته شده و به ترکیبات ساده‌تری مثل قند، اسیدهای آمینه و دیگر ترکیبات متابولیکی تبدیل می‌شوند. این مواد از برگ به سایر قسمت‌های گیاه منتقل می‌شوند. در نتیجه این انتقال، برگ به صورت زرد در آمده و در نهایت خشک شده یا ریزش

می‌نماید. شبیه این وضعیت در مورد برگ کنده شده نیز وجود دارد. پیری اینگونه برگها را می‌توان با افزایش مقدار کمی سیتوکنین به درون ظرفی که برگ در آن قرار دارد به تاخیر انداخت. بنابراین کاربرد سیتوکنین، پیری را به تاخیر می‌اندازد چون از تجزیه پروتئین، کلروفیل و... جلوگیری می‌کند. این احتمال هم وجود دارد که سیتوکنین‌ها ساخت این مواد ضروری را نیز تحریک نمایند.

اسید ابسایزیک

سه نوع هورمونی که تا کنون مورد مطالعه قرار گرفتند به نحوی باعث رشد گیاه می‌شدند وجود یک عامل کنترل کننده رشد در گیاهان که بتواند در زمانهای مختلف نقش خود را ایفا کند، ضروری به نظر می‌رسد. تلاش پژوهشگران در این راستا سرانجام منجر به کشف یک نوع هورمون بازدارنده رشد به نام اسید ابسایزیک ABA گردید. این هورمون ابتدا در برگهای گیاه و میوه پنبه (پنبه دانه) کشف شد. در حال حاضر وجود این هورمون در تمامی گیاهان عالی به اثبات رسیده است. این ماده به مقدار قابل توجهی در میوه آوکادو و رز، غده‌های در حال رکود سیب زمینی و بذور سیب وجود دارد. این ماده اسیدی و دارای یک گروه کربوکسیلی است. اسید ابسایزیک در تمامی قسمت‌های گیاه تولید شده و آزادانه می‌تواند به همه بخشهای گیاه منتقل شود.

کاربرد ABA باعث توقف رشد ریشه، ساقه برگ و کلنوپتیل گیاه می‌گردد. حتی در غلظتهای خیلی پایینی نیز موثر بوده و با افزایش غلظت، اثر آن نیز افزایش می‌یابد. در گیاهان متعددهی همانند انجیر، ABA باعث رکود جوانه‌های جانبی روی شاخه‌ها می‌شود. کاربرد این اسید بر روی بذور مختلف، رکود آنها را موجب شده و اینگونه بذور حتی در شرایط ایده آل هم قدرت جوانه زنی نخواهند داشت. هورمون ABA و اسید جیبرلیک عکس یکدیگر عمل می‌کنند به نحوی که رکود بذور و جوانه‌ها را با کاربرد اسید جیبرلیک می‌توان برطرف نمود.

در شرایط طبیعی جوانه‌های شاخه درختان در زمستان به رکود می‌روند. بذور تازه برداشت شده گیاهانی مثل سیب، هلو و غده‌های سیب زمینی قادر به جوانه زنی نیستند. علت عدم جوانه زنی، تمع مقادیر زیادی ABA در این اندامهای گیاهی است. رشد جوانه‌ها و روش بذور به دلیل کاهش ABA و افزایش میزان جیبرلین در اوایل بهار آغاز می‌شود.

وقتی گیاهان در شرایط خشکی یا کمبود آب قرار بگیرند مقادیر زیادی ABA در آنها تولید می‌شود. این حالت از نظر فیزیولوژیکی برای گیاه مفید است. در چنین شرایطی با افزایش میزان ABA روزه‌ها بسته شده و میزان آبی که گیاه تحت تاثیر تعلق از دست می‌دهد، کاهش می‌یابد. در این حالت گیاه می‌تواند از آب موجود در خاک برای مدت

طولانی تری استفاده کند. این هورمون همچنین ریزش برگها، گل و میوه را تسریع می کند.

اتیلن

از سالها پیش این موضوع مشخص بود که دود باعث رسیدن میوه موز یا تحریک گلدهی گیاه می شود. ماده موثر موجود در دود چیزی جز گاز اتیلن نیست. این گاز توسط گیاه هم تولید می شود و تعدادی از فرایندهای فیزیکی توسط آن کنترل می شود. اتیلن تنها هورمونی است که بصورت گاز توسط باکتری، قارچ و گیاهان عالی تولید می شود. این هورمون، گازی است بی رنگ و غیر اشباع که از هوا سبک تر است. گازهای غیراشباع دیگر همانند استیلن اثرات مشابهی را بر روی گیاهان باقی می گذارند اما توسط گیاه تولید نمی شوند.

اتیلن تقریباً در تمامی سلولهای زنده گیاه تولید شده و به قسمتهای مختلف انتشار می یابد. این گاز تنها هورمونی است که در گیاه تولید شده و به مقدار زیادی از آن خارج می شود. کاربرد اکسین تشکیل اتیلن را تسهیل نموده و در شرایطی بعضی از اثرات اکسین به دلیل تشکیل اتیلن حاصل از اکسین است. اثر اتیلن توسط گاز CO₂ خنثی می شود، بنابراین CO₂ یک آنتی اتیلن است. نمکهای فلزات مثل نیترات نقره نیز اثر اتیلن را از طریق جذب این گاز خنثی می کنند. اگر چه تمامی قسمتهای گیاهان قادر به تولید اتیلن هستند اما میوههای در حال رشد و بخشهای مریستمی گیاه (نوک شاخه، ریشه و گرهها) بیشتر از قسمتهای دیگر این گاز را تولید می نمایند. ماده اولیه برا ساخت اتیلن، اسید آمینه میتونین است.

با استفاده از اتیلن می توان رکود بذور تعدادی از گونههای گیاهی را برطرف نمود. همچنین اتیلن می تواند رکود غدههای سیبزمینی را از بین ببرد و آن را به جوانه زنی وادار نماید. اگر اتیلن بروی نهالهای بذری گیاهان دو لپه ای مثل نخود بکار رود باعث افزایش قطر ساقه شده ولی از طویل شدن نهال بذری جلوگیری نموده و در رشد ریشه اختلال بوجود می آورد.

برگها در حالت طبیعی به صورت افقی قرار دارند ولی پس از کاربرد اکسین به طرف پایین به حالت افتاده در می آیند. این وضعیت به دلیل رشد بیشتر سلولها در قسمت بالایی دمبرگ است که به آن پی ناستی می گویند. اتیلن نیز می تواند چنین حالتی را در برگهای دو لپه ایها ایجاد نماید. که یکی از بهترین نمونههای حساس به اتیلن گیاه گوجه فرنگی است. مهمترین اثر اتیلن بر روی رسیدن میوه است. در سب و موز وقتی که میوه پس از برداشت به انبار منتقل شدند، شدت تنفس در انبار به سرعت افزایش می یابد و به نقطه اوج خود می رسد. پس از آن به سرعت میزان تنفس پایین می آید. به این نوع تنفس اصطلاحاً تنفس کلیماکتریک و به چنین میوههایی میوههای کلیماکتریک می گویند. میوههای

کلیماکتریک در شرایط انبار مقدار زیادی اتیلن تولید می‌کنند. اتیلن به نوبه خود باعث شروع تنفس کلیماکتریک و رسیدن میوه می‌شود.

کاربرد مصنوعی اتیلن در انبار باعث رسیدن میوه‌های کلیماکتریک می‌شود. این کار بطور عملی بر روی رسیدگی میوه موز و انبه مورد استفاده قرار دارد. از آنجاییکه اتیلن به صورت گاز است نمی‌توان آن را بر روی گیاهان داخل یک باغ و یا فضای آزاد مورد استفاده قرار داده. امروزه این مشکل با معرفی یک ماده شیمیایی مایع به نام انفونیا اترل برطرف شده است. با مه پاشی کردن اتفون بر روی گیاهان، این ماده به درون سلولهای گیاهی نفوذ کرده و پس از کشته شدن اتیلن را بصورت گاز آزاد می‌کند.

فتوسنتز PHOTOSYNTHESIS:

کلروپلاست با گرفتن نور خورشید انرژی روشنایی را به شیمیایی تبدیل می‌کند. حیات کره زمین مدیون کلروفیل است. فعالیت کلروپلاست به قدری منظم است که بعضی‌ها معتقدند در گذشته به صورت مجزا رشد می‌کرد، اگر کلروپلاست را از وسط دو نیم کنند می‌تواند خود را ترمیم کند. تحریک بسیار زیادی در سیتوپلاسم دارد. نسبت سطوح غشایی داخل کلروپلاست گاهی 500 برابر سطح خارجی خود کلروپلاست است که سطح بسیار زیادی دارد. در سال 1727 اول بار استفالز عمل فتوسنتز را کشف کرد. ایشان وزن بذر، گلدان، آب و خاک را مرتب کنترل نمود و متوجه شد که وزن گدان رو به افزایش است. نتیجه گرفت که یک عامل خارجی باید وارد گیاه شود و دید که گیاهان بعضی از مواد غذایی را به وسیله برگ و از هوای محیط اطراف می‌گیرند، پس از تحقیقات فهمید که آن ماده CO₂ است که بعد از ورود با آب ترکیب شده کربوهیدرات تولید می‌کند.

هر سال 70-150 میلیارد تن از گاز CO₂ در سطح کره زمین تثبیت می‌گردد. از این مقدار 90٪ مربوط به گیاهان دریایی، و گزارشی دیگر 33٪ را به گیاهان دریایی ربط دادند. در قرن اخیر مقدار CO₂ حدود 10٪ زیاد شده و در سال 2007 میلادی می‌گویند ممکن است به 34PPM برسد.

اعتقاد دارند که در کره زمین ابتدا موجودات بی‌هوازی شروع به فعالیت کردند و بر این اساس می‌گویند که اولین گیاهان به جای H₂O از H₂S استفاده می‌کردند (بعضی جلبکها هنوز هم این کار را انجام می‌دهند) و مرتباً تولید H₂O می‌نمودند عده‌ای از این گیاهان در روند تکاملی گیاهان توانستند عمل فتوسنتز را به صورت فعلی انجام دهند. ولی تشعشعات ماوراء بنفش به دلیل عدم وجود لایه ازن اجازه رشد و توسعه را به آنها نمی‌داد ولی با تشکیل اکسیژن و لایه

ازن از ورود اشعه‌های مضر مثل ماوراء بنفش جلوگیری کرد که از این مرحله به بعد حیات واقعی در کره زمین شروع شد. هر چقدر به سطح رویی برگ نزدیک می‌شویم تعداد کلروپلاستها بیشتر می‌شود تا نور را بهتر جذب کنند. در داخل غشاء کلروپلاست شیرهای غلیظ به نام ماتریکس با استروما وجود دارد. در داخل استروما تعداد زیادی غشاء لیپوپروتئینی وجود دارد که به صورت صفحه‌هایی روی هم قرار گرفتند هر یک از این غشاءها را تیلاکوئید گویند. مجموعه‌ای از غشاءها که بر روی هم سوارند را گرانوم گویند و تمام غشاءها را گرانا گویند. در داخل تیلاکوئیدها، کریستالهای 8 وجهی قرار دارند.

هر وجه این 8 وجهی از 4 قسمت تشکیل شد که به هر کدام آن کوانتوزوم گویند. کوانتوزوم هر پنج روز یکبار بازسازی می‌شود. سطح تیلاکوئیدها 500 برابر سطح غشاء کلروپلاست است.

انواع کلروفیل:

کلروفیل از 55 کربن، 72 هیدروژن، 5 اکسیژن، 4 نیتروژن و یک منیزیم تشکیل شده است. شکل کلروفیل دارای یک سر و یک دم است کلروفیل به طور کلی به دو گروه A و B تقسیم می‌شود. قدرت جذب نور توسط گیاه بستگی به وجود کلروفیل و فعال بودن آن دارد. در گیاه 4 نوع کلروفیل D, C, B, A وجود دارد. (رنگیزه‌های درون غشاء کلروپلاست عمدتاً از دو نوع کلروفیل A و B و دو نوع رنگیزه نارنجی و زردک به کاروتنوئید (کاروتن و گزانثوفیل) معروفند تشکیل شده است.)

کلروفیل A (به جزء چند مورد استثنائی گیاهانی که در تاریکی رشد می‌کنند فقد کلروفیل A هستند) در تمام گیاهان وجود دارد ولی کلروفیل‌های C, B و D که به نام گروه B می‌شناسیم در بعضی گیاهان وجود ندارد. نسبت کلروفیل A به گروه B براساس نوع گیاه و شرایط محیطی تغییر می‌کند و در اکثر حالات اگر گیاه در شرایط نور زیاد قرار گیرد نسبت a به b زیاد می‌شود و هر چقدر این نسبت بالا رود راندمان فتوسنتز زیاد می‌شود به همین دلیل گیاهان C4 نسبت به C3 برتری فتوسنتزی بیشتری دارند زیرا نسبت $a/b = 3/9 = c4$ و برای C3 حدود $2/8$ است (یکی از راههای تشخیص گیاه C3 از C4 تجزیه کلروفیل و محاسبه این نسبت است).

کلروفیل a دریافت کننده اصلی نور است کلروفیل‌های b قدرت جذب نور را داشته ولی قدرت انتقال انرژی را ندارد پس نقش کمکی کلروفیل a را بازی می‌کند کلروفیل a به صورت دو رنگیزه 700 و 690 فعال است. یعنی گروه 700، طول موج 700 نانومتر را دریافت می‌کنند که فتوسیستم I می‌گوئیم و گروه 690 که طول موج 690 نانومتر را دریافت می‌کند که فتوسیستم II گویند.

در گیاه اول کلروفیل سنتز می‌شود. بعد CO_2 تثبیت می‌شود. (تولید ATP در کلروپلاست را فتوسفریلاسیون و تولید ATP در میتوکندری را فسفریلاسیون اسکیداتیو گویند).

رنگیزه‌های 700 و 690 نانومتر (فتوسیستم I و II) در داخل کریستالهای 8 وجهی قرار دارند.

واکنشهای فتوسنتز

واکنشهای فتوسنتز را براساس نیاز به نور به دو دسته واکنشهای نوری و واکنشهای تاریکی تقسیم‌بندی می‌کنند.

واکنشهای نوری:

انی واکنشها در غشاء لاملاها صورت می‌گیرند. در واکنشهای نوری فتوسنتز آب مصرف شده و اکسیژن آزاد می‌گردد همچنین در جریان این واکنشها انرژی نورانی خورشید به صورت انرژی شیمیایی در مولکولهای ATP و NADPH به دام می‌افتد. که این انرژی در جریان واکنشهای تاریکی صرف تثبیت CO_2 می‌گردد.

در واکنشهای نوری فتوسنتز دو فتوسیستم I و II دخالت دارند. سطح انرژی فتوسیستم I از فتوسیستم II بالاتر است. مجموعه فتوسیستم I و II پذیرنده‌های الکترون واسطه چرخه انتقال الکترون در واکنشهای نوری تشکیل طرحی به نام طرح Z را می‌دهند.

در این طرح فتوسیستم I و II نقش کلیدی و جذب‌کننده انرژی نورانی را برعهده دارند.

واکنشهای مرحله روشنایی را به صورت خلاصه می‌توان به چند دسته تقسیم کرد.

1. جذب انرژی نورانی توسط فتوسیستم II P680 و آزاد شدن الکترون

2. تجزیه آب به اکسیژن، یون هیدروژن H^+ و الکترون و انتقال الکترون به فتوسیستم II واکنش هیل HILL

REACTION

3. انتقال الکترون به عامل پذیرنده الکترون (پذیرنده Q)

4. انتقال الکترون از عامل پذیرنده الکترون به فتوسیستم I P700 و ساخته شدن مولکول پر انرژی ATP

5. انتقال الکترون از فتوسیستم I به مولکول $NADP^+$ و تولید مولکول پر انرژی NADPH

این 5 مرحله به دنبال هم زنجیره انتقال الکترون غیر چرخه‌ای را تشکیل می‌دهند. زنجیره انتقال الکترون چرخه‌ای به این صورت است که الکترون که فرودوکسین انتقال یافته مجدد به پلاستوکاینون انتقال و دوباره چرخه تکرار می‌شود.

انتقال الکترون از فرودوکسین به پلاستوکاینون توسط سیتوکروم B6 صورت می‌گیرد.

در زنجیره چرخه‌ای فقط فتوسیستم I دخالت دارد و در طی آن فقط ATP ساخته می‌شود. نمودار انتقال انرژی الکترون در فتوسنتز که براساس پتانسیل استاندارد اکسیداسیون و احیا بیان شده است. زنجیره‌های انتقال الکترون I و II توسط یک زنجیره مرکزی که بین واحدهای اولیه دریافت کننده الکترون در سیستم نوری I و سیستم نوری II قرار دارد به همدیگر متصل شده‌اند در این جریان ADP فسفریله شده و به هم ATP تبدیل می‌شود. در انتقال غیر چرخه‌ای الکترون هر دو سیستم نوری شرکت دارند.

انتقال غیر چرخه‌ای با اکسیداسیون آب شروع شده با تولید NADPH خاتمه می‌یابد. در انتقال چرخه‌ای الکترون فقط سیستم نوری I شرکت دارد (خطوط مقطع) این انتقال با واسطه سینو کروم B6 انجام می‌شود و حاصل آن تولید ATP در زنجیره انتقال الکترون II می‌باشد.

در زنجیره انتقال الکترون واکنشهای روشنایی در ازاها 8-10 فوتونی که توسط فتوسیستم I و II جذب می‌شود 3 مولکول ATP و 2 مولکول NADPH ساخته می‌شود که این مولکولها در چرخه تاریکی فتوسنتز مصرف شده و صرف تثبیت یک مولکول CO₂ می‌شوند. واکنشهای نوری فتوسنتز را فتولیز آب یا واکنشهای هیل نیز می‌نامند.

واکنشهای تاریکی

واکنشهای که در استروما انجام می‌شوند چون مستقیم به نور نیاز ندارند را واکنشهای تاریکی می‌نامند. واکنشهای نوری و تاریکی فتوسنتز هر دو در روز انجام می‌شوند. در جریان واکنشهای تاریکی CO₂ تثبیت شده و هیدرات کربن و آب تولید می‌شود. واکنشهای تاریکی در داخل استروما صورت می‌گیرد.

چرخه احیای کربن را سیکل کالوین می‌گویند. چرخه کالوین دارای سه مرحله کلی است:

1 کربوکسیلاسیون ریبولوز 1 و 5- بی فسفات و تشکیل دو مولکول 3- فسفوگلیسرات 2- ایحای 3- فسفوگلیسرات به گلیسر آلدئید 3- فسفات 3 تشکیل ریبولوز 1 و 5 بی فسفات از گلیسر آلدئید 3- فسفات.

CO₂ از طریق واکنش با ریبولوز 1 و 5- بی فسفات وارد چرخه تثبیت کربن شده و به 2 ملکول 3- فسفو گلیسرات تبدیل می‌شود. این واکنش به وسیله آنزیم ریبولوز بی فسفات کربوکسیلاز C که به اختصار به آن را بیسکو می‌گویند

کاتالیز می‌شود. در جریان تبدیل ریبولوز 5- فسفات به ریبولوز 1 و 5 بی فسفات یک ملکول APT به ADP تبدیل می‌شود. که گروه فسفات خود را به ریبولوز 5- فسفات منتقل می‌کند. همچنین در جریان تبدیل فسفر گلیسرات اسید به 3- فسفو گلیسر آلدئید ملکول NADPH و ATP مصرف می‌شوند. برای هر چرخه کالوین و تثبیت یک ملکول CO₂ نیاز

به 3 مولکول ATP و 2 ملکول NADPH است.

دلایل انجام فتوسنتز در کلوپلاست.

1. فتوسنتز باید در محیط سربسته‌ای صورت گیرد تا مواد حد واسط چرخه کلونین از محل انجام فتوسنتز خارج نشوند. کلروپلاست با داشتن غشاء مخصوص خود که تقریباً غیرقابل نفوذ است این خاصیت مهم را دارد.

2. عمل فتوسنتز باید در عضوی فعال و کارآمد صورت گیرد، کلروپلاست این خاصیت را دارد به این صورت گیرد، کلروپلاست این خاصیت را دارد به این صورت که تعداد بسیار زیاد آنها که حدود 0/5 میلیون در هر متر مربع سطح برگ است و فعال بودن آنها به دلیل نو شدن هر پنج روز یک بار کلروفیل است.

3. در درون کلروپلاست DNA و RNA مخصوصی وجود دارد که کلروپلاست پروتئین خاصی را با آن می‌سازد، کمتر عضوی از سلول DNA و RNA مخصوص به خود دارد دو تشکیل تیلاکوئیدها به بودن کلروفیل و پروتئین اختصاصی کلروپلاست بستگی دارد. بعضی علف کشها مثل کلروم فنیکول که به عنوان یک باز دارنده در سنتز پروتئین کلروپلاست عمل می‌کنند از تشکیل تیلاکوئیدها جلوگیری کرده لذا با عدم تشکیل تیلاکوئیدها سلول و گیاه از بین می‌رود. ترکیبات دیگری مثل اکینوماسین D به عنوان بازدارنده بر سر راه RNA موجود در کلروپلاست عمل می‌کند و با عدم تشکیل پروتئین، تیلاکوئیدها هم ساخته نمی‌شود. DNA موجود در کلروپلاست با DNA هسته سلول از نظر دانسیته و هیستون با هم متفاوتند. دانسیته DNA کلروپلاست بالاتر از هسته از طرفی DNA کلروپلاست هیستون ندارد ولی DNA هسته هیستون دارد. چون DNA کلروپلاست هیستون ندارد خیلی فعال است.

4. قدرت تکثیر و تولید مثل کلروپلاست بالاست به طوری که اگر از وسط نصف شود خود را ترمیم می‌کند.

5. قدرت تحرک کلروپلاست بسیار زیاد است به طوری که در شدت نور زیاد به صورت موازی با نور قرار گرفته معمولاً به گوشه‌ای از سلول پناه می‌برد در صورتی که در شدت کم نور به صورت عمود بر جهت نور باقی می‌ماند.

عوامل موثر بر فتوسنتز

نور:

دو خاصیت کیفیت و شدت نور بر میزان فتوسنتزی تاثیر می‌گذارند.

کیفیت نور:

طول موج موثر نور در واکنشهای نوری فتوسنتز طول موجهای بین 700 – 400 نانومتر (نور مرئی) است. در این طول موجهای بیش از 700 نانومتر (مادون قرمز) فقط اثر حرارتی دارند و اثر مستقیم بر فتوسنتز ندارند و طول موجهای کمتر

از 400 نانومتر نیز به علت انرژی زیادی که دارند فقط اثر بازدارندگی و تخریبی بر فتوسنتز دارند.

شدت نور

در شرایطی که نور وجود ندارد در گیاهان تنفس انجام می‌شود، ولی در حضور نور میزان شدت فتوسنتز افزایش می‌یابد و نقطه‌ای که میزان فتوسنتز و تنفس برابر می‌شوند نقطه جبران نوری است. نقطه جبران نوری در گیاهان C4 بالاتر از گیاهان C3 است. با افزایش شدت نور میزان فتوسنتز به صورت خطی افزایش می‌یابد ولی در نهایت به جایی می‌رسد که با افزایش شدت نور دیگر فتوسنتز افزایش نمی‌یابد. به این نقطه اشباع نوری گفته می‌شود. نقطه اشباع نوری در گیاهان C3 پایین‌تر از گیاهان C4 است (در واقع گیاهان C4 در شدت نورهای طبیعی حتی با شدت‌های بالا به اشباع نوری نمی‌رسند). در کل گیاهان C4 در شدت نورهای بالا عملکرد بهتری از گیاهان C3 دارند ولی گیاهان C3 در شدت نورهای پایین‌تر عملکرد بهتری دارند.

دی اکسید کربن

یکی دیگر از عواملی که به طور مستقیم بر روی فتوسنتز تاثیر دارند غلظت CO₂ است. افزایش غلظت CO₂ باعث افزایش فتوسنتز در گیاهان C₃ می‌شود. که افزایش غلظت CO₂ نامیزان 1500PPM می‌تواند میزان فتوسنتز را افزایش دهد. البته گیاهان C₄ به علت اینکه تثبیت CO₂ در آنها کلروپلاستهای غلاف نوندی که غلظت CO₂ در آنجا بالاست صورت می‌گیرد افزایش غلظت CO₂ باعث افزایش چندانی در فتوسنتز نمی‌شود. بنابراین افزایش غلظت CO₂ در شرایط گلخانه (و یا افزایش غلظت CO₂ در طبیعت به علت افزایش مصرف سوخت‌های فسیلی می‌تواند عملکرد گیاهان را تحت تاثیر قرار دهد.

حرارت

حرارت از عوامل موثر بر فتوسنتز است با افزایش درجه حرارت تا یک حد معین باعث افزایش فتوسنتز می‌شود. در درجه حرارتی بالا (50 درجه سانتیگراد به بالا) بر اثر انعقاد پروتئینها و آنزیمها فتوسنتز متوقف می‌شود. واکنشهای نوری فتوسنتز در دامنه حرارتی که گیاه رشد می‌کند تحت تاثیر درجه حرارت قرار نمی‌گیرد ولی مرحله تثبیت CO₂ که تحت تاثیر آنزیمها است با افزایش درجه حرارت تا جائیکه حرارت فعالیت آنزیمی را مختل نکند. افزایش می‌یابد. البته در اثر افزایش حرارت میزان تنفس گیاه نیز افزایش می‌یابد و در نقطه‌ای که میزان تنفس با فتوسنتز (فتوسنتز حقیقی) برابر می‌شود فتوسنتز خالص (یا فتوسنتز ظاهری) صفر می‌شود.

اثر درجه حرارت بر فتوسنتز در بروفیلولوم BRYOPHYLLUM قابل توجه است که دفع CO₂ تنفس 8 برابر جذب CO₂ 2/5 برابر و در نتیجه سرعت تبادل CO₂ حداکثر تا 2 برابر افزایش یافت و پس کاهش می‌یابد این امر نشان دهنده آن است که فتوسنتز ظاهری در محدوده درجه حرارت رشد تقریباً ثابت می‌ماند. (استانلت 1937).

آب

یکی از موارد مصرفی در فتوسنتز است ولی فقط 1٪ از آب جذب شده توسط گیاه صرف فتوسنتز می‌گردد. ولی اثر اصلی آب در فتوسنتز بر باز و بسته شدن روزنه‌ها است با کاهش آب به گیاه حالت پژمردگی دست می‌دهد و روزنه‌های گیاه بسته می‌شود. بسته شدن روزنه‌ها باعث کاهش غلظت CO₂ در داخل برگ و کاهش شدید فتوسنتز می‌شود. بنابراین اثر آب بیشتر یک اثر غیر مستقیم است. عوامل دیگری نیز به صورت مستقیم و غیر مستقیم بر روی فتوسنتز تاثیر می‌گذارد که از آن جمله می‌توان به مواد معدنی، سن برگ، رطوبت نسبی و غیره اشاره کرد.

نحوه تثبیت CO₂

گیاهان C₃

گیاهان C₃ گیاهانی هستند که اولین ماده‌ای که بعد از تثبیت CO₂ در آنها ساخته می‌شود ماده سه کربنه 3- فسفر کلسیریک اسید است در این گیاهان CO₂ مستقیماً وارد سیکل کالوین شده و تثبیت می‌گردد. در گیاهان C₃ هیچ کدام از سلولهای مزوفیل از نظر کلروپلاست با همدیگر تفاوتی ندارند و فقط یک نوع کلروپلاست در این گیاهان وجود دارد. از مشخصات دیگر این گیاهان وجود تنفس نوری است وجود تنفس نوری در این گیاهان باعث کاهش عملکرد آنها نسبت به گیاهان C₄ می‌شود. ولی این گیاهان در شرایط کمبود نور و پائین بودن درجه حرارت نسبت به گیاهان C₄ برتری نشان می‌دهند. در این گیاهان آنزیم اصلی تثبیت کربن آنزیم رابیسکو می‌باشد.

گیاهان C₄

تا اواسط دهه 1960 چنین تصور می‌شد که تمام گیاهان مسیر فتوسنتز سه کربنه C₃ دارند ولی هیچ واسلک در سال 1966 ضمن مطالعه روی نیشکر متوجه شدند که اولین ماده‌ای که پس از تثبیت CO₂ در این گیاه ساخته می‌شود یک اسید آلی چهار کربن به نام اسید گزالواستیک است. بنابراین به این صورت مسیر دیگری برای تثبیت CO₂ شناخته شد. ساختمان برگ گیاهان C₃ با C₄ متفاوت است در گیاهان C₄ هر دسته آوندی توسط یک لایه از سلولهای بزرگ پارانشیمی به نام غلاف آوندی احاطه شده است و این غلاف آوندی هم توسط سلولهای کوچکتر مزوفیل احاطه شده‌اند به

این ساختار برگ گیاهان C4 آناتومی یا ساختار کوانز KRNZ می‌گویند. مسیر تثبیت CO₂ در گیاهان C4 به این صورت است که در سلولهای مزوفیل این گیاهان ابتدا فسفوانوال پیرووات PEP با CO₂ ترکیب شده و تولید اسید آلی چهار کربنه مانند اسید گزالواستیک، اسیدمالیک، اسید اسپارژیک می‌کند. که این واکنش تحت تاثیر آنزیم PEP کربوکسیلاز صورت می‌گیرد.

سپس این اسید چهار کربنه تولید شده از طریق پلاسمودسماتها به سلولهای غلاف آوندی منتقل می‌شود. در سلولهای غلاف آوندی این اسید چهار کربنه CO₂ خود را آزاد می‌کند و این CO₂ وارد چرخه کلوین می‌شود. چرخه تثبیت CO₂ از این مرحله به بعد مانند گیاهان C3 است. اسید چهار کربنه که یک ملکول CO₂ خود را از دست داده به پیرووات تبدیل می‌شود که پیرووات تولید شده به سلولهای مزوفیل برگشت داده می‌شود. پیرووات در سلولهای مزوفیل پس از گرفتن یک گروه فسفات تبدیل به فسفوانوال پیرووات PEP شده و مجدداً وارد سیکل تثبیت CO₂ هاج واسلک می‌شود. آنزیم PEP کربوکسیلاز که در گیاهان C4 تثبیت کربن را انجام می‌دهد نسبت به آنزیم کربوکسیلاز میل ترکیبی بیشتری با CO₂ دارد. بنابراین در این گیاهان تثبیت CO₂ بهتر صورت می‌گیرد. همچنین در این گیاهان با انتقال CO₂ به سلولهای غلاف آوندی غلظت CO₂ در این سلولها چندین برابر اتمسفر می‌شود (30-20 برابر). و تثبیت CO₂ توسط آنزیم کربوکسیلاز در محیطی با غلظت CO₂ بالا صورت گرفته بنابراین دیگر اکسیژن نمی‌تواند با CO₂ برای ترکیب با کربوکسیلاز رقابت کرده بنابراین تنفس نوری رخ نمی‌دهد و همین عدم وجود تنفس نوری در این گیاهان باعث عملکرد بالای آن می‌شود (البته ممکن است در این گیاهان تنفس وری وجود داشته باشد ولی به دلیل وجود پمپ قوی هاج واسلک این مقدار قابل اندازه‌گیری نیست). از جمله گیاهان زراعی که مسیر تثبیت CO₂ چهار کربنه دارند می‌توان به ذرت، نیشکر، ارزن، سودان گراس و... اشاره کرد.

گیاهان CAM

دسته‌ای گیاهان در مناطق گرم و خشک، بیابانی کم آب و مناطق حاره‌ای امکان انجام فتوسنتز در روز را به دلیل تلاقات آب از طرق روزنه‌های خود ندارد. به طوری که اگر روزنه‌های خود را در روز برای انجام فتوسنتز باز نگه دارند به دلیل تلاقات شدید آب از روزنه‌ها به صورت تعریق امکان حیات را از دست می‌دهند. بنابراین در این گیاهان برا تطابق با شرایط بحرانی (از نظر دما و رطوبت) تکاملی در خود ایجاد کرده‌اند که در شرایط بسته بودن روزنه‌ها در روز بتوانند فتوسنتز کرده و به حیات خود ادامه دهد. مکانیسم تثبیت CO₂ در گیاهان CAM شبیه گیاهان C4 است با این تفاوت که در گیاهان C4 در محل فعالیت دو آنزیم PEP کربوکسیلاز و کربوکسیلاز متفاوت است ولی در گیاهان CAM زمان

فعالیت این دو آنزیم فرق می‌کند.

گیاهان CAM در شب که دما و تعرق پایین است روزنه‌های خود را باز نموده و CO_2 را به صورت اسید مالیک تثبیت کرده و در واکوئل‌های خود ذخیره می‌کنند سپس در روز اسید مالیک ذخیره شده را به هیدرات‌های کربن تبدیل می‌کنند (مانند گیاهان C_4) به این ترتیب گیاهان CAM با انجام تعرق بسیار کم فتوسنتز می‌کنند و به این صورت به حیات خود ادامه می‌دهند.

اپیدرم گیاهان CAM از چند لایه تشکیل شده است و کوتیکول ضخیم دارند. سطح برگ آن‌ها پوشیده از کرک است. در بعضی از گونه‌ها کرک‌ها کاملاً تحلیل رفته و به صورت خار درآمده‌اند. این گیاهان دارای برگ‌ها و ساقه گوشتی با واکوئل‌های پر از آب هستند گیاهان CAM مانند گیاهان C_4 ، CO_2 را به صورت اسیدهای چهارکربنه (توسط آنزیم PEPc) تثبیت می‌کنند و یک یاز تفاوت‌های آن با گیاهان چهارکربنه این است که این عمل در شبکه روزنه‌ها از هستند انجام می‌شود و انرژی لازم برای این عمل از گلیکولیز تأمین می‌شود. در گیاهان CAM در طول روز مقدار هیدرات‌های کربن ذخیره‌ای در برگ افزایش می‌یابد و در شب برعکس کاهش می‌یابد. تغییرات شبانه‌روزی در مقدار اسید آلی موجود در برگ گیاهان CAM به علت تولید اسید مالیک در شب و تجزیه شدن آن در طول روز است. از جمله گیاهانی که دارای سیکل CAM هستند می‌توان به انواع کاکتوس‌ها، آناناس، آگاو و غیره اشاره کرد.

تنفس نوری PHOTO RESPIRATION

آنزیم رابیسکو RUBRC علاوه بر کربوکسیله کردن ریبولوز 1 و 5- بی فسفات می‌توان آن را نیز اکسیده کند که به فرایند اکسید شدن توسط آنزیم رابیسکو تنفس نوری می‌گویند. بنابراین تنفس نوری خلاف جهت فتوسنتز باعث اتلاف CO_2 در گیاهان C_3 می‌شود.

CO_2 و O_2 به عنوان مواد جایگزین برای واکنش باریبولز 1 و 5- بی فسفات با همدیگر رقابت می‌کنند (اثر واربورگ) اگر غلظت CO_2 و O_2 برابر باشد نهادانگان می‌توانند CO_2 را 80 بار سریع‌تر تثبیت کنند ولی در حالت طبیعی که غلظت CO_2 نسبت به O_2 بسیار کم‌تر است نسبت کربوکسیلاسیون به اکسیژناسیون 3 به 1 است. در گیاهان چهارکربنه که غلظت CO_2 در محل عمل آنزیم رابیسکو بیش‌تر از شرایط طبیعی است تنفس نوری رخ نمی‌دهد یا بسیار کم رخ می‌دهد و همین یکی از دلایل بالا بودن عملکرد گیاهان چهارکربنه است. تنفس نوری در حضور نور که چرخه کالوین فعال است رخ می‌دهد.

چرخه تنفس نوری در سه اندامک کلروپلاست، پراکسیزوم و میتوکندری انجام می‌شود. تنفس نوری فقط در سلول‌های کلروپلاست‌دار انجام می‌شود ولی تنفس معمولی در هر سلول زنده انجام می‌شود. هر دو تنفس اکسیژن مصرف می‌کنند. اگر اکسیژن محیط به 1٪ کاهش یابد تنفس نوری متوقف می‌شود. میزان تنفس نوری و تنفس معمولی در گیاهان C4 در نور و تاریکی تقریباً مساوی است که علت آن تنفس نوری بسیار کم گیاهان C4 است. اگر غلظت O2 در هوا از مقادیر جزئی به 21 درصد افزایش یابد مقدار فتوسنتز خالص گیاهان چهارکربنه تغییر نمی‌کند ولی در گیاهان سه‌کربنه خیلی کاهش می‌یابد.

سیکل تنفس نوری

ابتدا در کلروپلاست ریبولوز 1 و 5 بی‌فسفات تحت تأثیر آنزیم رابیسکو با اکسیژن ترکیب شده و تولید فسفوگلیکولات می‌کند. سپس فسفوگلیکولات تولید شده در همان کلروپلاست تحت تأثیر آنزیم فسفوگلیکوفسفاتاز با آب ترکیب شده و به گلیکولات تبدیل می‌شود و یک گروه فسفات معدنی نیز آزاد می‌گردد. سپس گلیکولات تولید شده به پراکسیزوم منتقل شده و در پراکسیزوم با اکسیژن ترکیب شده و به گلیکواکسیلات تبدیل می‌گردد. (در ضمن ترکیب، آب تولید می‌گردد). گلیکواکسیلات در طی فرایندی در پراکسیزوم به اسید آمینه گلیسین تبدیل می‌گردد. اسید آمینه گلیسین تولید شده به میتوکندری انتقال یافته و در آنجا در طی فرایندی با آزاد کردن CO2 و NH3 به اسید آمینه سرین تبدیل می‌شود. اسید آمینه سرین تولید شده نیز مجدداً به پراکسیزوم انتقال پیدا می‌کند. اسید آمینه سرین که به پراکسیزوم منتقل شده در طی فرایند به گلیسرات تبدیل می‌شود.

گلیسرات تولید شده نیز به کلروپلاست منتقل شده و در آنجا با صرف یک ملکول ATP و تبدیل آن به ADP تحت تأثیر آنزیم گلیسرات کیناز به 3- فسفو گلیسرات تبدیل شده و می‌تواند مجدداً در چرخه کالوین مورد استفاده قرار گیرد. البته در طی چرخه مواد در تنفس نوری مواد واسطه دیگری نیز تولید می‌شوند و آنزیم‌های بسیار دیگری در این فرایند نقش دارند ولی به صورت خلاصه به صورتی است که در بالا شرح داده شده و در شکل زیر نیز مشخص است.

آنزیم کربوکسیلاز - اکسیژناز (رابیسکو) فراوان‌ترین پروتئین در دنیای بیولوژی است با افزایش حرارت چون که میزان حلالیت O2 در آب افزایش می‌یابد بنابراین اکسیژن بهتر می‌تواند با CO2 برای ترکیب با رقابت کند بنابراین با افزایش دما میزان تنفس نوری نیز افزایش می‌یابد. تحقیقات اخیر نشان داده است که گیاهان چهارکربنه به مقدار خیلی کم تنفس نوری دارند ولی به دلیل میل ترکیبی زیاد PEP کربوکسیلاز با CO2 در اثر تنفس نوری تولید شود سریعاً توسط

آن به دام افتاده بنابراین قابل اندازه‌گیری نیست. آشکارترین اختلاف بین تنفس نوری و معمولی اثر غلظت O₂ بر مقادیر این دو تنفس است. یعنی تنفس معمولی در غلظت 2 یا 3 درصد به اشباع می‌رسد و دیگر با افزایش غلظت O₂ تنفس افزایش نمی‌یابد ولی با افزایش غلظت O₂ از صفر تا 100 درصد تنفس نوری افزایش می‌یابد.

راه‌های اندازه‌گیری تنفس نوری

1- هوای بدون CO₂ از برگ‌های گیاهی که در حال فتوسنتز در جوار نور مستقیم خورشید است عبور داده می‌شود. CO₂ وارد شده به وای بدون CO₂ نشانگر بخشی از تنفس نوری گیاه می‌باشد. این روش دقیق نیست چون تنفس معمولی هم انجام می‌شود و CO₂ تولید می‌شود.

2- گیاه را که در حال انجام فتوسنتز می‌باشد به سرعت به محیط کاملاً تاریک منتقل می‌کنیم، غلظت CO₂ در اطراف گیاه به‌طور ناگهانی زیاد می‌شود که بیش از مقدار تنفس معمولی است. در مورد توتون آزمایش نشان می‌دهد که مقدار تنفس نوری 4 برابر تنفس معمولی است. در ذرت اختلاف زیادی بین مجموع تنفس روز و شب دیده نشده است.

3- روش سوم که بهترین راه است میزان فتوسنتز و مواد فتوسنتزی ساخته شده در غلظت 21٪ اکسیژن (تنفس نوری صورت می‌گیرد) با میزان فتوسنتز در غلظت 1٪ اکسیژن (تنفس نوری کاهش می‌یابد یا متوقف می‌شود) اندازه‌گیری شده اختلاف این دو مقدار بیانگر میزان تنفس نوری است در مورد ارقام لوبیا همین آزمایش انجام شده و نتیجه این بود که در غلظت 2- 5٪ اکسیژن، میزان فتوسنتز و رشد لوبیا دو برابر زمانی بود که غلظت اکسیژن 21٪ بود.

نتیجه کاربردی این که در محیط‌های کنترل شده می‌توان با کاهش غلظت اکسیژن (در روز) و با افزایش غلظت CO₂ عملاً با حذف تنفس نوری در گیاهان مقدار فتوسنتز، رشد و عملکرد را زیاد کرد.

تفاوت گیاهان C₃ و C₄:

1- اولین ماده ساخته شده در سه کربنه یک ماده سه کربنه به نام 3 فسفو گلیسریک اسید است PGA در صورتی که اولین ماده تولیدی در گیاهان چهار کربنه یک ماده چهار کربنه به نام اگزوالواتات است به همین دلیل به اینها C₃ و C₄ گوئیم (یعنی وجه نام‌گذاری آن‌ها در نوع تولید مواد اولیه است).

2- گیاهان C₄ آناتومی KLANZ دارند ولی گیاهان C₃ ندارند. (کلروپلاست که درون غلاف آوندی در گیاهان C₃ وجود دارد آناتومی KLANZ گوئیم).

3- در سلول‌های مزوفیل (میان‌برگ) گیاهان C₃ نشاسته ساخته و ذخیره می‌شود ولی در C₄ در مزوفیل برگ فقط

- اسیدهای چهارکربنه تشکیل و سپس به سلول‌های غلاف آوندی (باندل شیت) منتقل و در آنجا نشاسته ساخته و ذخیره می‌شود (نشاسته در C3 در مزوفیل برگ و در C4 در غلاف آوندی ساخته و ذخیره می‌شود).
- 4- کلروپلاست‌های غلاف آوندی بزرگ‌تر ولی گرانا‌های تکامل نیافته‌تری نسبت به کلروپلاست سلول‌های مزوفیل برگ دارند (یعنی کلروپلاست‌های غلاف آوندی نسبت کلروفیل A/B بیش‌تری هم دارند) و به دیواره غشاء سلول نزدیک‌تر هستند. (کلروپلاست در C4 به دیواره سلول نزدیک‌تر هستند).
- 5- در گیاهان C4 آنزیم‌های PEPC و c (روبیسکو) فعال هستند ولی در گیاهان C3 فقط c وجود دارد.
- 6- در گیاهان C4 آنزیم روبیسکو (در سیکل کلوین) در غلاف آوندی و آنزیم PEPC (در سیکل هاش واسلک) در مزوفیل برگ در صورتی که در C3 آنزیم روبیسکو در مزوفیل برگ فعالیت می‌کند.
- 7- میل ترکیبی آنزیم PEPC نسبت به CO2 چند برابر آنزیم روبیسکو می‌باشد به همین دلیل در گیاهان C4 که آنزیم PEPC وجود دارد در غلظت‌های بسیار پایین CO2 بازده بیش‌تری داشته، قادر به انجام فتوسنتز هستند. PEPC برخلاف c حساسیتی به O2 ندارد.
- 8- سرعت فتوسنتز به خصوص در شدت نورهای بالا در گیاهان C4 به مراتب بالاتر از گیاهان C3 است. (سرعت فتوسنتز در شدت نور کم در گیاهان C3 بالاتر است) در صورتی که در گیاهان C3 1/3 نور طبیعی خورشید کافی است.
- 9- در گیاهان C4 برای فعال شدن آنزیم PEPC و تثبیت CO2 نسبت به گیاهان C3، دو مولکول ATP بیش‌تر نیاز دارند بنابراین عملکرد انرژی در گیاهان C4 کم‌تر است (گیاهان C3 برای تثبیت هر مولکول CO2 نیاز به 3 مولکول ATP و 2 مولکول NADPH دارند ولی گیاهان C4 علاوه بر آن‌ها 2 مولکول ATP دیگر هم نیاز دارند).
- 10- میزان آنزیم روبیسکو در گیاهان C4 کم‌تر از C3 است (حدود 10٪).
- 11- گیاهان C4 به شرایط گرم و خشک تا گرم و مرطوب سازگاری دارند ولی گیاهان C3 به مناطق سرد و مرطوب تا گرم مرطوب نیاز دارند. (در دمای کم‌تر از 20 درجه سانتی‌گراد فتوسنتز گیاهان C4 کم‌تر از C3 است).
- 12- فتوسنتز در گیاهان C4 به میزان اکسیژن حساسیت ندارند (از 2٪ تا 21٪).
- 13- در گیاهان C4 تنفس نوری با وجود نداشته یا بسیار محدود است ولی در گیاهان C3 بخشی از مواد فتوسنتزی از طریق این فرایند هدر می‌رود (یکی از دلایل بالاتر بودن بازده فتوسنتزی C4 نسبت به C3 این مورد است). نقطه جبران CO2 در گیاهان C4 خیلی پایین‌تر است حدود 1-5PPM.
- 14- نسبت کلروفیل A در C4 بیش‌تر از C3 است.

15- گیاهان C3 اشباع سرعت تثبیت CO₂ در غلظت 500PPM روی می‌دهد ولی C4 در غلظت خیلی پایین‌تر 150PPM.

16- راندمان مصرف نور گیاهان C4 بیش‌تر از گیاهان C3 است.

تفاوت‌های مهم گیاهان C3 و C4 و CAM:

CAM	C4	C3
عملکرد بسیار کم یعنی 10 تن در هکتار	عملکرد خیلی بالا 80 تن در هکتار	عملکرد متوسط (بیوماس) 30 تن در هکتار
مثل C3	آناتومی KLANZ دارند پس دو نوع کلروپلاست دارد.	آناتومی KLANZ ندارند و فقط یک نوع کلروپلاست در مزوفیل دارند.
روبیسکو در روز فعال بوده PPEc در شب به عنوان گیرنده CO ₂ عمل می‌کند.	PEPc در کلروپیل مزوفیل و روبیسکو هر دو گیرنده CO ₂ هستند (کلروپیل غلاف آوندی)	PEPc نداشته، روبیسکو گیرنده CO ₂ است. (در مزوفیل برگ)
اولین ماده ساخته شده در شب ماده 4 کربنه اگزالواستات و در روز ماده 3 کربنه 3 فسفوگلیسرک اسید است	اولین ماده تثبیتی شده یک ماده 4 کربنه به نام اگزالواستات است اسید مالیک - اسید آستارتیک	اولین ماده تثبیت شده ماده سه کربنه 3 فسفو گلیسرک اسید است. (اولین محصول فتوسنتز در گیاهان) C3
تثبیت CO ₂ از دو طریق و در دو زمان	تثبیت CO ₂ از دو طریق و در دو مکان	تثبیت CO ₂ از یک طریق و در یک زمان و مکان
عدم تنفس نوری ولی سنتز مقداری گلیکولیت	سنتز کم گلیکولیت و تنفس نوری خیلی کم است	تنفس نوری خیلی زیاد انجام می‌شود
WUE در گیاهان CAM از همه بالاتر است	مقاومت بالا به شوری و املاح به بالا بودن راندمان مصرف آب WUE	مقاوم به شوری ولی راندمان مصرف آب پایین است
	عدم اشباع نوری	اشباع نوری در 1/2 تا 1/5 نور کامل خورشید (در ظهر)

دلایل عدم اشباع نوری C4

مقطع و تعداد آوندها در گیاهان C4 به مراتب بیش‌تر از C3 است یعنی دستگاه تولید فتوسنتز زیادتر است پس باعث می‌شود که عدم اشباع نوری به‌وجود بیاید و دیگری این که چون محل ساخت و ذخیره در C4 به آوندهای نزدیک‌تر هستند (چون در غلاف آوندی تولید می‌شود) زودتر تخلیه می‌شوند و می‌توانند مجدد نور را بگیرند، دیگری این که منبع تولید و ذخیره در C4 به مراتب بیش‌تر از C3 است و اینها باعث می‌شود که عدم اشباع نوری پیش‌آید. راندمان مصرف آب در گیاهان C4 بالاتر است. چرا؟

$$\text{WATER USE EFFICIENCY} = \frac{\text{CO}_2 \text{ جذب شده}}{\text{H}_2\text{O مصرف شده}} \text{ یا } \frac{\text{ماده خشک تولید به gr}}{\text{آب مصرفی kg}} = \text{WUE}$$

با تنگ کردن روزنه به وسیله گیاه برای گیاهان C3 صورت و مخرج کسر کاهش می‌یابد ولی در مورد گیاهان C4 صورت کسر خیلی جزئی کاهش می‌یابد (چون تا آخرین میزان CO₂ را می‌تواند مصرف کند) در صورتی که مخرج کسر به مقدار زیاد افت می‌کند و این یکی از دلایل مهم بالاتر بردن راندمان مصرف آب در C4 نسبت به C3 دیگری این که اختلاف غلظت گاز CO₂ در مزوفیل برگ و جو اطراف گیاه در مورد گیاهان C4 به مراتب بیش‌تر از C3 است به همین

دلیل با تنگ شدن روزنه گیاهان C4 با شدت و سرعت بیش‌تری CO2 را به داخل فضای برگ می‌کشند.

نقطه موازنه نوری (جبران نوری) LIGHT COMPENSATION:

شدت نوری است که در آن دو فرآیند فتوسنتز و تنفس برابر می‌شوند (یعنی شدت نوری است که CO2 جذب شده و دفع شده مساوی هستند) در این نقطه تبادلات گازی صفر است یعنی از روزنه هیچ چیز خارج و وارد نمی‌شود. فتوسنتز CO2 مورد نیاز خود را از طریق CO2 تولیدی در تنفس به‌دست می‌آورد و تنفس هم O2 مورد نیاز را از O2 تولیدی در فتوسنتز معمولاً مقداری بعد از طلوع خورشید این حالت اتفاق می‌افتد. بلافاصله در اثر فتوسنتز این نقطه از بین رفته فتوسنتز بیش‌تر می‌شود یا حتی در روزهای ابری تیره هم می‌تواند اتفاق بیفتد. (مدت رخ دادن نقطه موازنه نوری خیلی کوتاه است). در این نقطه فتوسنتز خالص (ظاهری) تنفس منهای فتوسنتز کل صفر است یعنی گیاه هیچ رشدی نمی‌کند.

$$R \text{ (تنفس)} - PG \text{ (کل)} = PN \text{ (فتوسنتز خالص)}$$

برای گیاهان سایه پسند 50-100 فوت کندل، برای گیاهان آبی 100-200 فوت کندل و برای گیاهان نور پسند هم 100-200 فوت کندل است. (1-2٪ نور خورشید در ظهر معادل 100-200 فوت کندل است) یعنی گیاهان سایه پسند زودتر از گیاهان نور پسند به نقطه موازی نوری می‌رسند.

(گیاهان سایه پسند کلروپلاست بیش‌تری دارند) معمولاً هرچه قدر حداکثر سرعت تبادل CO2 کم‌تر شود، شدت نوری که در آن برگ به حالت اشباع می‌رسد کم‌تر است.

CO2 COMPENSTION: غلظتی از CO2 که در آن غلظت میزان فتوسنتز و تنفس برابر می‌شود و همان خصوصیات نقطه موازنه نوری را دارند. CO2 COMPENSTATION برای گیاهان C3 حدود 50PPM است ولی برای گیاهان C4 نزدیک PPM است.

LIGHT COMPENSTION در گیاهان C3 با شدت نور کم‌تری و زودتر اتفاق می‌افتد (چون گیاهان C4 آنزیم روبیسکو کم‌تری دارند) چون گیاه C4 در شدت نور کم راندمان کم‌تری دارند لذا نقطه جبران نوری در آن‌ها نسبت به C3 بالاتر است (دیرتر رخ می‌دهد) هر گرم ماده خشک گیاهی حدود 450 میلی‌گرم کربن دارد بنابراین برای تشکیل هر گرم ماده خشک CO2 موجود در 2800 تا 3100 لیتر هم باید جذب شود و این در صورتی است که تمام CO2 موجود در حجم هوا توسط گیاه جذب شود ولی به‌طور کلی هر گرم ماده خشک ساخته شده در گیاه معادل 30-50 مترمکعب هوای آزاد

می باشد.

شدت فتوسنتز در شرایط مطلوب و در هر ساعت به ازاء هر گرم ماده خشک گیاهی برابر با 30-40 میلی گرم CO₂ است ولی در شرایط معمولی مقدار فتوسنتز 5-10٪ مقدار فوق است.

ضریب تعرق (نسبت تعرق):

تقریباً عکس WUE است یعنی لیتر آب مصرف شده Kg ماده خشک تولید شده که هر چقدر مقدار آن پایین تر باشد بهتر است و گیاه به خشکی مقاوم تر است که در C₃ بالاتر و بیش تر از C₄ است یعنی تعرق زیادتر است. هر عاملی که بدون افزایش تبخیر و تعرق محدودیت های رشدی گیاه را کاهش دهد باعث افزایش WUE و کاهش ضریب تعرق می گردد مثل کوددهی، کنترل علف های هرز و ذخیره آب و...

راندمان مصرف آب C₄ تقریباً دو برابر C₃ است ولی وقتی حرارت از 20 درجه سانتی گراد به 30-35 درجه سانتی گراد برسد اختلاف C₄ نسبت به C₃ زیاد شده به بیش از دو برابر می رسد.

تنفس RESPIRATION:

از دو قسمت اساسی تشکیل شده یکی گلیکولیز و دیگری سیکل کربس گلیکولیز نیاز به اکسیژن ندارد (خارج از غشاء میتوکندری انجام می شود یعنی در سیتوسول انجام می شود) در صورتی که سیکل کربس احتیاج به O₂ دارد پس در غشاء میتوکندری انجام می شود در مسیر گلیکولیز مواد بزرگ تر و مولکول های درشت تر به اجزاء ریزتر تجزیه شده مقداری انرژی تولید می کند ولی به اجزاء اولیه تشکیل دهنده مواد آلی تبدیل نمی شود به عبارتی راه گلیکولیز، شکستن ناقص مواد است در حالی که سیکل کربس مواد آلی به اجزاء اولیه تشکیل دهنده مثل CO₂ تبدیل می شوند. NADH تنها ماده انرژی زا است که فقط خاص میتوکندری است و در کلروپلاست وجود ندارند.

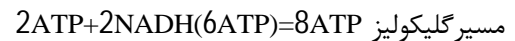
در گلیکولیز نوکلئوتیدهای احیاء شده و ATP به وجود می آیند بدین ترتیب انرژی لازم برای انجام کار در سلول فراهم می شود.

سیکل کربس

مسیر گلیکولیز (مسیر EMP) توسط 10 آنزیم کاتالیزه می شود چون اکسیژن مصرف نمی شود در نتیجه CO₂ هم خارج نمی شود. این مسیر ATP₁₀ تولید می کند ولی چون خودش 2ATP را مصرف می کند بنابراین حاصل واکنش های گلیکولیز 8 ملکول ATP است. اولین ماده ای که وارد سیکل کربس می شود یک ماده سه کربنه به نام اسید پیروویک

است. که از واکنش‌های گلیکولیز تولید می‌شود. کل انرژی که از سیکل کربس خارج می‌شود 30ATP است. انرژی پتانسیل مواد تولیدی در فتوسنتز باید 673KCAL باشد ولی انرژی بالفعل 456KCAL است یعنی راندمان نقش 68٪ است. (سیکل کربس دو نقش دارد یکی تولید مواد حد واسط گلیکولیزی که در ساخته شدن ترکیبات مهم آلی به کار می‌رود و دیگری تولید مولکول‌های پرا انرژی (ATP) پروتئین‌ها جزء در موارد خاص به ندرت در مرحله تنفس مورد استفاده قرار می‌گیرند.

جائی که CO₂ آزاد می‌شود انرژی زیادی تولید می‌شود ولی جائی که CO₂ آزاد نمی‌شود انرژی تولیدی کم است.



پس کل فرایند تنفس حدود 38ATP (از اکسیداسیون کامل یک مول گلوکز 38 مول ATP تولید می‌شود) تولید می‌کند. هر مولکول ATP حدود 12 کیلوکالری انرژی دارد.

$$38 \times 12 = 456\text{KCAL} \Rightarrow \frac{456}{673} \times 100 = \%68$$

عوامل مؤثر تنفس:

1- ویژگی‌های پروتوپلاسم: در داخل سلول‌های گیاهی تعداد میتوکندری متفاوت است و هر قدر این تعداد بالاتر باشد میزان تنفس هم بیشتر است از طرفی پروتوپلاسم‌های جوان که در بافت‌ها و سلول‌های جوان قرار دارند تنفس بیش‌تری نسبت به بافت‌های پیر انجام می‌دهند. یک همبستگی میان نسبت پروتوپلاسم یک بافت و تنفس وجود دارد مثلاً بافت‌های مریستمی که بالاترین تنفس را دارند نسبت پروتوپلاسم هم در آن‌ها بالاست. (و بافت‌های بالغ که از نظر فتوسنتز فعال‌ترند نسبت پروتوپلاسم کم‌تری دارند).

2- درجه حرارت: دما تا یک حد هر چقدر زیاد شود تنفس را افزایش می‌دهد و هرچه پایین برود کم می‌شود. نقش بسیار مهم حرارت بر تنفس از طریق افزایش یا کاهش دادن فعالیت آنزیم‌های مؤثر در تنفس می‌باشد. در حرارت‌های خیلی بالا آنزیم‌ها غیرفعال شده پس تنفس از بین می‌رود و در حرارت خیلی پایین هم تنفس غیرمحسوس می‌شود (فعالیت آنزیم‌ها به شدت کم می‌شود) در مورد گیاهچه جوان نخود آزمایشات نشان داده‌اند که هر چه دما از صفر به طرف 45C افزایش یابد تنفس هم شدید می‌شود و از حرارت صفر به پایین تنفس بسیار ضعیف و غیرمحسوس ولی تا حرارت‌های منفی 20 درجه سانتی‌گراد نیز تنفس بسیار ضعیفی گزارش شده است. در مورد غده سیب‌زمینی، در چند

درجه بالاتر از صفر، تنفس کم‌تر از صفر درجه سانتی‌گراد است یعنی در دمای 4-2 درجه سانتی‌گراد تنفس کم‌تر از 0 درجه سانتی‌گراد است.

(چون در دمای صفر درجه، مقدار بسیار زیادی از نشاسته به گلوکز تبدیل می‌شود (یعنی در این حالت سوبسترات تنفسی عامل محدود کننده شدت تنفس است و با تولید گلوکز در دمای 0 درجه سانتی‌گراد شدت تنفس زیاد می‌شود) و چون گلوکز ریزتر است، سریع‌تر سوخته و تنفس بیش‌تر می‌شود. تقریباً به ازاء هر 10 درجه سانتی‌گراد افزایش دما میزان تنفس دو برابر می‌شود.

3- میزان مواد غذایی: هرچه مواد غذایی سلول‌های گیاهی افزایش یابد به خصوص کربوهیدرات‌ها، تنفس زیاد می‌شود تا جایی که 100 گرم برگ لوبیا در تاریکی رشد کرده (کمبود کربوهیدرات داشته است) فقط $89/6$ میلی‌گرم CO_2 در حرارت معمولی و در هر ساعت آزاد کرده است ولی وقتی گیاه در محلول ساکاروز قرار گرفت میزان CO_2 تولید شده $147/8$ میلی‌گرم افزایش یافت و این نشان می‌دهد که در حالت دوم قند قابل دسترس شدت تنفس را به همراه داشته است. قندهای هگزوز معمولی‌ترین سوبسترانی هستند که درون سلول گیاهان عالی اکسیده می‌شوند و اگر مقدار آن‌ها زیاد باشد تنفس هم بیش‌تر می‌شود.

4- غلظت گاز: CO_2 و O_2 تغییرات غلظت O_2 و CO_2 در محیط خیلی محسوس نیست و در حد 5٪ تغییر در میزان آن‌ها، افزایش یا کاهش محسوسی در تنفس دیده نشده است. در مورد غده‌های سیب‌زمینی تغییرات غلظت O_2 محیط از $6/2$ تا $98/9$ ٪ میزان تنفس تقریباً یکسان بوده است. غلظت O_2 اگر کم‌تر از 2٪ باشد تنفس از نظر نیاز به O_2 اشباع می‌شود.

5- آب موجود در بافت‌ها: آب موجود در بافت‌ها با میزان تنفس ارتباط دارد به طوری که بذوری که تا حدود 16٪ رطوبت دارند تنفس بسیار کمی انجام می‌دهند ولی از 17٪ به بالا شدت تنفس چند برابر افزایش می‌یابد از طرفی کاهش آب درون بافت‌های گیاه زنده و پژمردگی آن افزایش تنفس را به همراه دارد. بنابراین گیاهان در حال تنش رطوبتی، تنفس بیش‌تری از گیاهان بدون تنش انجام می‌دهند. (در حالت پژمردگی، نشاسته به قند تبدیل می‌شود).

اثرات نور:

نور از دو طریق تنفس را افزایش می‌دهد یکی از طریق تأثیر بر درجه حرارت و دیگری از طریق تأثیر بر تنفس نوری گیاه بنابراین در شدت نورهای بالا از یک طرف با افزایش حرارت تنفس شدید شده از طرف دیگر منجر به تبدیل فرآیند

فتوسنتز به تنفس نوری می‌گردد.

صدمات مکانیکی:

استرس ناشی از عوامل مختلف، زخم شدن اندام گیاه و هر عامل که در گیاه ایجاد تنش کند باعث افزایش تنفس می‌گردد به عنوان مثال، زخمی شدن و بریده شدن ساقه گیاهانی که چند چین برداشت می‌شوند. برگ‌های چیده شده چای و توتون و سبزیجات که نوعی استرس رطوبتی در گیاه ایجاد می‌کنند منجر به افزایش تنفس می‌شوند. در غده‌های سیب‌زمینی ایجاد خراش تنفس را برای مدتی افزایش داده بعد از مدتی به تعادل می‌رسد پس استفاده از علف‌کش‌ها، روش شدید باد، سوراخ شدن برگ‌ها در اثر شن‌های روان از بین رفتن پارانشیم برگ از طریق حشرات، شوری خاک و انواع تنش‌ها باعث افزایش تنفس می‌شوند.

نقل و انتقال مواد در داخل گیاهان

جذب فعال:

جذبی است که به واسطه مصرف انرژی توسط سلول یا بافت معینی در جهت دریافت آب، مواد غذایی یا معدنی صورت می‌گیرد، جذب فعال برخلاف شیب غلظت انجام می‌شود. جذب آب از این طریق انجام نمی‌شود.

جذب غیرفعال:

اگر جذب یا نقل و انتقال مواد براساس اختلاف پتانسیل (شیمیایی، غلظت، اسمزی و...) انجام شود و هیچ‌گونه انرژی مصرف نشود یعنی در جهت شیب غلظت و از محیط‌های با پتانسیل بالاتر به پتانسیلی پایین‌تر انجام شود می‌گوییم که جذب غیرفعال است. مثلاً جذب آب توسط تارهای کشنده از محلول خاک به خاطر پتانسیل منفی‌تر تار کشنده نسبت به محلول خارک انجام شود می‌گوییم که جذب غیرفعال است.

و در آوند چوبی به طرف بالا هدایت می‌شود (مواد محلول هم). تعرق در جذب غیرفعال مؤثر است مثلاً هر جا که تراکم بودن در محیط ریشه زیاد باشد شدت جذب یون تحت تأثیر شدت تعرق است و اگر تراکم پایین باشد تعرق بی‌تأثیر است.

توزیع مواد فتوسنتزی از مرحله بذری تا زمانی که گیاه اثر تروف شود (یعنی فتوسنتز آن بیش از تنفس شود) از سمت بذر و لپه‌ها به سایر اندام‌های گیاهی است. برگ‌های جوان نیز تا هنگامی که اندازه آن‌ها 40 تا 50 درصد اندازه نهایی آن‌ها برسد واردکننده مواد فتوسنتزی هستند ولی بعد آن به صادرکننده مواد فتوسنتزی تبدیل می‌شوند. مواد فتوسنتزی

علاوه بر ساختمان سازی در قسمت های مختلف گیاه نیز ذخیره می شوند و سپس مورد استفاده قرار می گیرند. مثلاً در گیاهان یکسانه بیش تر مواد فتوسنتزی در ساقه و برگ ذخیره می شوند و در مراحل گل دهی و پر شدن دانه این مواد ذخیره شده به دانه انتقال می یابند و در گیاهان دو ساله مانند چغندر قند در سال اول مواد فتوسنتزی در ریشه ذخیره شده و در سال دوم به ساقه گل دهنده انتقال می یابد.

بذر که مواد فتوسنتزی ذخیره شده گیاه سال قبل می باشد بعد از قرار گرفتن در شرایط مناسب جوانه زنی ذخائر خود را شکسته و جهت ساخت ساختمان گیاهچه جوان مصرف می کند، بخشی از این ذخائر برای تأمین انرژی شکسته شده، بخشی برای سلول سازی ریشه مصرف می شود و بخشی دیگر به ترکیبات متفاوت درون سلول های جوان تبدیل می شود بعد از مدتی برگ اولیه گیاهچه جوان با خروج از خاک و دریافت نور خورشید فتوسنتز خود را در جهت ساخت مواد آغاز می کند.

در ابتدای انجام فتوسنتز گیاه هتروتروف بوده یعنی بخش اندکی از نیاز خود را به وسیله برگ جوان ساخته مابقی را از ذخائر بذر دریافت می کند. به تدریج با گسترش سطح برگ و افزایش تعداد برگ میزان مواد ساخته شده از فتوسنتز جاری بالا می رود تا جایی که مواد فتوسنتزی ساخته شده گیاه، تنفس شبانه روزی گیاه را جبران می کند و در این مرحله گیاه جوان اتروترف شده است در ادامه رشد و با توسعه بیش تر برگ های موجود و افزایش کارایی فتوسنتز در جذب نور خورشید میزان فتوسنتز بیش تر از تنفس شبانه روز می شود این مواد مازاد را گیاه در ابتدا به منظور توسعه ساختمان خود در قسمت هوایی و زیرزمینی اختصاص می دهد مثلاً ریشه را توسعه عرضی و عمقی داده برگ جدید تولید کرده، برگ های قبلی را گسترش می دهد تا جایی که بخش اعظمی از پیکره خود را تأمین کند به طوری که در تکمیل بخش پایانی ساختمانی گیاه، ذخیره مواد فتوسنتزی نیز که مازاد بر ساختمان سازی گیاه می باشد شروع می شود این مواد در برگ های مسن تر، ساقه (گیاهان یک ساله) و یا در ریشه و اندام زیرزمینی (2ساله) و پیازدارها و غده ای ذخیره می شود. به طوری که مخازن موقت ذخیره گیاه براساس سن خود، حجم ذخیره مواد بالاتری هم دارند این فرآیند تا مرحله تشکیل گل و گرده افشانی ادامه می یابد. بعد از گرده افشانی ذخائر فتوسنتزی از ذخائر موقت به سمت مخزن اصلی (دانه و میوه) منتقل و ذخیره می شود که هدف نهائی گیاه در جهت حفظ نسل را برآورده می کند. (انتقال فعال یک مولکول یا بون خودبه خود انجام نمی شود و جهت آن هم ایجاد تعادل در داخل و خارج سلول از نظر غلظت نیست. عامل انتقال فعال اساساً متابولیکی است تا فیزیکی.)

تست‌های طبقه‌بندی شده فصل هشتم

1- تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی ترکیباتی هستند که:

- (1) فقط سبب واکنش گیاه به تشعشع خورشیدی می‌شوند.
- (2) اغلب در برگ گیاه تولید شده، و به سایر اندام‌های گیاه منتقل می‌شوند.
- (3) قابلیت افزایش سرعت بسیاری از فرآیندها و مراحل نمو گیاه را دارند.
- (4) قابلیت افزایش و کاهش بسیاری از فرآیندها و مراحل رشد و نمو گیاه را دارند.

2- کدام یک از موارد زیر می‌تواند جایگزین تابش نور در جوانه‌زنی بذور فتوبلاست گردد؟

- | | |
|------------------|----------------------|
| (1) آبسیسیک اسید | (2) اسید تری‌ژیبرلیک |
| (3) اکسین | (4) سیتوکینین |

3- نام هورمونی که از طریق کاهش طول ساقه بر عملکرد غلات می‌افزاید و نام ترکیب شیمیایی و تجاری آن

به ترتیب عبارتند از:

- | | |
|------------------------------|-------------------------|
| (1) اسید آبسیسیک و کلرومکوات | (2) کومارین و اتفون |
| (3) اتیلن و اتفون | (4) سایکوسل و کلورمکوات |

4- نقش هورمون‌های گیاهی در فرآیند جوانه‌زنی چه می‌باشد؟

- (1) ابسیسیک اسید فعال کردن آنزیم‌های هضم سیتوکینین طویل شدن سلول‌ها، جیبرلین تحریک تقسیم سلولی
- (2) اکسین تحریک تقسیم سلولی، جیبرلین بیدار شدن بذر از خواب، ابسیسیک اسید تحریک طویل شدن سلول‌ها
- (3) جیبرلین فعال شدن آنزیم‌های هضم ابسیسیک اسید بیدای بذر از خواب، اکسین طویل شدن سلول‌ها
- (4) جیبرلین باعث فعال شدن آنزیم‌های هضم، سیتوکینین تحریک تقسیم سلولی، اکسین طویل شدن غلاف ریشه‌چه و ساقه‌چه

5- اثر سرما در به ساقه رفتن گونه‌ای گیاهی نظیر چغندر قند به فعالیت کدام یک از هورمون‌ها مربوط

می‌شود؟

- | | |
|------------------|------------------------|
| (1) اسید جیبرلیک | (2) اسید اندول استیک |
| (3) اسید ابسیسیک | (4) اسید اندول بوتیریک |

6- در نوک ریشه‌ها هورمون ساخته می‌شود و از راه آوند به شاخساره می‌رسد.

- (1) اسید آبسسیک - آبکشی
 (2) اکسین - آبکشی
 (3) جیبرالین - چوبی
 (4) سیتوکینین - چوبی

7- علت ارتفاع کم ساقه در بوته‌های ارقام پاکوتاه غلات کدام است؟

- (1) وجود ژن مقاومت به بیماری
 (2) وجود ژن کاهش دهنده جذب نیتروژن
 (3) وجود ژن کاهش دهنده سطح جیبرالین
 (4) وجود ژن تحریک کننده تولید هورمون سیتوکینین

8- در جوانه‌زنی بذور نیازمند نور کاربرد کدام یک می‌تواند نیاز نوری را تأمین و برطرف نماید؟

- (1) IAA (2) اتیلن (3) سیتوکینین (4) GA₃

9- محل ساخت هورمون سیتوکینین کجاست و انتقال آن تابع کدام پدیده است؟

- (1) نوک ریشه، تعرق
 (2) نوک ساقه، انتقال توده‌ای
 (3) نوک ریشه، فشار ریشه‌ای
 (4) نوک ساقه، تعرق

10- کدام یک از تغییرات زیر بیان صحیحی از علت افزایش تعداد پنجه در غلات است؟

- (1) افزایش نسبت $\frac{cyt}{IAA}$
 (2) افزایش میزان IAA
 (3) کاهش نسبت $\frac{IAA}{cyt}$
 (4) کاهش میزان cyt

11- در جوانه‌زنی بذور فتوپلاست، کدام یک از موارد زیر می‌تواند جایگزین اثرات نور گردد؟

- (1) اتیلن
 (2) IAA (پندول - 3 - استیک اسید)
 (3) PAA (فنیل استیک اسید)
 (4) GA₃ (تری ژبیرلیک اسید)

12- کاهش طول دوره تقسیم سلولی در مریستم‌ها مکانیزم اثر کدام یک از مواد تنظیم کننده رشد است؟

- (1) GA
 (2) ABA
 (3) Cyt
 (4) Jasmonates

13- در فرآیند جوانه‌زنی بذر، اولین هورمونی که ایفای نقش می‌کند، کدام است؟

- (1) آکسین (2) جیبرلین (3) سیتوکینین (4) ABA

14- در کدام یک از موارد زیر دو تغییر ذکر شده به ترتیب سبب ایجاد ریشه جدید و جلوگیری از ریشه‌زایی می‌گردد؟

- (1) افزایش GA و افزایش ABA (2) افزایش GA و کاهش ABA
(3) افزایش ABA و افزایش IAA (4) افزایش GA و کاهش IAA

15- هورمون سیتوکینین (CK) در ساخته می‌شود و از راه منتقل می‌گردد.

- (1) نوک ساقه‌ها - آوند آبکشی (2) نوک ریشه‌ها - آوند آبکشی
(3) نوک ریشه‌ها - آوند چوبی (4) نوک ساقه‌ها - آوند چوبی

16- در گیاه در حال تنش خشکی:

- (1) غلظت CA_3 زیاد و غلظت ABA کم است.
(2) غلظت ABA زیاد و میزان پرولین نیز بالاست.
(3) غلظت IAA زیاد و غلظت GA_3 نیز بالاست.
(4) میزان ABA کم و غلظت پرولین بالاست.

17- کدام هورمون باعث بسته شدن روزنه‌های برگ می‌شود؟

- (1) آبسایسیک اسید (ABA) (2) اکسین
(3) اتیلن (4) سیاتوکاینین

18- جهت حرکت اکسین در ساقه و ریشه چگونه است؟

- (1) در زمان رشد سریع ریشه، حرکت در هر دو ارگان روبه پایین و در زمان گل‌دهی و میوه‌دهی حرکت در هر دو ارگان روبه بالاست.
(2) بسته به نیاز اکسین در اندام هوایی و ریشه دارد و جهت حرکت خاصی ندارد.
(3) در ساقه و ریشه هر دو همیشه روبه پایین
(4) در ساقه از بالا به پایین و در ریشه از پایین به بالا

19- محل اصلی سنتز سیتوکنین کجاست؟

- 1) مریستم انتهایی اندام هوایی
- 2) مریستم انتهایی ریشه
- 3) گل آذین‌ها
- 4) مریستم‌های میان بافتی

20- طی فرایند رسیدن میوه کدام یک از رویدادها صحیح است؟

- 1) کاهش تولید اتیلن و کاهش نشاسته
- 2) افزایش مقدار نشاسته نسبت به قند و کاهش تولید اتیلن
- 3) کاهش مقدار نشاسته نسبت به قند و افزایش تولید اکسین
- 4) افزایش تولید اکسین و کاهش مقدار نشاسته نسبت به قند

پاسخ تشریحی تست‌های طبقه‌بندی شده فصل هشتم

- 1- گزینه‌ی «4» صحیح است.
هورمون‌ها قابلیت افزایش و کاهش بسیاری از فرآیندها و مراحل رشد و نمو گیاه را دارا هستند.
- 2- گزینه‌ی «2» صحیح است.
بر اثر تابش نور اسید تری ژبیرلیک در بذور نیازمند به نور (فتوپلاستیک) فعال می‌شود.
- 3- گزینه‌ی «3» صحیح است.
اتیلن طول ساقه غلات را کاهش می‌دهد و نام تجاری آن اتفون است.
- 4- گزینه‌ی «4» صحیح است.
جیبرلین سبب فعال شدن و تولید آنزیم‌های هضم، سیتوکینین تحریک تقسیم سلولی، اکسین طویل نمودن غلاف ریشه‌چه و ساقه‌چه و اسید آسبیزیک سبب ایجاد خواب بذر می‌شود.
- 5- گزینه‌ی «1» صحیح است.
هورمون جیبرلین می‌تواند جایگزین سرما در به ساقه رفتن برخی گونه‌های گیاهی نظیر چغندر قند شود.
- 6- گزینه‌ی «4» صحیح است.
سیتوکینین هورمونی است که در نوک ریشه‌ها ساخته می‌شود و از طریق آوند چوبی به شاخساره و اندام هوایی منتقل می‌شود.
- 7- گزینه‌ی «3» صحیح است.
در بوته‌های ارقام پاکوتاه غلات به دلیل وجود ژن کاهش دهنده سطح جیبرالین، میانگره‌ها رشد کمی داشته و ارتفاع ساقه کوتاه می‌باشد.
- 8- گزینه‌ی «4» صحیح است.
برای جوانه‌زدن بذور نیازمند نور (بذور فتوبلاستیک) GA_3 می‌تواند جایگزین نیاز نوری شود.
- 9- گزینه‌ی «1» صحیح است.
مریستم انتهایی ریشه (نوک ریشه) محل اصلی ساخت سیتوکینین می‌باشد و سیتوکینین تولیدی توسط جریان تعلق از طریق آوندهای چوبی به اندام‌های هوایی منتقل می‌شود.

10- گزینه‌ی «3» صحیح است.

در غلات کاهش نسبت اکسین به سیتوکینین سبب افزایش تعداد پنجه می‌شود.

11- گزینه‌ی «4» صحیح است.

جیبرلین در بذور فتوبلاستیک (بذور نیازمند به نور برای جوانه‌زنی) می‌تواند جایگزین نور قرمز و سبب جوانه‌زنی این بذور گردد.

12- گزینه‌ی «1» صحیح است.

جیبرلین هورمونی است که تقسیم سلولی و طویل شدن سلول‌ها را افزایش می‌دهد و طول دوره تقسیم سلولی را کاهش می‌دهد.

13- گزینه‌ی «2» صحیح است.

در فرآیند جوانه‌زنی بذور جیبرلین اولین هورمون تولیدی است که پس از جذب آب در جنین بذر تولید می‌شود و سبب تولید آنزیم‌های هیدرولیزکننده در لایه آلورون می‌شود. در مراحل بعدی سیتوکینین و اکسین تولید می‌شود که به ترتیب سبب تحریک تقسیم سلولی و رشد سلول می‌شوند.

14- گزینه‌ی «1» صحیح است.

افزایش اسید آبسازیک از ریشه‌زایی جلوگیری می‌کند در حالی که GA (جیبرلین) محرک ریشه‌زایی محسوب می‌شود.

15- گزینه‌ی «3» صحیح است.

سیتوکینین هورمونی است که در نوک ریشه‌ها ساخته می‌شود و از طریق آوند چوبی به اندام هوایی منتقل می‌شود.

16- گزینه‌ی «2» صحیح است.

غلظت ABA در زمان تنش خشکی بالا می‌رود که منجر به کنترل و کاهش تعرق گیاهی شده که از هدرروی آب از روزنه جلوگیری می‌شود. در این شرایط تنش خشکی، یکی از واکنش‌های مهم گیاهی، کاهش در پتانسیل اسمزی (منفی‌تر شدن) در اثر تجمع مواد محلول است که به آن تنظیم اسمزی می‌گویند. به علت منفی‌تر شدن پتانسیل آب برگ، آب به داخل برگ حرکت کرده و در نتیجه تورم سلولی حفظ می‌شود. مواد محلولی که در جریان تنظیم اسمزی مورد استفاده قرار می‌گیرند شامل انواعی از یون‌های معدنی (به ویژه پتاسیم)، قندها و اسیدهای آمینه‌اند. اسید آمینه‌ای که به‌ویژه موقع تنش تجمع می‌یابد، پرولین نام دارد.

17- گزینهی «1» صحیح است.

اسید آبسایسیک (ABA) در بسته شدن روزنه‌ها درخالت مستقیم دارد. (رجوع به سؤال 1)

18- گزینهی «4» صحیح است.

جهت حرکت اکسین در گیاه یک‌طرفه است که در ریشه این حرکت از پایین به بالا و در ساقه برعکس می‌باشد.

19- گزینهی «2» صحیح است.

محل اصلی سنتز سیتوکنین‌ها در گیاه مریستم انتهایی ریشه می‌باشد و از آن‌جا به نقاط مورد نیاز در گیاه ارسال می‌شوند.

20- گزینهی «4» صحیح است.

در زمان رسیدگی میوه به‌خصوص در میوه‌های کلیماتریک غلظت گاز اتیلن بالا می‌رود و از طرف دیگر نشاسته موجود در گیاه تجزیه شده و درصد قند در گیاه بالاتر می‌رود.

فصل نهم – جوانه‌زنی و گل‌دهی در گیاهان

بذر و قسمت‌های آن

بذر یک رابط زنده بین والدین و نتایج بوده و عامل اصلی انتشار گیاه از یک محیط به محیط دیگر می‌باشد که سبب تداوم نسل‌ها می‌شود. از نظر بیولوژیکی بذر تخمک رسیده و بارور است که قابلیت رشد و تبدیل شدن به یک گیاه کامل را دارد. بذر از نظر زراعت یک میوه خشک و ناشکوفاست که می‌تواند دارای یک، دو یا چند تخمک باشد. بذرها از نظر خصوصیات فیزیکی مانند رنگ، شکل، اندازه و خصوصیات بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی دارای تنوع بسیار زیادی هستند.

یک بذر رسیده دارای چهار جزء اساسی است که برای حیات بذر ضروری می‌باشند، این اجزاء عبارتند از:

1- پوسته بذر (Testa):

پوسته بذر یا تستا پوشش محافظ بذر است که از پوشش‌های خارجی تخمدان تشکیل شده است و قسمت‌های داخلی مانند جنین را در برابر عوامل محیطی حفظ می‌نماید. پوسته بذر نقش مهمی در فرآیند آب‌گیری بذر طی فرایند جوانه‌زنی دارد و

2- جنین (Embryo):

یک گیاه جنینی یا اسپوروفیت است و شامل محور جنینی، هیپوکوتیل و یک یا دو عدد لپه است. محور جنینی شامل پلومیول و ریشه‌چه است. پلومیول به‌وجود آورنده بخش هوایی و ریشه‌چه به‌وجود آورنده ریشه‌ها است. اندازه لپه‌ها در گیاهان مختلف متفاوت است. به عنوان مثال در حبوبات لپه‌ها بیش از 90٪ وزن بذر را شامل می‌شوند، ولی در خانواده گرامینه لپه‌ها بسیار کوچک بوده و در ذخیره مواد نقش بسیار کمی دارند و نقش آن‌ها انتقال مواد هیدرولیز شده طی جوانه‌زنی به جنین است. در گرامینه‌ها، لپه محل ذخیره چربی و روغن است. در گیاهان تک‌لپه مانند گندم به لپه، اسکوتلوم (Scutelume) یا سیرچه و در دولپه‌ای کوتیلدون (Cotyledon) گویند. به‌طور کلی وظیفه اسکوتلوم در تک‌لپه‌ای‌ها قابل انتقال سازی مواد غذایی و جذب آن‌ها طی فرایند جوانه‌زنی است. ولی لپه‌ها در دولپه‌ای‌ها مواد غذایی مورد نیاز جوانه‌زنی را تأمین می‌کنند.

در تک‌لپه‌ای‌ها به غلاف اولین برگ یا همان غلاف ساقه‌چه، کولئوپتیل (Coleoptile) و به غلاف ریشه‌چه کولئوریز (Coleorhiz) گویند. هرچه طول کولئوپتیل افزایش یابد، درصد خروج گیاه‌چه از خاک نیز افزایش می‌یابد.

3- آنزیم‌ها و هورمون‌ها

در حیات و جوانه‌زنی بذر نقش مهمی دارند. آنزیم‌ها سبب هضم مواد ذخیره‌ای می‌شوند که این مواد برای ساخت بافت‌های جدید در طی جوانه‌زنی بذر مورد استفاده قرار می‌گیرند. هورمون‌ها نیز می‌توانند سبب تحریک ساخت آنزیم‌ها و یا ایجاد حالت سکون (Quiescent) یا استراحت در بذر خشک شوند که این پدیده برای بقاء گیاه از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است. میزان رطوبت و سرعت فعالیت‌های متابولیکی بذر در حالت سکون حدود 10 درصد و یا کمتر از میزان رطوبت و فعالیت‌های متابولیکی بافت‌های گیاهی است.

4- مواد ذخیره‌ای

تأمین‌کننده مواد مورد نیاز جنین تا زمان مستقل شدن و تبدیل آن به یک گیاه کامل فتوسنتزکننده است.

ساختمان‌های ذخیره‌ای بذر

مواد غذایی در سه قسمت بذر ذخیره می‌شوند:

آندوسپرم

بذوری که مواد ذخیره‌ای آن‌ها در آندوسپرم ذخیره می‌شود را آندوسپرم‌داران گویند. آندوسپرم از ترکیب یک هسته قطبی با هسته نر دانه‌گرده حاصل می‌شود، بنابراین آندوسپرم 3n می‌باشد. در بیش‌تر تک‌لپه‌ای‌ها و غلات آندوسپرم واحد اصلی و ساختمان بذر است و بخش وسیعی از بذر می‌باشد. در بیش‌تر تک‌لپه‌ای‌ها و غلات آندوسپرم واحد اصلی و ساختمان بذر است و بخشی وسیعی از بذر را تشکیل می‌دهد و تا زمان بلوغ بذر حفظ می‌شود. آندوسپرم در بذر آندوسپرم‌داران از سلول‌های غیرزنده حاوی نشاسته، پروتئین و مقدار کمی چربی تشکیل شده است. در بذور برخی از تک‌لپه‌ای‌ها به‌خصوص غلات، آندوسپرم توسط یک یا چند لایه از سلول‌های زنده به‌نام آلورون پوشیده شده است. لایه آلورون خارجی‌ترین لایه آندوسپرم است که دارای سلول‌های متراکم و زنده بوده و دارای اجسام پروتئینی زیادی می‌باشد. لایه آلورون بیش‌تر دارای اهمیت فیزیولوژیکی و شیمیایی می‌باشد و در فرایند جوانه‌زنی و پر شدن دانه نقش زیادی دارد.

در بیش‌تر گیاهان دولپه‌ای قمستی و یا همه آندوسپرم توسط جنین (به‌خصوص لپه‌ها و برگ‌های بذر) مصرف می‌شود. از گیاهان آندوسپرم‌دار می‌توان به گیاهان خانواده غلات، گوجه‌فرنگی، کرچک و گندم سیاه اشاره کرد.

پریسپرم

در بذوری هستند که مواد ذخیره‌ای آن‌ها در پریسپرم ذخیره شده است. پریسپرم قسمتی از بافت خورش است که رشد و توسعه پیدا کرده است. از جمله این بذور می‌توان به چغندر قند، قهوه و یوکا اشاره کرد.

جنین

مواد ذخیره‌ای آن‌ها در لپه‌ها که قسمتی از جنین است ذخیره می‌شود. جنین از ترکیب یک دانه گرده با یک عدد تخمک به وجود می‌آید و بنابراین جین $2n$ می‌باشد. از گیاهانی که مواد غذایی آن‌ها در جنین ذخیره می‌شود می‌توان به انواع حبوبات نظیر لوبیا، سویا، نخود و عدس اشاره کرد.

هر کدام از ساختمان‌های ذخیره‌ای می‌توانند ساختمان اولیه یا تنها ساختمان ذخیره‌ای بذر باشند به‌طور مثال در دانه ذرت کربوهیدرات‌ها و پروتئین‌ها در آندوسپرم و چربی‌ها در جنین ذخیره می‌شوند.

دانه‌های استثنایی

گندمیان و برخی از گیاهان دولپه‌ای حقیقی تولید نمی‌کنند. در گیاهان چمنی پریکارپ (دیواره تخمدان‌ها) و تستا (دیواره تخک به هم‌دیگر متصل می‌شوند و پوشش دانه را تشکیل می‌دهند. بنابراین میوه که تخمک منفرد است بدون این که شکوفا شود، خشک شده و به آن گندمه (Caryopsis) گفته می‌شود. اما آگاهی پریکارپ و تستا ترکیب نمی‌شوند و دانه به صورت یک میوه خشک و ناشکوفا است که به آن آکین (Achene) گفته می‌شود مثل آفتابگردان. گاهی بذر نیز تجمعی از میوه‌های خشک است که در قاعده به یکدیگر متصل شده‌اند نظیر بذور پلی‌ژرم چغندر قند.

نکته: لایه آلورون خارجی‌ترین لایه آندوسپرم است که از سلول‌های زنده و متراکم تشکیل شده است و دارای مقادیر زیادی پروتئین می‌باشد. در تک لپه‌ای‌ها محل ذخیره پروتئین لایه آلورون است.

مراحل رشد دانه

- 1- مرحله رشد آهسته
- 2- مرحله رشد سریع
- 3- مرحله رسیدگی بذر

مرحله رشد آهستگی (Layphase)

در این مرحله تنها تعداد سلول‌ها (آندوسپرمی) افزایش می‌یابد. ولی وزن دانه زیاد افزایش پیدا نمی‌کند. در این مرحله تنها 3 تا 5 درصد وزن نهایی دانه تشکیل می‌شود. به دلیل که بیش‌ترین تقسیم سلول‌های آندوسپرمی در این مرحله صورت می‌گیرد و از طرفی بین تعداد سلول‌های آندوسپرمی و وزن دانه همبستگی مثبت بالایی وجود دارد، بنابراین این مرحله در ایجا دانه‌هایی با پتانسیل وزن بالا نقش زیادی دارد. عواملی نظیر تنش خشکی و یا ایجاد سایه‌اندازی از یک هفته قبل از گل‌دهی تا یک هفته بعد از آن موجب کاهش تعداد سلول‌های آندوسپرمی و در نتیجه کاهش وزن دانه‌ها می‌شود، هم‌چنین به دلیل این که طول دوره تولید سلول‌های آندوسپرمی کوتاه است و بعد از رفع تنش نیز تعداد سلول‌های آندوسپرمی دیگر نمی‌توانند افزایش یابند، در نتیجه وزن دانه دچار کاهش شدیدی می‌شود.

مرحله رشد سریع (loyphase)

در این مرحله رشد دانه به‌صورت خطی است و بیش از 90 درصد وزن دانه تأمین می‌شود. رشد سریع زمانی به‌طور مطلوب آغاز می‌شود که غلظت هورمون سیتوکینین در دانه در حال رشد به میزان معینی برسد. اگر در زمان پر شدن دانه رطوبت نسبی دانه بالا باشد دانه‌ها کوچک و چروکیده می‌شوند، به دلیل این که در این حالت تعرق به شدت کاهش می‌یابد و از آنجایی که سیتوکینین در ریشه‌ها ساخته می‌شود و از طریق کانال تعرق در شیره خام عناصر اوندی به دانه‌ها منتقل می‌گردد. بنابراین با کاهش تعرق سیتوکینین با سرعت کم‌تری به دانه‌ها منتقل شده و میزان آن در دانه‌ها کاهش می‌یابد.

مرحله رسیدگی (Maturity Phase)

در این مرحله حدود 5 تا 6 درصد وزن نهایی دانه تشکیل می‌شود و وقایعی اتفاق می‌افتد که برای تنازع بقاء دانه اهمیت دارند که این وقایع عبارتند از:

1- کاهش سریع رطوبت دانه که موجب کاهش سرعت تنفس می‌شود و دانه با ذخیره بیش‌تری می‌تواند ادامه حیات دهد. هر چه رطوبت دانه کم‌تر باشد مقاومت نسبی آن به شرایط نامساعد نظیر آفات و امراض و درجه حرارت‌های بالا و پایین افزایش می‌یابد.

2- مکانیسم‌های خواب نیز در این مرحله اتفاق می‌افتد به‌طور مثال ضخیم شدن پوسته بذر، شرح ABA بر روی پوسته بذر، تشکیل مواد مومی بر روی پوسته بذر جهت جلوگیری از نفوذ اکسیژن.

3- متابولیسم مواد نیز در این مرحله ادامه دارند و ترکیبات آلی زیادی نیز در این مرحله ساخته می‌شوند. بنابراین این مرحله از نظر کیفی برای دانه حائز اهمیت می‌باشد.

به‌طور کلی مرحله آخر دوره پر شدن دانه را **رسیدگی** گویند که هرچه طول این دوره طولانی‌تری باشد، مواد فتوسنتزی بیش‌تری در دانه ذخیره خواهد شد و در نهایت عملکرد دانه بیش‌تر خواهد شد.

مرحله **رسیدگی فیزیولوژیکی** بذر زمانی است که وزن و مقدار ماده خشک بذر به حداکثر میزان خود رسیده است و مقدار ماده خشک وارد شده به بذر با میزان ماده خشک تلف شده از بذر نیز برابر باشد. در این مرحله هنوز فعل و انفعالات فتوسنتزی در بذر برقرار است.

مواد ذخیره‌ای بذر

مواد ذخیره‌ای بذر شامل کربوهیدرات‌ها لیبیدها، پروتئین‌ها و سایر ترکیبات هستند که میزان آن‌ها در بذر گیاهان مختلف متفاوت و تحت کنترل ژنتیک و محیط است.

کربوهیدرات‌ها

کربوهیدرات‌ها ماده ذخیره‌ای اصلی در بذور بسیاری از گیاهان زراعی نظیر غلات می‌باشند. کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای شامل نشاسته، همی سللوز، موسیلاژ، پنتوزان‌ها، پکتین‌ها و سایر کربوهیدرات‌ها می‌باشد.

نشاسته: فراوان‌ترین کربوهیدرات ذخیره‌ای در بذور اغلب گیاهان زراعی است. در ابتدای دوره پر شدن دانه ترکیباتی نظیر ساکارز و قندهای احیاء کننده (گلوکز و فروکتوز) در دانه زیاد می‌باشد، ولی در اواخر دوره رشد دانه میزان نشاسته افزایش می‌یابد. نشاسته گلوکزی در بذر به دو فرم آمیلوز و آمیلوپکتین وجود دارد. آمیلوز و آمیلوپکتین پلیمرهای گلوکز هستند ولی از نظر ساختمان و خواص شیمیایی متفاوت هستند.

آمیلوز: مولکول خطی است و به صورت پلیمری از 300 تا 400 واحد گلوکزی می‌باشد که مولکول‌های گلوکز به‌وسیله پیوندهای ($\alpha-1$ و 4) به یک‌دیگر متصل شده‌اند. آمیلوز ساختمان مارپیچی دارد و در هر چرخش آن 6 مولکول گلوکز قرار دارد. آمیلوز در مجاورت معرف ید به رنگ آبی در می‌آید. آمیلوز به‌طور کامل (100 درصد) توسط آنزیم α - آمیلاز 50 درصد تجزیه می‌شود، هم‌چنین بر اثر جذب آب حالت غلیظ‌تر و ژلاتینی‌تر از آمیلوز پیدا می‌کند.

از هیدرولیز نشاسته‌های گلوکز و یا مالتوز (دی ساکارید) به‌دست می‌آید که هر دو در آب محلول هستند و می‌توانند به ساکارز تبدیل شوند و در گیاهچه به سمت ریشه و اندام‌های هوایی منتقل شوند. اینولین پلیمری از واحدهای فروکتوز

است که از مولکول‌های قند فروکتوز تشکیل شده است (یک نوع فروکتوزان) و برخلاف نشاسته در آب قابل حل می‌باشد. پنتوزان‌ها: پلیمر مولکول‌های قند 5 کربنی هستند و در روی یا درون پوسته بعضی بذور یافت می‌شوند. پنتوزان‌ها قدرت جذب آب زیادی دارند.

موسیلاژها به عنوان ذخیره غذایی یا پوشش بذر عمل می‌کنند و در اثر جذب آب چسبناک می‌شوند و این موجب پراکندگی بذور گیاه می‌شود. با استفاده از موسیلاژها می‌توان بذر بارهنگ را با استفاده از تکنیک‌های خاص از بذر یونجه جدا کرد.

پکتین‌ها: پلیمر دارای زنجیره‌های بلند از واحدهای اسید گالاکتورونیک (فرم سیدی قند گالاکتوز) هستند که اتصال و پیوند بین دیواره‌های سلولی بذر را برعهده دارند. پکتین‌ها از اسید پکتیک و پروپکتین و نمک‌های کلسیمی و منیزیم ساخته شده‌اند.

از سایر کربوهیدرات‌ها می‌توان به رافینوز (تری ساکارید)، استاکیوز (تترا ساکاری)، ساکارز (دی ساکارید) و گلوکز (موساکارید) اشاره کرد.

لیپیدها

لیپیدها موادی هستند که در اتر، بنزن و کلروفرم قابل حل بوده و در آب غیرقابل حل هستند. لیپیدیک کلمه عمومی برای چربی‌ها و روغن‌ها است. روغن‌ها در درجه حرارت‌های معمولی به صورت مایع هستند و اغلب بذور نشاسته‌ای یافت می‌شوند، ولی چربی‌ها در این درجه حرارت‌های به صورت جامد هستند.

لیپیدها از ترکیب یک الکل سه عاملی (گلیسرول) و سه اسید چرب تشکیل شده‌اند. از انواع اسیدهای چرب می‌توان به اسید اولئیک، لینولئیک، لینولینک و... اشاره کرد. تعداد کربن و تعداد پیوندهای غیراشباع تعیین‌کننده نوع و خصوصیات اسیدهای چرب است. فسفولیپیدها در ساختمان غشاءهای سلولی به کار می‌روند و فسفر و انرژی را برای رشد گیاهچه ذخیره می‌کنند. موم‌ها نیز استراسیدهای چرب و یک الکل منونوهیدریک بوده و در پوسته بذر یافت می‌شوند و در درجه حرارت‌های معمولی جامد هستند.

پروتئین‌ها

پروتئین‌های مولکول‌های بزرگی هستند که از ترکیب اسیدهای آمینه مختلف تشکیل شده‌اند و به عنوان ذخیره نیتروژن بذر هستند. اسیدهای آمینه به وسیله پیوند پپتیدی با یکدیگر متصل می‌شوند. هر اسید آمینه دارای یک عامل آمینی

($-\text{NH}_2$)، یک عامل اسیدی ($-\text{COOH}$) و یک بنیان (R) است که خصوصیت هر اسید آمینه را بنیان آن تعیین می‌نماید. پیوند پپتیدی ترکیب یک عامل آمینی از یک اسید آمینه با عامل اسیدی از اسید آمینه دیگر است. پروتئین‌ها اهمیت زیادی در سلول‌ها دارند و بعد از آب مهم‌ترین ترکیب پروتوپلاسم سلول‌های گیاهی و جانوری هستند. همچنین پروتئین‌ها در بسیاری از گونه‌های گیاهی مانند سویا مهم‌ترین ماده ذخیره‌ای هستند. پروتئین‌ها در غلات در لایه آلورون ذخیره می‌شوند.

پروتئین‌های گیاهی از نظیر سه اسیدآمینه لایسین، تریپتوفان و متیونین فقیر هستند. پروتئین‌ها در بذور از نظر حجم و وزن اهمیت چندانی ندارند، ولی از نظر کیفیت غذایی و بستر فعالیت حیاتی سلول (نظیر آنزیم‌ها) حائز اهمیت هستند. پروتئین‌ها براساس حلالیت آن‌ها به چهار گروه تقسیم‌بندی می‌شوند:

1- آلبومین‌ها

آلبومین‌ها در آب با PH خنثی تا کمی اسیدی قابل حل هستند و توسط حرارت منعقد می‌شوند. از جمله این پروتئین‌ها می‌توان به آنزیم‌ها، سفیده تخم‌مرغ و لتوکوزین دانه غلات اشاره کرد.

2- گلوبولین‌ها

گلوبولین‌ها در محلول آب و نمک حل می‌شوند و توسط حرارت به سادگی منعقد نمی‌شود. ز جمله گلوبولین‌ها می‌توان به لگومین، گلیسین و آراشین اشاره کرد. حبوباتی نظیر سویا از گلوبولین غنی هستند.

3- گلوٹلین‌ها

این پروتئین‌ها در آب قابل حل نیستند ولی در محلول‌های نمکی و اتانول قابل حل می‌باشند. از جمله این پروتئین‌ها می‌توان به گلوٹن در گندام اشاره کرد. گلوٹن خود شامل دو نوع پروتئین گلوٹنین و گلیادین است. گلوٹنین موجب استحکام خمیر نان می‌شود. از انواع دیگر گلوٹلین‌ها می‌توان به اوریزین در برنج، زکائین در ذرت و هوردین در جو اشاره کرد.

4- پرولامین‌ها

این پروتئین‌ها در اتانول 70 تا 90 درصد قابل حل هستند ولی در آب محلول نیستند. از جمله پرولامین‌ها می‌توان به زئین در ذرت و هوردین در جو اشاره کرد.

غلات از نظر پرولامین غنی هستند ولی حبوبات ز نظر آلبومین و گلوبولین غنی می‌باشند. یولاف در این بین استثنا

می‌باشد و 80 درصد پروتئین آن شامل گلوبولین است. پروتئین‌های غلات مخصوصاً زئین در ذرت از نظر اسیدهای آمینه لایسین و تریپتوفان فقیر هستند. ولی حبوبات نظیر سویا از نظر اسید آمینه میتونین فقیر هستند.

* نکته: مخلوط سویا و ذرت از نظر دو اسید آمیه مینونین و لایسین متعادل هستند و برای تغذیه دام و انسان مناسب‌تر می‌باشند.

فیتین

بذور حاوی فیتین با اینوزیتول هگزا فسفات هستند که منبع 80 درصد فسفر در بذر است. فیتین هم‌چنین شامل نمک‌های آلی به صورت کمپلکسی از کلسیم، منزیم، منگنز و پتاسیم می‌باشد. فیتین در هنگام جوانه‌زنی توسط آنزیم فیتاز تجربه شده و فسفر آن آزاد می‌شود. فیتین در بذور خانواده گرامینه در لایه آلورون و در گیاهان دولپه‌ای در لپه‌ها ذخیره می‌شود. بخش عمده تفاوت بذر یک گیاه با قسمت‌های رویشی آن گیاه از لحاظ مواد غذایی در مقدار فسفر آن‌ها می‌باشد.

سایر ترکیبات

علاوه بر موارد مذکور بذور حاوی مواد دیگری مانند مواد معدنی، آلکالوئیدها، ویتامین‌ها، اسیدهای آمینه آزاد و اسیدهای نوکلئیک نیز می‌باشند.

آلکالوئیدها ترکیبات حلقوی حاوی نیتروژن هستند که در بذر و اندام‌های رویشی بافت می‌شوند. آلکالوئیدها دارای مزه و بوی تند هستند و ممکن است سعی باشند. از جمله آلکالوئیدها می‌توان به کونین (شوکران)، نیکوتین، کافئین، مورفین، توبرومین (در چای) و گرامین (در علفه) اشاره کرد.

بذور هم‌چنین دارای تنظیم‌کننده‌ای رشد نظیر اکسین، سینوکنین و جیبرلین و بازدارنده‌های رشد نظیر اتیلن و اسید آبسیزیک می‌باشند.

* نکته: زئین اولین سینوکنین طبیعی بود که از بذور ذرت استخراج گردید.

جوانه‌زنی بذر

جوانه‌زنی دارای مراحل مختلفی است که این مراحل عبارتند از:

1- آماس و جذب آب:

اولین مرحله جوانه‌زنی بذر جذب آب در اثر فرایندی تحت عنوان آبنوش (Imbibition) است. ایمبیبیشن همانند اسمز به

علت حرکت آب در جهت شیب پتانسیل آبی صورت می‌گیرد. ولی در حال با اسمز فرق دارد، زیرا در این فرایند نیازی به وجود غشائی با خاصیت نفوذپذیری انتخابی نیست. این فرایند بیش‌تر تحت تأثیر پتانسیل یا نیروی ایجاد شده توسط سطح (نیروی ماتریک) بذر صورت می‌گیرد. به عبارتی در اثر جذب شیمیایی و الکترواستاتیک آب به دیواره‌های سلولی، پروتئین‌ها و سایر مواد آب دوست سلولی صورت می‌گیرد. جذب آب منجر به ایجاد فشار ایمیسیشن می‌شود و در نتیجه سبب پارگی پوسته بذر یا تستا در بذور در حال جوانه‌زنی می‌شود. ایمیسیشن در بذور زنده و مرده هر دو انجام می‌شود و بنابراین، این مرحله فیزیکی و غیرفعال است. مرحله آبنوش موجب تورم مواد جذب کننده آب می‌شود و فشار زیادی ایجاد می‌کند که فشار ایمیسیشن نامیده می‌شود.

2- آب‌گیری بافت‌ها:

آب‌گیری بافت‌ها (هیدراسیون) بیش‌تر تحت تأثیر پتانسیل اسمزی صورت می‌گیرد و فقط در بذورهای زنده صورت می‌گیرد و این مرحله فرایندی فعال است.

3- جذب O_2

4- فعالیت‌های آنزیمی و هضم آنزیمی مواد ذخیره‌ای بذر

5- انتقال مواد هیدرولیز شده به محور جنین:

در تک‌لپه‌ای‌ها مانند گندم و جو لپه (اسکوتلوم) در انتقال مواد هضم شده نق دارد.

6- افزایش میزان تنفس و ساخت مواد جدید:

در اثر تنفس مواد ذخیره‌ای تجزیه می‌شوند و سلول‌ها در محور جنینی تقسیم و طولیل می‌شوند.

7- شروع تقسیم سلولی و بزرگ شدن سلول‌ها

8- ظهور جنین و فعالیت آن به صورت گیاهچه

* نکته: آماس و جذب آب، هم در بذر زنده و هم در بذر مرده رخ می‌دهد و تحت پتانسیل ماتریک صورت می‌گیرد در حالی که آب‌گیری بافت‌ها یا Hydration تحت تأثیر پتانسیل اسمزی است و فقط در بذور زنده رخ می‌دهد. این مرحله فعال و با صرف انرژی همراه است.

فرایند جوانه‌زنی

جوانه‌زنی بذر شامل دو مرحله مشخص متابولیکی است:

الف) هیدرولیز آنزیمی مواد ذخیره‌ای

ب) ساخت بافت‌های جدید با استفاده از مواد هیدرولیز شده

پس از جذب آب توسط جنین، تولید جیبرلین در جنین افزایش می‌یابد. جیبرلین تولیدی در جنین به لایه آلورون انتقال می‌یابد. در لایه آلورون جیبرلین موجب تولید آنزیم‌های هیدرولیزکننده می‌شود که از جمله این آنزیم‌ها می‌توان به آنزیم α -آمیلاز و پروتئاز اشاره کرد. آنزیم‌های تولیدی به درون آندوسپرم آزاد می‌شوند و سبب تجزیه مواد ذخیره‌ای آندوسپرم شده و سپس این مواد هضم‌شده به صورت ساکارز و اسیدهای آمینه به محور جنین انتقال می‌یابند. طی این فرایند در لایه آلورون، اکسین و سیتوکنین نیز تولید می‌شود که ابتدا سیتوکنین و سپس اکسین عمل می‌کند. این هورمون‌ها به محور جنین منتقل می‌شوند و باعث تحریک، تقسیم سلولی و رشد می‌شوند و در نهایت موجب خروج ریشه‌چه و ساقه‌چه از بذر می‌شوند. به طور کلی هورمون‌های رشد فعال در جوانه‌زنی بذر عبارتند از:

1- جیبرلین:

این هورمون آنزیم‌های هیدرولیزکننده هضم (نظیر α -آمیلاز) را فعال می‌کند.

2- سیتوکنین:

این هورمون تقسیم سلولی را تحریک می‌کند و سبب ظهور ریشه‌چه و ساقه‌چه می‌شود. گسترش اولیه غلاف ریشه‌چه بیش‌تر به وسیله بزرگ شدن سلول‌ها صورت می‌گیرد.

3- اکسین:

این هورمون از طریق طویل شدن سلول‌ها موجب طویل شدن غلاف ریشه‌چه و ساقه‌چه می‌شود. هم‌چنین زمین‌گرایی را تحریک کرده و سبب می‌شود که نقطه رویش جوانه‌رو به سطح خاک باشد و در نهایت رشد را افزایش می‌دهد. میزان سرعت رشد اولیه ریشه‌چه از میزان سرعت رشد اولیه ساقه‌چه بیش‌تر است. پس از پاره شدن پوسته بذر ریشه‌چه اولین اندامی است که از پوسته بذر خارج می‌شود، ولی پس از چند روز وزن خشک ساقه‌چه از وزن خشک ریشه‌چه بیش‌تر می‌شود. مقدم بودن رشد ریشه‌چه به رشد اندام هوایی می‌تواند دلیلی بر بقاء گیاهچه باشد.

هیدرولیز مواد ذخیره‌ای بذر توسط آنزیم‌های مختلف صورت می‌گیرد و در اثر هیدرولیز، مواد متفاوتی تولید می‌شود که

این مواد هیدرولیز شده جهت تنفس و تأمین انرژی مورد نیاز و یا ساخت مواد جدید مصرف می‌شوند.

طی فرایند جوانه‌زنی میزان تنفس دارای دو حداکثر است. یکی زمان هیدرولیز مواد ذخیره‌ای و دیگری زمان ساخت مواد جدید در جنین با استفاده از مواد هیدرولیز شده است.

هیدرولیز برخی از مواد ذخیره‌ای عبارت است از:

نشاسته:

نشاسته با واسطه جیبرلین و تحت تأثیر چندین آنزیم به‌طور کامل به گلوکز هیدرولیز می‌شود. تجزیه هیدرولیزی نشاسته توسط چهار آنزیم صورت می‌گیرد که عبارتند از:

1- آنزیم α -آمیلاز

2- آنزیم β -آمیلاز

3- آنزیم لیمیت دکستریناز

4- آنزیم α -گلوکوزیداز

آنزیم α -آمیلاز با هیدرولیز نشاسته منجر به تولید 90 درصد مالتوز و مقادیر کمی گلوکز (ناشی از هیدرولیز آمیلوز) و لیمیت دکسترین (ناشی از هیدرولیز آمیلوپکتین) می‌شود.

آنزیم β -آمیلاز تنها قند مالتوز تولید می‌نماید.

آنزیم لیمیت دکستریناز یک آنزیم حذف‌کننده انشعابات است و قند مالتوز تولید می‌کند.

آنزیم α گلوکوزیداز، مالتوز را به دو مولکول گلوکز تجزیه می‌کند.

گلوکز تولید شده می‌تواند در مسیرها تنفسی گیاه مورد مصرف واقع شود و انرژی آن به‌صورت ATP ذخیره می‌شود.

لیپید

در بذور روغنی لیپیدها تحت تأثیر آنزیم لیپاز تبدیل به گلیسرول و اسیدهای چرب می‌شوند. اسیدهای چرب می‌توانند

در دو مسیر اکسیداسیونی α, β قرار گیرند. در مسیر α که اهمیت کمی در جوانه‌زنی دارد، اسیدهای چرب تحت تأثیر

آنزیم‌های پراکسیداز اسید چرب و آلدئید دهیدروژناز تولید CO_2 می‌کنند و انرژی آن به‌صورت NADPH ذخیره

می‌شوند. در مسیر اکسیداسیونی β که مسیر اصلی و متداول‌تری می‌باشد، اسیدهای چرب تبدیل به ماده دوکربنی

استیل کوآنزیم A و ATP می‌شوند که این ماده برای اکسیداسیون بیش‌تر وارد چرخه کربس می‌شود. بذوری که ذخایر

کربنی‌شان به صورت چربی و روغن است قندهای هگزوز را از طریق فرایند گلوکونوژنز سنتز می‌کنند.

پروتئین‌ها

پروتئین‌ها تحت تأثیر آنزیم پروتئاز تبدیل به واحدهای سازنده خود یعنی اسیدهای آمینه می‌شوند، اسیدهای آمینه سه مسیر را می‌توانند دنبال کنند:

- 1- در جریان رشد و نمو مجدداً صرف تولید پروتئین‌های جدید می‌شوند.
- 2- دچار ترانس آمیناسیون یعنی انتقال یک گروه آمینی از یک اسید آمینه به یک اسید آلی و تولید اسید آمینه جدید شوند.
- 3- دچار دی‌آمیناسیون می‌شوند. دی‌آمیناسیون هیدرولیز اسید آمینه به آمونیاک و اسید آلی است که اسید آلی می‌تواند برای اکسیداسیون بیش‌تر وارد چرخه کربس شود.

فیتین

فیتین تحت تأثیر آنزیم فیتاز و فسفاتاز، فسفر خود را آزاد می‌کند. فسفولیپیدها هم توسط آنزیم فسفولیپاز هیدرولیز می‌شوند. فسفر آزاد شده برای تولید نوکلئوتیدها (مانند ATP، ADP، NADP و...) اسیدهای نوکلئیک، فسفولیپیدها، قندهای فسفره و فسفو پروتئین‌ها مصرف می‌شود.

قابلیت حیات و جوانه‌زنی بذر

قابلیت حیات Viability

نشان‌دهنده زنده بودن بذر است. بذور قبل یا هنگام جدا شدن از گیاه مادری دارای قابلیت حیات بالایی هستند، ولی با افزایش سن بذر قابلیت حیات آن‌ها کاهش می‌یابد.

قابلیت حیات بذر توسط آزمون‌هایی نظیر تست تترازولیوم تعیین می‌شود. برای تعیین قابلیت حیات بذر در واقع از میزان تنفس نسبی بافت‌های جنینی استفاده می‌شود و مهم‌ترین مبنای سنجش قابلیت حیات، میزان و فعالیت آنزیم‌ها بذر است. تترازولیوم با آنزیم‌ها واکنش نشان می‌دهد و تغییر رنگ ایجاد می‌شود که نشان‌دهنده میزان حیات بذر است.

قابلیت جوانه‌زنی (Germinability)

نشان‌دهنده توانایی جوانه‌زنی بذر است. گاهی اوقات بذر دارای قابلیت حیات است ولی جوانه نمی‌زند که به دو علت

می‌تواند بادش، یکی این که بذر در حالت استراحت بوده و یا این که بذر در حالت خواب است.

بذر گیاهن زراعی دارای قابلیت حیات هستند ولی در حالت استراحت هستند که این به دلیل فراهم نبودن شرایط محیطی برای جوانه‌زنی می‌باشد. این بذور پس از جدا شدن از گیاه مادری و فراهم شدن شرایط محیطی دارای قابلیت جوانه‌زنی هستند. بذور بیش‌تر گیاهان وحشی در حالت خواب هستند و حتی با فراهم شدن شرایط محیطی نیز جوانه نمی‌زنند.

* نکته: قابلیت جوانه‌زنی را به‌وسیله آزمایش استاندارد جوانه‌زنی (Standard Germination test) تعیین می‌کنند.

* نکته: مبنای فیزیولوژیک جوانه زدن بذور و وجود هورمون‌ها می‌باشد به‌عنوان مثال در برخی بذور با کاهش اسید آبسزیک قابلیت جوانه‌زنی بذر افزایش می‌یابد.

عوامل مؤثر و مورد نیاز به جوانه‌زنی

عوامل مؤثر و مورد نیاز جوانه‌زنی بذر به دو دسته تقسیم می‌شوند:

1- عوامل محیطی (خارجی) که شامل آب، درجه حرارت، نور و گزهاست.

2- عوامل درونی که شامل بلوغ بذر، طول عمر بذر، توان رویشی بذر و خواب بذر می‌باشند.

آب

اولین مرحله جوانه‌زنی بذر جذب آب است. بذور زنده و مرده هر دو آب جذب می‌کنند و متورم می‌شوند. مقدار آب جذب شده توسط بذر بستگی به ترکیبات شیمیایی بذر، نفوذپذیری پوسته بذر و میزان دسترسی به آب دارد.

عوامل اصلی جذب آب توسط بذور پروتئین‌ها می‌باشند. پروتئین‌ها، موسیلاژها و پکتین‌ها بیش‌تر از نشاسته آب دوست هستند و به عبارتی بذور حاوی پروتئین میزان بیش‌تری آب جذب می‌کنند. به عنوان مثال بذر سویا برای جوانه‌زنی 2 تا 5 برابر وزن خشک خود و بذر ذرت 1/5 تا 2 برابر وزن خشک خود آب جذب می‌کند.

Q_{10} جذب آب 1/5 تا 1/8 است. جذب آب یک پدیده تقریباً فیزیکی است که به انرژی متابولیکی وابسته نمی‌باشد و بستگی به خواص کلوئیدی موجود در بافت بذر دارد.

با افزایش دما سرعت جذب آب افزایش می‌یابد. علت این افزایش جذب، افزایش سیالیت آب در اثر افزایش دماست که موجب سهولت جذب می‌شود.

میزان نفوذپذیری پوسته بذر نیز در گونه‌های مختلف بسیار متفاوت است. میزان رطوبت مطلوب خاک برای جذب آب،

رطوبت ظرفیت مزرعه است. ترکیب محیط کشت (به خصوص میزان مواد محلول) مقدار آب موجود را تحت تأثیر قرار می‌دهد.

درجه حرارت

درجه حرارت علاوه بر جذب آب بر روی فعالیت‌های آنزیمی نیز تأثیر دارد، با کاهش درجه حرارت در تمام گونه‌ها سرعت جوانه‌زنی کاهش می‌یابد. برای شروع جوانه‌زنی یک حداقل درجه حرارت نیاز است که به آن درجه حرارت پایه یا صفر فیزیولوژیک گویند. درجه حرارت بیش از حد مطلوب هم می‌تواند باعث کاهش جوانه‌زنی شود که علت کاهش می‌تواند تخریب آنزیمی یا القاء خواب بذر یا دلایل دیگر باشد.

گازها

فرایند جوانه‌زنی به شدت به اکسیژن نیاز دارد و در اغلب گونه‌های زراعی کاهش اکسیژن موجب کاهش جوانه‌زنی می‌گردد، مگر این که تنفس به صورت تخمیر باد. بذور برخی گیاهان مانند برنج می‌تواند در شرایط کمبود غلظت اکسیژن به صورت بی‌هوازی تنفس کرده و جوانه بزنند. پنجه مرغی نیز در غلظت‌های CO_2 بالاتر از محیط بهتر جوانه می‌زند.

نور

طی روند تکامل گیاهان زراعی نیاز به نور برای جوانه‌زنی بذور کاهش یافته است. گیاهان مختلف از نظر نیاز یا عدم نیاز به نور برای جوانه‌زنی متفاوت هستند و از این نظر گیاهان به سه دسته تقسیم می‌شوند:

1- بذور نیازمند به نور (فتوبلاستیک):

گیاهانی که بذور آن‌ها برای جوانه‌زنی نیازمند به نور هستند مثل بذر توتون و کاهو

2- بذور نیازمند به تاریکی:

گیاهانی که بذور آن‌ها برای جوانه‌زنی به تاریکی نیاز دارد مثل بذر هندوانه

3- گیاهان بی تفاوت به نور:

گیاهانی که بذور آن‌ها برای جوانه‌زنی به نور نیازمند هستند که این مسأله از نظر اکولوژیکی و بقاء از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است. زیرا بذور ریز اگر در اعماق قرار گیرند و توانایی جوانه‌زنی بدون نیاز به نور را داشته باشند در عمق‌های

زیاد خاک جوانه می‌زنند و به علت داشتن مواد غذایی بسیار کم بذر، گیاهچه آن‌ها قادر به رسیدن به سطح خاک نخواهد بود و در نهایت از بین خواهد رفت. بنابراین بذر این گیاهان وقتی جوانه می‌زند که در سطح خاک قرار گیرند. شدت نور لازم برای بقاء جوانه‌زنی بذور بسیار کم و در حدود $\frac{1}{50}$ تا $\frac{1}{100}$ نور کامل خورشید است.

اثر فیتوکروم‌ها بر جوانه‌زنی

آزمایشات صورت گرفته بر روی بذره‌های کاهو که برای جوانه‌زنی نیازمند به نور هستند نشان می‌دهد که نور قرمز موجب تحریک جوانه‌زنی بذر و نور مادون قرمز موجب توقف جوانه‌زنی می‌شود. این پدیده مربوط به دو فرم فیتوکرومی P_{fr} ، P_r است. این دو فرم قابل تبدیل به یکدیگر هستند. فیتوکروم به فرم P_r در اثر جذب نور قرمز (660 نانومتر) تبدیل به P_{fr} می‌شود. فرم فعال فیزیولوژیکی فیتوکروم بروده و موجب تحریک تولید هورمون جیبرلین می‌شود. هورمون جیبرلین نیز موجب تولید آنزیم‌های هیدرولیتیک (هضم‌کننده) و در نهایت جوانه‌زنی بذر می‌شود. P_{fr} نیز در اثر جذب نور قرمز دور (730 نانومتر) تبدیل به فرم غیرفعال P_r می‌شود و مانع از جوانه‌زنی بذر می‌گردد.

جوانه زدن بذر \rightarrow فعالیت آنزیم‌های هیدرولیتیک \rightarrow تولید هورمون $GA \rightarrow P_{fr} \rightarrow P_r$

نقش فیتوکروم در کنترل جوانه‌زنی به لحاظ اکولوژیکی بسیار مهم است و سبب می‌شود بذور مدفون شده تا زمانی که در معرض نور قرار نگرفته‌اند به حالت خواب باقی بمانند و جوانه‌زنی را تنها در زمانی که شرایط برای استقرار گیاهچه مناسب است، انجام دهند.

بلوغ بذر

هر بذر برای جوانه‌زنی باید به مرحله‌ای از بلوغ برسد و حداقل مورفوژنز در آن‌ها رخ دهد تا قادر به جوانه‌زنی باشد. معمولاً بذور قبل از رسیدگی دارای قابلیت جوانه‌زنی و حیات هستند و بر روی گیاه مادری قابلیت جوانه‌زنی پیدا می‌کنند، ولی هم زمان با بالغ شدن آن‌ها، اغلب خواب بذر در آن‌ها افزایش می‌یابد که این عامل مانع از جوانه‌زنی آن‌ها بر روی گیاه مادر می‌شود. به جوانه‌زنی بذر بر روی گیاه مادری زنده‌زایی (Vivipary) گفته می‌شود.

طول عمر بذر longevity

میزان طول عمر بذر بستگی به ژنوتیپ، شرایط نگهداری (انبارداری) و مکانیسم خواب دارد. شرایط مناسب ذخیره بذر عبارتند از درجه حرارت پایین، رطوبت پایین و میزان O_2 پایین. اگر شرایط نگهداری بذر طوری باشد که میزان درصد

رطوبت نسبی هوا و درجه حرارت بالا باشد طول عمر بذر کاهش می‌یابد و بذر سریعاً قابلیت حیات و جوانه‌زنی خود را از دست می‌دهد. شرایط مطلوب انبارداری بذور به این صورت است که مجموع درجه حرارت انبار برحسب فارنهایت و درصد رطوبت محیط بایستی به صورت عددی کم‌تر از 100 باشد.

توان رویش گیاهچه (seedling Vigor) یا بینه بذر

ویگور بذر نشان دهنده قدرت یا توان رشد گیاهچه در هنگام جوانه‌زنی و سبز شدن بذر است. توان رویشی گیاهچه با افزایش طول دوره انبارداری بذر به طور سریع کاهش می‌یابد و شرایط نامساعد در طی دوره‌های کوتاه انبارداری توان رویشی گیاهچه را بیش‌تر از قابلیت حیات کاهش می‌دهد. پس توان رویش سریع‌تر از قابلیت حیات از بین می‌رود. کاهش توان رویش گیاهچه به دلیل از بین رفتن اندام‌های حفاظتی بذر و ساختار غشاء سلول‌ها بر اثر انبارداری زیادی و هم‌چنین کاهش انتخاب‌پذیری غشاءها می‌باشد.

جوانه‌زنی و سبز شدن بذور

بعد از ظهور ریشه‌چه، محور ساقه‌چه طویل می‌شود و سبز شدن و خروج گیاهچه از سطح خاک به دو صورت انجام می‌گیرد، که عبارتند از:

(الف) برون‌زمینی (اپی جیل)

(ب) درون‌زمینی (هیپوجیل)

در سبز شدن برون‌زمینی (اپی جیل) محور زیر لپه (هیپوکوتیل) یا قسمت بالای ریشه‌چه رشد طولی نموده و لپه‌ها و برگ‌های اولیه از سطح خاک خارج می‌شوند. در این حالت لپه‌ها در روی سطح زمین به‌عنوان منبع ذخیره مواد غذایی محسوب می‌شوند و به علت داشتن کلروپلاست بسیار متراکم، اندام‌های فتوسنتزی نیز هستند. لپه‌ها پس از خروج و رشد شروع به پیری می‌کنند و تقریباً سه هفته پس از سبز شدن گیاه می‌ریزند. این نوع سبز شدن در بسیاری از دولپه‌ای‌ها نظیر لوبیا، کاج، سویا و... مشاهده می‌شود. گیاهانی که سبز شدن آن‌ها از نوع برون‌زمینی است، نسبت به بافت خاک حساس‌تر هستند و بافت سبک خاک برای سبز شدن آن‌ها مطلوب‌تر است.

در سبز شدن درون‌زمینی (هیپوژیل) محور بالای لپه (اپی کوتیل) یا اولین میانگره رشد طولی می‌کند و برگ‌های اولیه از خاک خارج می‌شوند، ولی لپه‌ها در زیر سطح خاک باقی می‌ماند، این نوع سبز شدن در بیش‌تر تک‌لپه‌ای‌ها نظیر گندمیان و برخی دولپه‌ای‌ها نمود مشاهده می‌شود.

در بذرهایی که به صورت درون‌زمینی (هیپوجیل) جوانه می‌زنند به‌خصوص در دولپه‌ای‌ها اگر قسمت هوایی گیاه در مراحل اولیه رشد در اثر عوامل نامساعد محیطی و خسارت ناشی از آفات از بین برود، به دلیل این که لپه‌ها در زیر خاک سالم باقی می‌مانند. اندام هوایی گیاهچه در مراحل اولیه رشد می‌تواند رشد مجدد داشته باشند. ولی در سبز شدن اپی‌جیل به دلیل از بین رفتن لپه‌ها و برگ‌های اولیه و در نهایت منبع ذخیره مواد غذایی، گیاهچه نیز از بین خواهد رفت. اگر عمق کاشت کم باشد، لپه‌ها رشد می‌کنند و از سطح خاک خارج می‌شوند و سبز شدن از نوع اپی‌جیل است ولی اگر عمق کاشت نسبتاً زیاد باشد لپه‌ها در زیر سطح خاک باقی می‌مانند و سبز شدن از نوع هیپوجیل است (نظیر بادام زمینی)

خواب بذر Seed dormancy

خواب بذر یک حالت موقت در به تأخیر انداختن رشد و جوانه‌زنی بذر است که علی‌رغم فراهم بودن شرایط محیطی مناسب برای جوانه‌زنی، بذر جوانه نمی‌زند. بذر وقتی در حالت خواب است که از نظر فیزیکی و فیزیولوژیکی از گیاه مادری جدا شده باشد. اهلی کردن گیاهان زراعی همراه با شکسته شدن دوره خواب بذر بوده است و اغلب بذور گیاهان زراعی پس از بلوغ و خشک شدن و با از دست دادن رطوبت جوانه می‌زنند، ولی بذور گونه‌های وحشی خواب شدیدتری را نشان می‌دهند و این خواب در بقاء گونه‌های وحشی دارای اهمیت اکولوژیکی می‌باشد.

در طی دوره تکاملی گیاهان، انتخاب طبیعی باعث به‌وجود آمدن گیاهانی با بذور و جوانه‌های در حال خواب گردیده است که در این صورت روشی برای تطابق با عوامل نامساعد محیطی می‌باشد. وجود خواب بذر در بذور بعضی از گیاهان زراعی سبب می‌شود که جوانه‌زنی یکنواخت نباشد که این مسأله در رسیدگی هم‌زمان محصول ایجاد اشکال می‌کند. هم‌چنین در بحث رقابت با علف‌های هرز چون بذر علف‌های هرز زودتر از گیاه زراعی جوانه می‌زند بنابراین علف هرز در رقابت با گیاه زراعی غلبه می‌کند.

حالت سکون یا استراحت زمانی رخ می‌دهد که شرایط برای جوانه‌زنی بذور فراهم نباشد و تنها پس از فراهم شدن شرایط مناسب جوانه‌زنی صورت خواهد گرفت. خواب در بذر در اثر عوامل و دلایل مختلفی صورت می‌گیرد و برحسب همین دلایل، خواب بذر را به انواع مختلف تقسیم‌بندی می‌کنند.

انواع خواب بذر

انواع خواب بذر به 4 دسته زیر تقسیم‌بندی می‌شوند:

1- خواب اولیه (ذاتی، ارثی، فیزیولوژیک)

Primary Dormancy

Born Dormancy

Innate Dormancy

2- خواب القایی (انگیخته‌ای، ثانویه)

Induced Dormancy

Secondary Dormancy

3- خواب اجباری

Enforced Dormancy (Quiescence)

4- خواب نسبی

Relative Dormancy

به دو دسته اول این تقسیم‌بندی خواب‌های اکتسابی یا Achieved dormancy نیز گفته می‌شود.

خواب ذاتی (خواب اولیه)

طبق تعریف حالتی را توصیف می‌کند که رشد جنین تازه تشکیل شده را وقتی هنوز به گیاه مادری متصل است متوقف شده و این چنین توقیفی حتی مدت زمانی پس از پرانده شدن بذر و برداشت بذر ادامه پیدا می‌کند و باعث ممانعت از جوانه‌زنی بذر می‌گردد.

معمولاً بذر اغلب گونه‌های گیاهی دارای یک دوره کوتاه مدت خواب ذاتی هستند و این خواب به‌طور معمول بدون توجه به شرایط محیطی و صرفاً با گذشت زمان برطرف می‌گردد. برخی محققین این خواب را یک عامل سازگاری جهت تأخیر در جوانه‌زنی تا فصل مساعد تلقی می‌کنند. این خواب معمولاً بر اثر خصوصیات ذاتی بذر به‌وجود می‌آید. نکته مهم آن است که این خواب توسط عامل ژنتیکی کنترل می‌گردد و عوامل مختلف می‌توانند در بروز آن دخیل باشند. عواملی مثل وجود مواد شیمیایی و یا ترکیبات بازدارنده در پوسته بذر و یا جنین، هم‌چنین فقدان مواد تحریک‌کننده و جوانه‌زنی و یا ترکیبی از هر دو و یا از طریق بازدارنده‌های اسمزی موجود در پوسته بذر بر روی بروز این خواب دخیل هستند. میزان ترکیبات درون‌زا (Endogenous) معمولاً به‌وسیله عامل محیطی مانند نور و دما کنترل می‌گردد. این عوامل آغازگر فرایندهای بیوشیمیایی می‌شوند که سبب شکسته شدن خواب بذر می‌گردند.

تعادل هورمونی

یکی از عوامل مؤثر بر خواب اولیه بذر تعادل هورمون‌های موجود در بذر (جیبرلیک اسید، سیتوکنین، آبسزیک اسید)

است. در این خصوص مدل ارائه شده توسط پروفیسور خان بسیار مورد استفاده قرار می‌گیرد. برطبق این مدل در صورت عدم وجود جیبرلین عدم جوانه‌زنی نیز رخ می‌دهد و تنها ترکیب شیمیایی که در حضور جیبرلین می‌تواند باعث خواب شده آبسزیک اسید است.

جدول تئوری تعادل هورمونی

جیبرلین اسید	سیتوکنین	اسید آبسزیک	جوانه‌زنی
+	+	+	+
-	+	-	+
+	-	+	-
+	-	-	+
-	-	-	-
-	-	+	-
-	+	-	-
-	+	+	-

عوامل ژنتیکی مؤثر بر خواب اولیه

علاوه بر هورمون‌ها مواد دیگری نیز عدم جوانه‌زنی را باعث می‌شوند مثل فنل‌ها، سیاتیدها که در پوسته بذر بیش‌تر دیده می‌شوند در حالی که هورمون‌های سیتوکنین، جیبرلین و اسید آبسزیک بیش‌تر در جنین وجود دارد. کورمارین‌ها نیز از مواد بازدارنده جوانه‌زنی محسوب می‌شوند که بر روی فعالیت‌های میتوکندری و فسفریلاسیون تأثیر دارند و باعث اختلا در فسفریلاسیون می‌شوند.

دومارین‌ها نیز باعث بازداشتن از جوانه‌زنی می‌شوند که شبیه اسید آبسزیک است. اسید آبسزیک (ABA) هم نیز از طریق جلوگیری از سنتز آنزیم‌های جوانه‌زنی (مثل لیباز، پروتئاز،...) باعث عدم جوانه‌زنی می‌شود (نقش Inhibitor) گفته می‌شود که ABA بر اثرات جیبرلین و سیتوکنین تأثیر داشته و باعث عدم فعالیت آن‌ها می‌شود.

ترکیباتی در پوسته بذر مثل نمک‌ها و قندها، ترکیبات قندی و اسیدی آلی وجود دارند که به بازدارنده‌های اسمزی معروف هستند و با آب از لحاظ جذب رقابت می‌کنند پس مانع جذب آب شده و جوانه‌زنی رخ نمی‌دهد پس وجود این ترکیبات نیز باعث خواب می‌شوند. خیساندن بذر قبل از کاشت، باعث از بین بردن یا رقیق کردن بازدارنده‌های اسمزی می‌شود.

از دیگر عوامل خواب بذر نارس بودن جنین است که جزء عوامل خواب ذاتی هستند یعنی بعد از رسیدن به یک خواب می‌روند که برای کاشت باید این دوره پس از برداشت (پس رسی) طی شود.

این خواب ذاتی از چند روز تا چند هفته تا چند ماه ممکن است از بین برود اما در برخی مثل نخل روغن این خواب تنها

با تیمارهای خواب‌شکن از بین خواهد رفت.

تأثیر عوامل محیطی در طول دوره نمو بر خواب اولیه بذر

عوامل محیطی در طول دوره رویش و نمو بذر بر روی خواب اولیه بذر تأثیرگذار هستند. این عوامل را می‌توان به صورت زیر گروه‌بندی کرد:

طول روز:

طول روزهای بلند خواب بیش‌تری را در بذر القا می‌کند، طول روز 2 اثر متفاوت دارد.

الف) شدت تشعشع:

هرچه گیاه در طول روزهای بلندی قرار گیرد در مجموع تشعشع‌های بیش‌تری دریافت می‌کند و هرچه میزان جذب این تشعشعات بیش‌تر باشد، فتوسنتز مواد بازدارنده بیش‌تر شده و در نتیجه خواب طولانی‌تر می‌شود.

ب) اثر فتوپریودیسم:

در این‌جا بحث کمیت مطرح نیست و یک حداقل نوری برای القا اثر فتوپریودیسم نیاز است. در این خصوص یکی از تحقیقات صورت گرفته روی گیاه سلمه تره است. در آزمایشی برای بررسی طول روز روی القا خواب این بذر، طول روز کوتاه و طول روز بلند بررسی شده است و حالت شب شکنی ایجاد کردند و اگر شب را با تاباندن نور قرمز، شب شکنی کنند، اثر فتوپریودیسم طول روز (طول شب) القاء نخواهد شد.

در این آزمایش بذر را در طول روزهای مختلف قرار داده و متوجه شدند بیش‌ترین تأثیر را بر روی خواب، طول روز بلند داشته است.

تنش خشکی

بسته به این که تنش در چه دوره‌ای از رشد گیاه بروز پیدا کند تأثیرات متفاوتی بر خواب ذر خواهد گذاشت. اگر تنش خشکی بعد از گردافشانی شروع گردد و با رسیدگی ادامه یابد بیش‌ترین تأثیر را در خواب ذر خواهد داشت. این نوع خشکی Intermittant Drought خشکی مداوم در کل دوره نمو بذر است ولی Terminal Drought در مراحل انتهایی نمو وقتی بذر در حال خشک شدن است روی می‌دهد.

میزان خواب بذر در Intermittant Drought بیش از Terminal Drought است. البته نتایج در گیاهان مختلف متفاوت

است. پس هم ژنوتیپ گیاه و هم نحوه اعمال تنش بر میزان خواب مؤثر است. بعضی از گیاهان در شرایط تنش ترکیباتی را سنتز می‌کند که اثری همانند مواد بازدارنده دارند.

درجه حرارت

درجه حرارت در دوره رسیدگی بذر مهم است. بذرهایی که در دماهای گرم‌تر می‌رسند دارای خواب کم‌تری هستند و برعکس. از دلایل اثر سرما در خواب می‌تواند این باشد که سرما سبب سنتز مواد بازدارنده می‌شود ولی در دماهای بالا اگرچه این مواد سنتز می‌شوند ولی هم زمان تجزیه می‌گردد.

تنش مواد غذایی

کمبود عناصر غذایی مخصوصاً نیتروژن تأثیر زیادی بر روی خواب بذر می‌گذارد. وقتی گیاه نیتروژن بیش‌تری دریافت می‌کند خواب کم‌تری در آن ایجاد خواهد شد. خواب ناشی از مواد غذایی سریع‌تر از خواب ناشی از تنش خشکی می‌شکند.

خواب ثانویه (القایی با انگیخته‌ای) Induced dormancy

در برخی از گیاهان زراعی ممکن است بعد از بین رفتن خواب اولیه خواب دیگری شروع شود. معمولاً وقتی به وجود می‌آید که آب جهت جوانه‌زنی باشد، اما دیگر عوامل ضروری مثل حرارت و اکسیژن کافی نباشد به‌طور مثال: در کرفس چنان‌چه دما بالا رود در حضور آب هم در بذر یک خواب القایی پس از خواب ذاتی ایجاد می‌شود. یا در مورد بذر برخی گیاهان علفی که در حضور یا عدم حضور نور جوانه می‌زنند اگر بذر آن‌ها را برای مدت خاص در زیر خاک (بدون O_2) دفن کنند دیده شده که این بذرها صرفاً در حضور نور جوانه می‌زنند و در واقع نیاز به نور برای جوانه‌زنی در آن‌ها القا شده است.

- در مورد جو بهاره چنان‌چه با دمای بالای $50^{\circ}C$ مواجه شود، این خواب القایی به آن القا می‌شود.
- در مورد گندم بهاره اگر با رطوبت نامناسب و بالا و دمای بالای $50^{\circ}C$ مواجه شوند این خواب القایی به آن القا می‌شود.
- در مورد جو زمستانه اگر یک هفته در دمای بالاتر از $30^{\circ}C$ قرار بگیرد خواب القایی به آن‌ها القا می‌شود.

خواب اجباری Enforced dormancy

در این مورد بذر اجباراً جوانه نمی‌زند، در این حالت هیچ‌گونه مکانیسم خاصی وجود ندارد و بذر در حالت Quiescence

است. این حالت به طور مثال برای بذرهایی که برای مدت زمان طولانی در عمق خاک قرار می‌گیرند روی می‌دهد. خیلی از محققین اعتقاد دارند که بین خواب اجباری و القایی تفاوت خاصی وجود ندارد. اجبار باعث ایجاد خواب می‌شود.

خواب نسبی Relative dormancy

این خواب حالتی را توصیف می‌کند که تحت بعضی شرایط خواب ایجاد و تحت شرایط دیگر خواب از بین می‌رود. مثلاً برخی از بذور در برخی دماها دارای خواب و در برخی فاقد خواب هستند. به طور مثال بزرگندم و جو یک خواب کوتاه دارند که جوانه نمی‌زنند اما بعد از آن اگر خواب القایی به آن‌ها داده نشود و آب و اکسیژن به آن‌ها داده شود. جوانه می‌زنند و یا در صورت وجود باران هنگام رسیدن، جوانه‌زنی روی خوشه‌ها (Spourting) صورت می‌گیرد. وقتی که خواب برطرف می‌شود، بذور در هر دما می‌توانند جوانه بزنند چه مطلوب و چه غیرمطلوب (گندم) این خواب نسبی است.

عوامل ایجاد خواب بذور

به طور کلی به دو دسته تقسیم می‌شوند.

1- خواب ناشی از پوسته بذور: که آن نوع خواب اعمال تیمارها خوب‌شکنی قابل برطرف شدن هستند.

2- خواب ناشی از جنین بذور: بطرف کردن ای خواب بسیار پیچیده‌تر است.

عوامل کلی ایجاد کننده خواب در بذور

نفوذناپذیری پوسته بذور نسبت به وجود آب، اکسیژن و با ترکیبی از هردو

به این نوع بذور بذره‌های Hard Seed می‌گویند مثل گیاهان خانواده لگوبودیاسه یا لگومینوز این سخت بودن پوسته به دلیل عوامل ژنتیکی و یا محیطی که بذور در آن به وجود آمده می‌باشد، مثلاً اگر بذور یونجه در شرایط هوای گرم و نور بالا پرورش یابد، بذور پوسته ضخیم خواهد داشت. عوامل سختی پوسته بذور چقدر قندهم به دلیل عوامل ژنتیکی است. نوع ترکیبات ذخیره‌ای در بذره‌های مختلف می‌تواند مقدار آب را در پوسته جوانه زدن تحت تأثیر قرار دهند. گاهی اوقات در برخی گیاهان هم خانواده تفاوت‌هایی در مورد جذب آب و اکسیژن وجود دارد که به لایه کوتیکول بذور و خصوصیات آن بستگی دارد. مثلاً لوبیا چیتی و چشم بلبلی، که در لوبیا چشم بلبلی پوسته نازک‌تر و زودتر آماس صورت می‌گیرد.

وجود مواد بازدارنده

بازدارنده‌های مختلف مثل اسدی آبسزیک و مواد شیمیایی مثل دومارین، کومارین، فنول، سیانیدها، قندها، اسیدها، نمک‌ها که یا در پوسته و یا در جنین قرار دارند.

نارس بودن جنین

نارس بود جنین و یا برداشت‌های زود هنگام توسط زارعین، در این موارد به یک پروسه بعد از برداشت (after ripening) (پس‌رسی) نیاز است.

محدودیت‌های مکانیکی ناشی از پوسته بذر

این محدودیت سبب می‌شود که بذر قدرت پاره کردن پوسته و جوانه زدن را نداشته باشد. بذرهایی که در خواب به سر می‌برند، نسبت به بذرهایی که در خواب نیستند، جنین دارای نیروی کم‌تری برای شکستن پوسته بذر است و بذور خواب، جنین کوچک‌تری دارند.

تغییرات زیاد درجه حرارت و دما

درجه حرارت‌های بالا و پایین، درصد رطوبت بالا، فاکتورهای محیطی مثل نور و تأثیر این تغییرات بسیار متنوع می‌باشند لذا تغییرات محیطی باید کاملاً شناسایی شود.

کمبود برخی عناصر مثل نیتروژن و پتاسیم

کمبود برخی عناصر غذایی مثل نیتروژن و پتاسیم باعث کاهش کیفیت و کاهش دوره انبارداری می‌شوند. یعنی قدرت انبارداری seed longevity کاهش می‌یابد.

تأثیر فاکتورهای محیطی بر روی گیاه مادری

در مورد چغندر قند فتوپریود بر روی خواب تأثیر زیادی دارد، به‌طور مثال در شرایط روز بلند بذرها حدود 4 ماه خواب داشتند. اما بذرهایی که در دوره روز کوتاه تولید شده باشند خواب کم‌تری داشتند.

در اصفهان بذری که در طول روز بلند تولیدکننده غده‌های درشت‌تر هستند، نفوذپذیری کم‌تر و پوسته سخت و رنگ پوسته زد دارند اما در طول روز کوتاه پوسته بذر نازک‌تر، تبادلات گازی بیش‌تر و رنگ پوسته سبز رنگ دارند.

اما این مورد در تمامی گیاهان و بذرها صدق نمی‌کند.

بذرهای هتروپلاستیک

در یک توده بذری ممکن است عکس‌العمل به خواب از یک بذر به بذر دیگر متفاوت باشد. اما به لحاظ فیزیولوژیکی نیازها و عکس‌العمل‌های متفاوتی به خواب نشان می‌دهند ممکن است از لحاظ ظاهری این دو بذر شبیه باشد اما نیازهای فیزیولوژیکی متفاوت است یعنی درصدی از بذور رفتاری متفاوت از سایر بذور نسبت به خواب دارند.

مثلاً در یک توده کاهو که به نور جهت جوانزنی نیاز دارند و یک مثال تیپیک و رایج است ممکن است برخی بذرها بدون نیاز به نور هم جوانه بزنند و این بذرهاى هتروپلاستیک می‌گویند یعنی عدم رسیدن نور باعث رکود و خراب شدن برخی بذور شده و جوانه‌زنی رخ نمی‌دهد. بذور هتروپلاستیک حتی در درون یک مزرعه و یا یک خوشه و بوته هم دیده می‌شود.

برطرف کردن خواب بذر

اکثر بذور پس از گذراندن زما خواب خود را پایان داده و جوانه‌زنی شروع می‌شود. مثل نارس بودن جنین که پس از مدتی جنین می‌رسد و خواب می‌شکند و یا دفتن بودن بذر در اعماق که پس از بیرون آمدن از اعماق و دریافت اکسیژن خواب شکسته می‌شود. یا یخ و ذوب شدن آن که باعث شکستن پوسته بذر و سکستگی خوب بذر می‌شود یا عبور بذر از دستگاه گوارش حیوانات علف‌خوار یا آتش‌سوری در مزارع، تغییر PH در خاک و

هدف از شکستن خواب در بذرها، هم‌زمانی جوانه‌زدن، هم‌زمانی رشد و هم‌زمانی رسیدن و به‌طور کلی هماهنگی و یک نواختی کشت و کار و برداشت است.

پس‌رسی (After ripening)

در مورد جنین‌های نارس که خواب ذاتی دارند و پس از جدا شدن از مادر نیاز به یک دوره دارند تا سیری شود و خواب آن‌ها شکسته شود و باید در شرایط خشک انبار قرار گیرد در مورد بذرهاى خشک که هنگام رسیدن رطوبت ندارند، این نوع پدیده وجود دارد. بذرهاى گیاهائی مثل گندم، برنج چنان‌چه دما در هنگام رسیدن به 20-15 درجه سانتی‌گراد برسد، خواب ذاتی القاء می‌شود.

این خواب ممکن است بین چند هفته تا چند ماه طول بکشد.

جهت برطرف کردن این خواب بذر را به مدت چند روز در دمای 40-35 درجه سانتی‌گراد قرار می‌دهند و خواب شکسته می‌شود. در آزمایشات مختلف دیده شده است که هیچ رابطه‌ای بین مدت زمان انباردهی و خواب وجود ندارد و در درجه اول حرارت مؤثر است.

تحت شرایط انباردهی

الف) کاهش رطوبت ← خواب کم‌تر

ب) تهویه بیشتر ← خواب کم‌تر

ج) درجه حرارت بیش‌تر ← خواب کم‌تر

رطوبت بسیار بالای بذر سبب خواب ثانویه می‌شود هم‌چنین رطوبت پایین نیز سبب خواب بذر می‌گردد.

هرچه رطوبت انبار بیش‌تر باشد قدرت زنده ماندن بذر (Viability) زودتر از بین می‌رود.

درمورد برنج برای از بین بردن خواب می‌توان دما را تا 47 درجه به مدت 5-6 روز بالا برد.

روش استفاده از درجه حرارت

این روش به چند دسته تقسیم می‌شود:

1- استراتیغیکاسیون یا سرمادهی (Stratification)

2- دمای متناوب (Alternative Temperature)

تیمار سرمادهی (Stratification)

استفاده آن بیش‌تر در مورد بذرهای مناطق سردسیر یا معتدله است و بیش‌تر برای درختان جنگلی، میوه‌ها و ... کاربرد دارد. برای برطرف کردن خواب ذاتی این بذرها، آن‌ها را پس از جذب آب (مرطوب شدن) در عرض یک دوره سرما قرار می‌دهند. تحت ای شرایط فعالیت آنزیمی، سرعت واکنش، فعالیت میتوکندری‌ها، نفوذپذیری نسبت به اکسیژن و شرایط جوانه‌زنی بهتر و بیش‌تر می‌شود و در نتیجه خواب برطرف می‌گردد.

مدت زمان لازم و درجه حرارت بستگی به گونه گیاهی دارد و دیده شده است که بذرهایی که روی گیاه مادری دوره سرما را گذرانده‌اند. نیاز کم‌تری به سرمادهی دارند. در برخی از بذرها پس از اتمام این دوره باید یک دوره گرما (دماهای بالا) نیز به بذر داده شود، تا بهتر جوانه بزند.

* نکته: تفاوت Vernalization و Stratification

Stratification یک دوره سرما جهت از بین بردن خواب بذر است. اما ورنالیزاسیون یا بهاره‌سازی یک دوره سرما جهت ورود به فاز زایشی در گیاه (معمولاً دوساله) است.

استفاده از درجه حرارت متناوب

بذور مرطوب جهت از بین بردن خواب باید در دماهای متناوب قرار گیرند مثلاً بذر علف‌های هرز، بذوری که در سطح خاک قرار دارند طی شب و روز این دوره را می‌گذرانند اما برای دقیق و یکنواخت بودن جوانه‌زنی باید این درجه

حرارت‌دهی بالا و پایین در آزمایشات القاء شود.

بذرهایی که به این پدیده واکنش مثبت نشان می‌دهند به نور هم واکنش مثبت دارند. به‌طور مثال بذرهایی که در اعماق خاک هستند احتمالاً به دلیل عدم وجود دماهای متناوب جوانه نمی‌زنند مثل بذر علف‌های هرز که پس از شخم‌زدن در سطح قرار گرفته و جوانه می‌زنند.

فاکتورهای تأثیرگذار بر دمای متناوب

- 1- درجه حرارت کمینه (min)
 - 2- درجه حرارت بیشینه (max)
 - 3- دامنه فرکانسی
 - 4- مدت زمان گرم
 - 5- مدت زمان سرد
 - 6- نرخ گرم شدن
 - 7- نرخ سرد شدن
 - 8- تعداد سیکل‌ها
 - 9- مدت زمانی که بعد از جذب آب توسط بذر درجه حرارت متناوب شروع نشده (ترموپریود)
- از مواد مهم دامنه فرکانس (Amplitude) است. که نقش کلیدی را در این‌جا دمای متوسط دارد.
- سپس ترموپریود و بعد از آن مدت زمان سرد و گرم از اهمیت بالایی برخوردارند.
- هرچه تعداد سیکل‌ها بیشتر باشد خواب بیش‌تر شکسته می‌شود.
- درجه حرارت متناوب می‌تواند بر روی ساختمان مولکول‌های بزرگ تأثیر داشته باشد. دیده شده است که در این مولکول‌ها در شرایط عادی مانعی برای جوانه‌زنی است اما تغییر در ساختار آن‌ها و شکستن آن‌ها باعث بهتر شدن جوانه‌زنی می‌شود.
- تعادل بین بازدارنده‌ها و تحریک‌کننده‌ها نیز توسط این پدیده کنترل و به نفع مواد تحریک‌کننده تغییر پیدا نمی‌کند.
- این پدیده نیز باعث جدا شدن هورمون‌ها از موادی مثل ساکاروز و ... می‌شود و این Conjugated (اتصال)، جدا شده و هورمون‌ها آزاد شده و جوانه‌زنی را تحریک می‌کنند.

شکستن خواب مربوط به پوسته بذر

معمولاً بذور دارای پوسته سخت Hard Seed نامیده می‌شوند و می‌توانند دارای خواب‌های طولانی باشند. سختی پوسته بذر باعث می‌گردد که هم جذب آب و هم تبادلات گازی با مشکل روبه‌رو گردد. هم‌چنین وجود برخی مواد بازدارنده متابولیکی مانند فنول‌ها، آلکالوئیدها، سیانامیدها و نیز برخی از ترکیبات قندی و نمک‌ها (بازدارنده‌های اسمزی) که در پوسته بذر وجود دارند می‌توانند باعث ممانعت از جذب آب توسط بذر گردند.

یکی از فاکتورهای مؤثر بر سختی پوسته بذر شدت و نحوه خشک کردن بذر پس از برداشت است. دیده شده است که هنگام خشک کردن بذر به دلیل اکسید شدن برخی ترکیبات فنلی موجود در پوسته این بذرها و تبیره شدن پوسته بذر خاصیت نفوذپذیری بذر کاهش پیدا می‌کند (نسبت به آب و گاز). مثلاً در مورد شبدر، باقلا و سیر ممکن است این اتفاق بیافتد.

جهت برطرف کردن خواب ناشی از پوسته بذر معمولاً از روش‌های اسکاریفیکاسیون و آب‌شویی استفاده می‌شود. اسکاریفیکاسیون بر دو نوع فیزیکی و شیمیایی است.

1- خراش دهی مکانیکی (اسکاریفیکاسیون مکانیکی)

عملی ایت که جهت خراش پوسته بذر به منظور کاهش سختی آن و سهولت تبادلات گازی و آبی صورت می‌گیرد. این کار معمولاً از طریق ساییدن بذور روی یک سطح سخت و یا ساییدن بذور به هم‌دیگر استفاده از ضربه، سوراخ کردن، آب جوش استفاده از ساینده‌ها و گاهی استفاده از درجه حرارت بالا صورت می‌گیرد. مثلاً بذر هلو را با مته سوراخ و سپس کشت می‌کنند.

2- خراش دهی شیمیایی

در این روش معمولاً از مواد شیمیایی از خانواده سولفیدها مانند اسید سولفوریک غلیظ استفاده می‌گردد. به‌طور مثال در بعضی از کشورهای اروپایی بذر کلم یا پنبه را قبل از کاشت به مدت چند دقیقه در اسید سولفوریک غلیظ قرار می‌دهند. بعد از چند دقیقه آن را خارج و با آب شستشو می‌دهند. گاهی نیز از برخی ترکیبات شیمیایی دیگر مانند الکل یا استون به عنوان حلال آلی استفاده می‌گردد و جهت حل کردن ترکیبات پوسته بذر استفاده می‌شود و گاهی نیز از برخی آنزیم‌ها مانند سلولاز و پکتیناز جهت تجزیه سلولز و پکتین در پوسته سخت استفاده می‌گردد.

گاهی اوقات با استفاده از طول‌موج‌های رادیویی به مدت چند دقیقه می‌توان خواب بذر را از بین برد. مثلاً بذر با قرار

گرفتن در مقابل طول موج 10 مگاهرتز به مدت چند دقیقه می‌تواند خواب خود را از دست بدهد. این روش گرا است اما خسارت به جنین به حداقل می‌رسد.

طول موج مادون قرمز هم می‌تواند هم‌چنین نقشی نیز داشته باشد و در رفع خواب بذر مؤثر باشد.

روش آبخویی

در یان روش به واسطه رقیق شدن مواد بازدارنده شیمیایی و ترکیبات اسمزی موجود در پوسته بذر و یا فرابر میوه جوانه‌زنی با سهولت بیش‌تری انجام می‌گیرد. مثلاً در مورد چغندر قند برای آبخویی می‌توان بذر را در آب جاری قرار داد. درجه حرارت آب برای آبخویی ترکیبات بازدارنده موجود در بذر باید 25°C باشد.

استفاده از هورمون‌ها و ترکیبات شیمیایی جهت رفع خواب بذر

برخی ترکیبات نظیر پراکسید هیدروژن (آب اکسیژنه H_2O_2)، نیترات پتاسیم (KNO_3)، آدتوزین مونوفسفات (AMP) که در بذرنه به کار می‌رود و هم‌چنین برخی از مواد که باعث جلوگیری از تنفس می‌شود. (Respiration Inhibitor) یا بازدارنده‌های تنفس می‌توانند در شکستن خواب مؤثر باشند. البته این دسته از بذور که بازدارنده‌های تنفسی برای شکستن خواب آن‌ها استفاده می‌شود باید بلافاصله پس از استفاده شسته شوند تا بذر اجازه تنفس مجدد داشته باشد.

هم‌چنین برخی مواد دیگر مانند NH_2OH ، H_2S ، CO و NANO_3 هم می‌توانند جهت رطرف کردن خواب استفاده شوند، ولی استفاده از آن‌ها ریسک بالایی دارد و بایستی دقت بالایی لحاظ گردد. هم‌چنین برخی ترکیبات شیمیایی مانند اتانول و متیل آلی هم می‌توانند استفاده شوند.

هورمون‌هایی مثل جیبرالین‌ها (GA_3 ، GA_4 و ...)، سیتوکتین‌ها، اتیلن‌ها، اسکین‌ها نیز می‌توانند در شکستن خواب مؤثر باشند ولی اثر اتیلن‌ها و اکسین‌ها به مراتب کم‌تر از سیتوکتین‌ها و جیبرالین‌ها می‌باشد. تیمار کردن بذور خواب با جیبرلین‌ها باعث رفع نیاز نوری و گاهی نیاز سرمایی این بذرها نیز می‌گردد. مثلاً بذر کاهو چنان‌چه با جیبرلین تیمار گردد. نیاز نوری آن به مقدار زیادی کاهش یافته و توانایی جوانه‌زنی در تاریکی را خواهد داشت. در این حالت نقش فیتوکروم‌ها کم‌تر می‌گردد.

مکانیسم شکستن خواب

معمولاً در مورد خواب مربوط به پوسته بذر ثابت شده است نفوذپذیری نسبت به آب و گازها نقش اصلی را در مورد

خواب ایفا می‌کند و نیز آزمایشات نشان می‌دهد که در خواب ناشی از چنین بذور، معمولاً بافت‌های اطراف جنین و نیز تغییرات هورمونی که در جنین صورت می‌گیرد نقش بالایی در برطرف کردن خواب خواهند داشت.

آزمایشات نشان می‌دهد که تغییر در تعادل بین مواد بازدارنده مثل ABA و مواد تحریک کننده مثل سیتوکنین، جیبرلین و اتیلن‌ها می‌تواند باعث برطرف شدن دورمانسی خواب گردد.

بذرهایی که نیاز به استرافیکسیون جهت رفع خواب دارند، بعد از سرمادهی میزان قندهای موجود در بذر به سرعت افزایش می‌یابد، هم‌چنین در بذوری که نیاز به دوره فرارسیدگی (After Reining) دارند، پس از گذراندن این دوره میزان لیپیدها کاهش یافته و نیز مشاهده شده که افزایش تولید قندها و کاهش لیپیدها فعالیت بسیاری از آنزیم‌ها را افزایش داده که هر یک از آن‌ها می‌توانند منشأ یک پروسه متابولیکی در جهت سرعت بخشیدن به شکسته شدن خواب و افزایش جوانه‌زنی در بذر گردند.

عوامل محیطی و جنبش‌های گیاهی

ترموپریودیسم

طی تحقیقاتی که ونت روی گوجه‌فرنگی داشت این پدیده کشف شد. بدین‌صورت که گیاه گوجه‌فرنگی که در درجه حرارت یکسان و یکنواخت در روز و شب قرار داشتند. به‌خوبی گیاهانی که در درجه حرارت بالا در روز و درجه حرارت پایین در شب قرار داشتند رشد نمی‌کنند که این پدیده ترموپریودیسم نامیده شد. علت آن ممکن است این باشد که درجه حرارت بالا و یکنواخت در روز و شب باعث از دست رفتن مواد از طریق تنفس به مقدار زیاد در تاریکی می‌شود و در نتیجه مواد کربوهیدرات کافی برای تولید مواد گیاهی جدید در دسترس نخواهد بود. اگر درجه حرارت شب کاهش یابد سرعت از دست رفتن مواد در تنفس کاهش می‌یابد و کاهش وزن خشک تقلیل می‌یابد.

* نکته: ترموپریودیسم به اختلاف درجه حرارت بین شب و روز گفته می‌شود.

تروپیسیم

به‌طور کلی تروپیسیم، پاسخ گیاهان به محرک‌های محیطی است که می‌تواند شامل نور یک‌طرفه یا جاذبه زمین باشد که با رشد نمایان می‌شود.

این رشد ممکن است به‌صورت محرک (مثبت) یا فرار از محرک (منفی) باشد که بسته به نوع محرک به انواع زیر تقسیم می‌شود:

- 1- اگر بر اثر نور باشد (فتوتروپیسم ساقه)
- 2- اگر بر اثر نیروی نقل زمین باشد (زئوتروپیسم یا گراوی تروپیسم ریشه)
- 3- اگر به خاطر وجود آب باشد (هیدروتروپیسم ریشه)
- 4- اگر تماس با سطح و کشیده شدن به آن سمت باشد (تیگموتروپیسم ساقه پیچیده یا ریشه‌های پیچیده)
- 5- اگر محرک شیمیایی باشد، رشد گیاه به آن سمت کشیده می‌شود (کیموتروپیسم)

فتوتروپیسم

در این جا واکنش به سمت نور است و گیرنده یک فلاوپروتئین (ریبوفلاوین) است که به نور ابی واکنش نشان می‌دهد و در غشای سلول قرار دارد.

کراوی تروپیسم

این نوع حرکت در ریشه‌ها مشهود است و مربوط به سلول‌های خاصی است که در کلاهک ریشه وجود دارد (به نام استاتوسیت) که دارای ذخیره نشاسته است که به آن‌ها استاتولیت گویند. در این نوع حرکت اکسین نقش به‌سزایی دارد.

ناستی

ناستی‌ها پاسخی را می‌توان به انواع زیر تقسیم کرد:

- 1- اپی‌ناستی: خمیدگی اندام‌ها به سمت پایین (دربرنج)
- 2- هیپوناستی: جمع شدن اندام‌ها به سمت بالا (در توت‌فرنگی)
- 3- ترموناستی: حرکت گیاهان در پاسخ به تغییرات دما (مثل باز و بسته شدن گل‌ها)
- 4- تیگوناستی: پیچیدن به دور یک میله باریک یا حرکت گیاهان گوشتخوار (مثل پیچک)
- 5- نیکی‌ناستی: حرکت خواب گلبرگ‌ها و برگ‌ها که در شب جمع شده یا بسته می‌شوند یا در هنگام روز باز می‌شوند

مثل یونجه

علت حرکت برگ/ها به خاطر وجود سلول‌های خاصی در قاعده برگ است که به آن‌ها Pulvinus گفته می‌شود. این دسته سلول‌ها به دو قسمت تقسیم می‌شوند: یک قسمت فوقانی (Flexor) و یک قسمت تحتانی (Extensor) که با تغییر حالت‌های تورژسانس و حرکت پتاسسیم و کلر و اسیدهای آلی موجب باز و بسته شدن روزنه‌ها می‌شود. مثلاً در هنگام روز سلول‌های تحتانی در حالت تورژسانس کامل ولی در سلول‌های فوقانی در حالت تورژسانس کم‌ترند و موجب

می‌شوند که برگ‌ها اصطلاحاً باز باشد و در شب برعکس این حالت تحت کنترل ساعت بیولوژیکی و فیتوکروم است.

سیموناستی

در این حالت به‌خاطر تماس، برگ‌ها بسته شده یا جمع می‌شوند (مانند گیاه حساس میموزا) این عمل به خاطر تغییر تورزسانس سلول‌های موتور در سلول‌های Palvini در دمبرگ‌ها اتفاق می‌افتد. تماس باعث تغییر پتانسیل الکتریکی شده و در طول برگ انتقال می‌یابد.

تولید گل و میوه

منشأ دریافت اثر روز و نور، برگ‌های بالغ (برگ‌های خیلی پوی و جوانی‌توانند این اثر را دریافت کنند) و رنگریزه موجود در داخل برگ به نام فیتوکروم است که یان اجزا پس از دریافت اثر طول روز، هورمون‌های گیاهی را به مریستم‌های گیاه ارسال می‌کنند گیاهان از نظر طول روز به سه دسته تقسیم می‌شوند.

- 1- گیاهان روز بلند که برای گل‌دهی طلب روزهای بلند با روند افزایشی هستند مثل گندو و جو
- 2- گیاهان روز کوتاه که طالب روزهای کوتاه با روند کاهشی هستند مثل ذرت یویا و سورگوم
- 3- گیاهان روز خنثی که طول روز گل‌دهی آن‌ها تأثیر ندارد و باید به یک حداقلی از رشد رویشی برسند تا گل بدهند مثل خیار، گوجه‌فرنگی و سیفی‌جات.

در مورد گیاهان روز بلند و روز کوتاه اصطلاحی به نام اختیاری (Faculative) وجود دارد. مثلاً گیاهان روز کوتاه اختیاری ترجیحاً روز کوتاه را دوست دارند ولی اگر این شرایط مهیا نشد بازهم به گل می‌روند مثل ارقام جدید ذرت.

طول روز در گل‌انگیزی نقش دارد یا طول شب؟

آزمایشی که اخیراً صورت گرفته نشان داده‌اند که طول روز در گل‌انگیزی نقش ندارد بلکه در واقع طول شب کنترل‌کننده دروه گل‌انگیزی (نکتوپریود) است. برای بررسی نقش طول روز یا شب در گل‌انگیزی با استفاده نور سفید یا قرمز مدت مختصری از طول شب را می‌شکنند. به‌طوری که گیاهان روزبلند با شکسته شدن طول شب وارد فاز زایشی شدند و گل‌دهی آن‌ها به جلو افتاد. مدت زمان لازم برای شب‌شکنی دوازده تا دو دقیقه گزارش شده است. این اثر شکستن شب باید حداقل مدت زمانی از تاریکی سپری شده باشد تا اثر خود را بر گل‌انگیزی ظاهر کند. در سطوح وسیع و شرایط مزرعه، شکستن طول شب کاربرد چندانی ندارد بلکه این روش مختص محیط‌های کوچک مثل گلخانه‌هاست.

تأثیر کیفیت نور

ثابت شده است که نور قرمز با طول موج 600-680 نانومتر باعث شکسته شدن شب می‌شود ولی اگر بلافاصله بعد از نور قرمز، نور قرمز دور یا طول موج 720-750 نانومتر به گیاه تابانده شود، اثر شکستن طول شب خنثی می‌شود. نتیجه این که نور قرمز تحریک گل‌دی را باعث شده و به مقدار زیاد توسط فیتوکروم جذب می‌شود و در سطوح پایین انرژی اثربخش است. طول موج 380-445 نانومتر، نور آبی به مقدار کم توسط فیتوکروم جذب می‌شود و این نور بر گل‌انگیزی در سطوح بالای انرژی، اثربخش است. مشخص شد که این طول موج شرایط روزبلندی را به روز کوتاهی تبدیل می‌کند. در اثر عوامل مختلف هورمون‌های گل‌دهی با فلوریزن در داخل برها تولید می‌ود و سپس از طریق آوندهای آبکش و چوبی به محل گل‌دهی منتقل می‌شوند. هورمون‌های گل‌دهی در برگ‌ها ساخته می‌شوند و سپس به محل گل‌دهی منتقل می‌شوند. در مطالعات متفاوت گاهی سن گیاه و گاهی وزن گیاه و گاهی تعداد برگ، ملاک ورود گیاه به فاز زایشی قرار می‌گیرد ولی در اکثر مطالعات یک حداقل سنی را به جای وزن گیاه ملاک قرار می‌دهند که مرحله رویش پایه (BVP) گفته می‌شود.

شکل Pfr فیتوکروم گیاه روز کوتاه را از گل‌دهی بازمی‌دارد و گل‌دهی را در گیاهان روزبلند جلو می‌اندازد. فرم pr نقش پایدارتری از فرم pfr از نظر متابولیسی فعال‌تر است. Pfr می‌تواند با سرعتی که وابسته به درجه حرارت است به Pr تبدیل شود. این امر عامل گردهی گیاهان روز کوتاه و بازدارنده گل‌دهی گیاهان روزبلند در دوره تاریکی است، شکست تاریکی شب توسط نور قرمز گل‌دهی را در جو جلو می‌اندازد اما سویا و طوق را از گل‌دهی بازمی‌دارد. اگر فیتوکروم Pr بیش‌تر باشد، گیاه روز کوتاه گل‌دهی و اگر فرم Pfr بیش‌تر باشد گیاه روزبلند گل می‌دهد.

منحنی‌های پاسخ فتوپریودی گیاهان روز کوتاه و روزبلند

با توجه به شکل 1-9 در گیاه روز کوتاه طول روز تا مدت خاصی اثر ثابتی دارد یعنی تغییرات طول روز طی دامنه خاصی تغییری در سرعت نمو ندارد و بیش‌ترین سرعت نمو و گل‌دهی وجود دارد تا زمانی که به یکی طول روزی برسد که به‌طور خطی هر چه قدر طول روز افزایش می‌یابد، مدت زمان تا گل‌دهی طولانی‌تر می‌شود تا این ک به طول روزی برسد که دیگر گل‌دهی وجود ندارد.

طول روز بحرانی (Critical Photoperiod): طول روزی است که در گیاهان روزبلند، کم‌تر از آن باعث تأخیر در گل‌دهی و در گیاهان روز کوتاه بلندتر از آن باعث تأخیر در گل‌دهی می‌شود یعنی فاصله‌ای که در آن بیش‌ترین گل‌دهی

یا سرعت گل‌دهی روی می‌دهد.

Ceiling Photoperiod: طول روزی است که در آن گیاهان روز کوتاه اجباری اصلاً به گل نمی‌روند و در گیاهان روز بلند طول روزی است که کوتاه‌تر از آن دیر به گل می‌روند (در گیاهان روز بلند اختیاری) ولی در گیاهان روز بلند اجباری اصلاً به گل نمی‌روند در گیاهان روز کوتاه اختیاری، طول روزی است که مدت گل‌دهی آن‌ها طولانی می‌شود.

تثبیت بیولوژیکی نیتروژن

نیتروژن (N_2) اصلی‌ترین عامل محدود کننده تولید محصولات زراعی است مقدار نیتروژن موجود در رسوبات خاک‌ها و سنگ‌ها بیش‌تر از اتمسفر است ولی این نیتروژن تا زمانی که در اثر هوازدگی تجزیه نشود برای گیاه قابل استفاده نخواهد بود. ترکیبات نیتروژنه برای گیاهان عالی فقط به صورت ترکیبی و یونی (NO_3^- و NH_4^+) قابل استفاده هستند. بعضی از باکتری‌های اکتینومسیت‌ها و جلبک‌های سبز-آبی (سیانوباکتری‌ها) موجوداتی هستند که می‌توانند از نیتروژن گازی (N_2) استفاده کنند.

به تبادیل نیتروژن به سه منبع اتمسفر، خاک و موجودات زنده چرخه نیتروژن می‌گویند.

آمونیفیکاسیون: فرآیند تبدیل مواد آلی به آمونیاک را آمونیفیکاسیون می‌گویند.

نیتریفیکاسیون: تبدیل آمونیاک به نیترات، نیتریفیکاسیون نام دارد.

دنیتریفیکاسیون: فرآیندی است که در آن نیترات موجود در خاک تبدیل به N_2 گازی می‌شود.

***نکته:** یوکاریوت‌ها قادر به تثبیت نیتروژن نیستند و فقط پروکاریوت‌ها تثبیت نیتروژن را انجام می‌دهند. آنزیم دی‌نیتروژناز باعث تثبیت نیتروژن می‌شود که فقط در پروکاریوت‌ها وجود دارد.

تثبیت نیتروژن

به فرآیند احیا نیتروژن مولکولی به آمونیاک تثبیت نیتروژن گفت می‌شود. تثبیت نیتروژن به سه طریق زیر صورت می‌گیرد:

1- انرژی موجود در رعدوبرق باعث تبدیل انرژی مولکولی به اکسیدهای نیتروژن (NO و N_2O) می‌شود که این اکسیدهای نیتروژن تبدیل به اسید نیتریک می‌شود و همراه با قطرات باران به خاک وارد می‌شوند.

2- تثبیت صنعتی نیتروژن: نیتروژن مولکولی از طریق فرآیندهای «هابر-بوش» در دما و فشار بالا با هیدروژن ترکیب شده و تولید آمونیاک می‌کند.

3- تثبیت بیولوژیکی نیتروژن: میکروارگانیسم‌های خاک نیتروژن مولکولی را به آمونیاک تبدیل می‌کنند. قسمت اعظم نیتروژن تثبیتی از تثبیت بیولوژیکی نیتروژن به‌وجود می‌آید.

پروکاریوت‌های تثبیت کننده نیتروژن به دو صورت غیر هم‌زیست یا آزادی و هم‌زیست وجود دارند.

تثبیت‌کنندگان غیرهم‌زیست نیتروژن

الف) باکتری‌ها: باکتری‌های تثبیت کننده نیتروژن (آزادی) به دو صورت هوازی و غیرهوازی هستند.

1- هوازی: در یان دسته از خانواده Azetobacteraceae باکتری‌های از توباکتر، آزوسپیریلیوم دارای اهمیت هستند.

2- غیرهوازی: مانند کلسترییدیوم

ب) جلبک‌ها سبز- آبی (سیانوباکتری‌ها): دو جنس Anbaena و Nostoc متداول‌ترین آن‌ها می‌باشد.

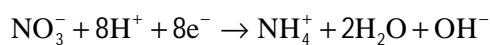
تثبیت‌کنندگان هم‌زیست نیتروژن

1- ریزوبیوم: هم‌زیست با بقولات

2- اکتینومیست‌ها مثلاً Frankia هم‌زیست با بازدنگان چوبی

3- جلبک سبز- آبی

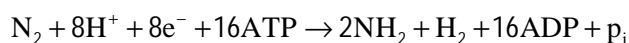
نیترا توسط معداله زیر به آمونیم تبدیل می‌شود:



8 الکترون در یان فرآیند نیاز است.

آنزیم دی‌نیتروژناز یک کمپلکس پروتئین مولیت مریک است که به پروتئین کوچک آن پروتئین آهن‌دار و به پروتئین بزرگ‌تر، آهن مولیبدن می‌گویند.

محصول اصلی تثبیت بیولوژیکی نیتروژن آمونیاکی است. معداله فوق را نیز می‌توان به‌صورت زیر نوشت:



جذب نیتروژن

سه نوع ترکیب نیتروژن می‌توانند توسط ریشه جذب شوند:

1- اوره $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$

2- نیترات NO_3^-

3- آمونیم NH_4^+

در خاک‌های حاصلخیز جذب نیترات به مراتب بیش‌تر از جذب آمونیم صورت می‌گیرد. در خاک‌های سرد، جذب آمونیم بهتر انجام می‌شود به عبارت دیگر جذب آمونیم کم‌تر تحت تأثیر سرما قرار می‌گیرد. در مناطقی که بارندگی شدید است آبشویی نیترات شدیدتر است.

جذب نیترات در اکثر گیاهان بیش‌تر از آمونیم است ولی جذب نیترات به انرژی بیش‌تری نیاز دارد. در زراعت توصیه می‌شود که مخلوطی از نیترات و آمونیم به خاک داده شود تا کارایی جذب توسط ریشه بالا برود.

وقتی که نیترات جذب می‌شود. گیاه یون OH^- را به داخل خاک می‌فرستد. در نتیجه خاک قلیایی می‌شود و متعاقب آن جذب آنیون افزایش می‌یابد. بیش‌ترین جذب نیترات در PH 4 تا 5 صورت می‌گیرد. با جذب بیش‌تر نیترات از جذب‌های بعدی نیترات جلوگیری می‌شود زیرا PH خاک بالا می‌رود. اما وقتی که گیاه آمونیم جذب می‌کند یون H^+ را به خاک می‌فرستد و PH خاک اسیدی می‌شود. بیش‌ترین جذب آمونیم در PH = 7 خاک اسیدی از جذب‌های بعدی آمونیم ممانعت می‌کند.

تجمع نیتروژن

نیتروژن در ابتدا از غشای پلاسمایی عبور می‌کند و در داخل سلول انباشته می‌شود و سپس آسیمیلاسیون صورت می‌گیرد. جذب هر دو فرم نیتروژن فعال است ولی جذب نیترات به انرژی بیش‌تری نیاز دارد. جذب نیترات در صورتی که آمونیم در محیط زیاد باشد دچار اختلال می‌شود ولی جذب آمونیم توسط نیترات تحت تأثیر قرار نمی‌گیرد. مراحل نهایی جذب نیترات به PH خاک و درجه حرارت‌های پایین حساسی است ولی جذب آمونیم این حساسیت‌ها را ندارد.

عوامل مؤثر بر جذب نیتروژن

1- تأثیر فاکتورهای داخل گیاه شامل وضعیت نیتروژن داخل گیاه و وضعیت کربوهیدرات‌ها

2- فاکتورهای خارجی مثل درجه حرارت PH و میزان اکسیژن

3- گونه و مرحله رشد گیاه

دلایل جذب بهتر آمونیم نسبت به نیتروژن

1- جذب آمونیم راحت‌تر است. بنابراین با جذب آمونیم ناقلین نیترات کم فعال و فعالیت‌های آنزیم‌های دوگانه نیترات

هم کاهش می‌یابد.

2- حضور آمونیم موجب اسیدی شدن غشای پلاسمایی می‌شود که این مانع از جذب نیترات به داخل سلول در اثر تغییر تراوایی غشای سیتوپلاسمی می‌شود.

***نکته:** در مراحل اولیه جذب نیترات کم‌تر است زیرا کربوهیدرات‌ها کم‌تر و سطح فتوسنتز کننده نیز کم‌تر می‌باشد. هم‌چنین در مراحل اولیه رشد میزان ناقلین نیترات کم‌ار است. بنابراین در ابتدای رشد، جذب آمونیم بیش‌تر از نیترات است.

***نکته:** در سرما ناقلین نیترات فعالیت کم‌تری دارند بنابراین می‌توان گفت که سرما جذب نیترات را کاهش می‌دهد ولی آمونیم تحت تأثیر سرما قرار نمی‌گیرد.

***نکته:** جذب نیترات برای گیاه با صرف انرژی بیش‌تری نسبت به جذب آمونیم همراه است زیرا نیترات دارای بار منفی است و بیش‌تر بارهای داخل گیاه نیز منفی می‌باشد، بنابراین با جذب نیترات تعادل بارهای داخل گیاه به هم می‌خورد و بنابراین جذب نیترات احتیاج به صرف انرژی بیش‌تری دارد.

آسیمیلایون نیتروژن

آمونیاک تولیدی بر اثر تثبیت نیتروژن برای مصرف توسط گیاه میزبان باید به نیتروژن آلی تبدیل شود. آمونیاک به‌عنوان اولین ترکیب تولیدی پایدار در تثبیت نیتروژن می‌باشد. آمونیاک با گرفتن پروتون تولید یون آمونیم (NH_4^+) می‌کند. در بیش‌تر خاک‌ها آمونیاک به سرعت توسط باکتری‌های نیترات‌کننده به نیترات تبدیل می‌شود. اغلب گیاهان قادرند یون آمونیم و نیترات موجود در خاک را جذب کنند. یون آمونیم در اثر جذب از خاک برای گیاهان بسیار سمی می‌باشد و در سیستم‌های تثبیت نیتروژن از عمل آنزیم دی‌نیتروژناز جلوگیری می‌کند. هم‌چنین در متابولیسم انرژی سلول (تولید ATP) ایجاد اختلال می‌نماید. بسیاری از گیاهها با تبدیل سریع آمونیم به اسیدهای آمینه از اثرات ناشی از سمی بودن آن دوری می‌کنند.

در اثر پشویستن آمونیم به دو مولکول گلوتامات که توسط آنزیم گلوتامین سنتاز کاتالیز می‌شود دو مولکول گلوتامین تولید می‌شود. در لگوم‌های مناطق معتدل مثل نخود و شبدر اسید آمینه آسپارزین ماده اصلی صادر شده گره‌ها می‌باشد ولی در لگوم‌های گرمسیری مثل سویا، لوبیا، مشتقات اوره یا اروتیدها ماده اصلی انتقالی از گره‌ها می‌باشد.

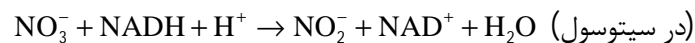
بیوسنتز آسپارزین توسط دو واکنش ترانس آمیناسیون صورت می‌گیرد واکنش‌های ترانس آمیناسیون توسط دسته‌ای از

آنزیم‌ها به نام آمینو ترانسفراز، کاتالیز می‌شود و باعث می‌شوند که نیتروژن تثبیت گردد.

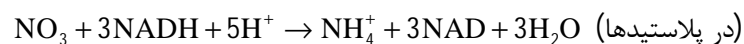
در گیاهانی که قادر به تثبیت نیتروژن به صورت هم‌زیستی نیستند عمدتاً نیتروژن را به صورت نیترات از خاک جذب می‌کنند و قبل از این که نیتروژن را وارد اسیدهای آمینه کنند این نیترات را به آمونیم تبدیل می‌کنند این فرآیند در ریشه و اندام هوایی صورت می‌گیرد.

تبدیل نیترات به آمونیم در دو مرحله انجام می‌گیرد:

1- نیترات توسط آنزیم نیترات ریداکتاز به نیتريت احیا می‌شود و این واکنش در سیتوسول رخ می‌دهد. در حقیقت نیترات ریداکتاز آنزیمی سیتوسولی است.



2- سپس نیتريت به پلاستیدها (در ریشه) یا کلروپلاست (در برگ) منتقل می‌شود و توسط آنزیم نیتريت ریداکتاز به آمونیم احیا می‌گردد.



*نکته: نیتريت سمی است و به ندرت در گیاه تجمع می‌یابد که دلیل آن عدم تجمع آن به خاطر فعالیت شدي آنزیم نیتريت ریداکتاز در مقایسه با نیترات ریداکتاز می‌باشد.

*نکته: آمونیم به دلیل این که در غلظت بالاتر از یک سطح مشخص ایجاد سمیت می‌کند، سریعاً توسط سیستم آنزیمی گلوتامین سنتاز و گلوتامات سنتاز به ترکیبات آلی آسیمیله می‌شود.

معدنی شدن: تبدیل نیتروژن آلی هب نیتروژن معمولی را معدنی شدن می‌گویند.

تست‌های طبقه‌بندی شده فصل نهم

1- وجود دورمانسی در بذور برخی از گیاهان زراعی:

- 1) هم از لحاظ جوانه‌زنی یکنواخت و هم از نظر رقابتی از معایب به حساب می‌آید.
- 2) هم از لحاظ جوانه‌زنی یکنواخت و هم از نظر رقابتی از مزایا به حساب می‌آید.
- 3) از لحاظ جوانه‌زنی یکنواخت از مزایا، از نظر رقابتی از معایب به حساب می‌آید.
- 4) از لحاظ جوانه‌زنی یکنواخت از معایب و از نظر رقابتی از مزایا به حساب می‌آید.

2- حساسیت بذر علف‌های هرز به نور در زمان جوانه‌زنی

- 1) نوعی سازگاری برای مقابله با تنش نوری مقدار آب از دست رفته
- 2) نوعی سازگاری در جهت فرار از خشکی مقدار CO_2 جذب شده
- 3) نوعی سازگاری برای ایجاد مقاومت به خشکی است.
- 4) مکانیزمی است که تعیین می‌کند وقتی بذر در عمق مناسب قرار گرفت جوانه بزند.

3- خواب فیزیولوژیکی بذر به وضعیتی اطلاق می‌شود که:

- 1) خواب در اثر پوسته سخت بذر ایجاد شده باشد.
- 2) جنین هنوز بالغ نشده باشد.
- 3) خواب در اثر عدم وجود رطوبت کافی برای جوانه‌زنی بذر ایجاد شده باشد.
- 4) خواب در اثر قرار گرفتن بذر بالغ در معرض دماهای پایین ایجاد شده باشد.

4- افزایش تغذیه ازت بوته مادری به چه دلیل می‌تواند موجب رشد بیشتر گیاهچه حاصل از بذر تولید شده

از آن شود؟

- 1) تجمع پروتئین در لایه آلورن
- 2) تجمع پروتئین در اندوسپرم
- 3) افزایش پروتئین سلول‌های ساقه‌چه
- 4) افزایش پروتئین سلول‌های ریشه‌چه

5- جوانه‌زنی یک فرآیند..... می‌باشد که عمل سوختن در و محل سوختن در صورت می‌گیرد.

- (1) سوختی - آندوسپرم - جنین
 (2) سوخت و سازی - آندوسپرم - جنین
 (3) انرژی‌زا - جنین - آندوسپرم
 (4) سوخت و سازی - جنین - آندوسپرم (بافت ذخیره‌ای)

6- در صورت ورس گیاه کدام یک از بافت‌ها می‌تواند به بلندشدن گیاه کمک کند؟

- (1) مریستم انتهایی
 (2) مریستم جانبی
 (3) مریستم میان بافتی
 (4) هر سه

7- بذر دارای جنین نارس عمدتاً دارای کدام یک از خواب‌های زیر است؟

- (1) خواب اجباری
 (2) خواب القایی
 (3) خواب ثانویه
 (4) خواب فیزیولوژیکی

8- تست تترازلیوم بذر کدام یک از پدیده‌های زیر را مشخص می‌سازد؟

- (1) درصد سلول‌های در حال استراحت
 (2) درصد حیات سلول‌ها
 (3) درصد سلول‌های در حال خواب
 (4) درصد مرگ سلول‌ها

9- فراوان‌ترین چربی‌های موجود در غشاء سلولی کدام است؟

- (1) اسیدهای چرب اشباع
 (2) فسفولیپیدها
 (3) اسیدهای چرب غیراشباع
 (4) گلیسیریک اسید

10- بذرهایی که جنین نارس دارند دارای کدام یک از انواع خفتگی (Dormancy) زیر می‌باشند؟

- (1) اجباری
 (2) القایی
 (3) ثانویه
 (4) فیزیولوژیکی

11- کدام یک از اندام‌های گیاه دوره طولانی‌تری از رشد را شامل می‌شود؟

- (1) برگ
 (2) ریشه
 (3) ساقه
 (4) میوه

12- از مراحل جوانه‌زنی کدام یک فیزیکی است؟

- (1) پارگی پوسته بذر و ظهور ریشه‌چه
 (2) جذب آب
 (3) سنتز آنزیم‌ها
 (4) فعال‌سازی آنزیم

13- طول دوره زمانی بیشتر برای نمو گیاه تحت چه شرایطی به وجود می آید؟

- (1) کشت زودتر - عرض جغرافیایی پایین تر - دمای پایین تر
- (2) کشت دیرتر - عرض جغرافیایی بالاتر - دمای بالاتر
- (3) کشت دیرتر - عرض جغرافیایی پایین تر - دمای بالاتر
- (4) کشت زودتر - عرض جغرافیایی بالاتر - دمای پایین تر

14- علت کیفیت پایین پروتئین دانه های غلات برای تغذیه انسان و حیوانات تک معده ای است.

- (1) کمبود اسیدهای آمینه آرژنین و والین است.
- (2) مقدار زیاد اسیدهای آمینه لایسین و تریپتوفان است.
- (3) کمبود اسیدهای آمینه لایسین و تریپتوفان است.
- (4) مقدار زیاد پروتئین های لایسین و کمبود اسید آمینه میتونین است.

15- عبارتست از تغییرات در سولل یا بافت که منجر به تخصصی شدن در سلول ها و بافت های متفاوت

می شود در حالی که عبارت است از تمام تغییراتی که یک گیاه از جوانه زنی تا پیری پشت سر می گذارد.

- (1) نمو، رشد (2) تمایز، نمو
- (3) تمایز، رشد (4) نمو، تمایز

16- پروتئین اصلی ذخیره ای در دو لپه ای ها است.

- (1) پرولامین است. (2) گلوتامین است.
- (3) گلوبولین می باشد. (4) متیونین است.

17- کمبود کدامیک از دسته عناصر معدنی زیر بیشترین تأثیر منفی را بر میزان سنتز کلروفیل در گیاه

دارد؟

- (1) منیزیم، آهن و پتاسیم (2) نیتروژن، فسفر و مولیبدن
- (3) نیتروژن، فسفر و پتاسیم (4) نیتروژن، منیزیم و آهن

18- چرا در شرایط غرقایی جذب پتاسیم توسط ریشه کاهش می‌یابد؟

- 1) چون کاتیون‌های دیگر با پتاسیم رقابت می‌کنند.
- 2) چون کاتیون‌های دیگر با پتاسیم رقابت می‌کنند.
- 3) به دلیل کمبود اکسیژن در اطراف ریشه انرژی کافی برای جذب فعال پتاسیم توسط ریشه وجود ندارد.
- 4) به دلیل شسته شدن پتاسیم مقدار آن در اطراف ریشه کاهش می‌یابد.

19- اتیولوگی در گیاه هنگامی بوجود می‌آید که

- 1) آب کافی برای تکمیل ساختمان کلروفیل در دسترس گیاه نباشد.
- 2) نور مرئی برای تکمیل ساختمان کلروفیل در دسترس گیاه نباشد.
- 3) دمای مناسب برای تکمیل ساختمان کلروفیل در دسترس نباشد.
- 4) نیتروژن کافی برای تکمیل ساختمان کلروفیل در دسترس گیاه نباشد.

20- کدام گزینه درست است؟

- 1) بذری که از *Viability* بالا برخوردار است، قطعاً *Germinability* بالا نیز برخوردار است.
- 2) همواره میزان *Viability* در یک توده بذر با میزان *Germinability* برابری می‌کند.
- 3) بذری که از *Germinability* بالا برخوردار است، قطعاً *Viability* نیز برخوردار است.
- 4) هیچ‌گاه میزان *Viability* در یک توده بذر با میزان *Germinability* آن برابر نخواهد شد.

21- مهمترین عامل در سنجش قابلیت حیات (*Viability*) بذرها کدام یک از عوامل یا ترکیبات زیر است؟

- 1) کربوهیدرات‌ها
- 2) آنزیم‌ها
- 3) هورمون‌ها
- 4) سطح انرژی

22- در مقایسه فیتوکروم *Pfr* و *Pr* کدام گزینه صحیح است؟

- 1) با افزایش *Pr* جوانه‌زنی در گیاه تحریک می‌شود.
- 2) *Pfr* فرم فعال فیزیولوژیکی فیتوکروم است.
- 3) آمونیوم در ریشه مصرف می‌شود اما نیترات در برگ‌ها
- 4) نیترات قبل از مصرف باید ابتدا احیاء شود.

23- غلظت زیاد..... برای سلول های گیاهی اثر سمیت ندارد اما غلظت زیاد..... برای سلول های گیاهی اثر

سمیت دارد.

(1) نیترات- آمونیوم (2) سدیم- آمونیوم (3) فسفر- نیترات (4)

آمونیوم- نیترات

25- در جوانه زنی بذر یکی از وظایف مهم محور جنین می باشد.

(1) ذخیره ی مواد غذایی (2) ترشح هورمون جهت فعال سازی آنزیم های هضم کننده

(3) تامین مواد معدنی (4) تولید آنزیم های هضم کننده آندوسپرم

پاسخ تشریحی تست‌های طبقه‌بندی شده فصل هشتم

1- گزینه «۳»

بذور دارای خواب وقتی شرایط نامناسب باشد جوانه نمی‌زنند و پس از مطلوب شدن شرایط به طور یکنواخت جوانه‌زنی می‌کنند ولی چون بذر و علف‌های هرز جوانه زده‌اند. بذور در حال خواب در رقابت به مشکل برمی‌خورند.

2- گزینه «4»

بذر اکثر علف‌های هرز برای سبز شدن به نور نیاز دارند و این عمق مناسب برای جوانه‌زنی را به گیاه القا می‌کند.

3- گزینه «2»

گزینه «3» و «4» مربوط به خواب ثانویه و گزینه «1» مربوط به خواب ژنتیکی است.

4- گزینه «1»

در بیان حالت در لایه آورون پروتئین تجمع می‌یابد و به رشد گیاهیچه حاصل از آن کمک می‌کند.

5- گزینه «4»

جوانه‌زنی یک فرآیند سوخت و سازی می‌باشد که عمل سوختن مواد در جنین و عمل سوختن و هیدرولیز مواد ذخیره‌ای در آندوسپرم (بافت ذخیره‌ای) صورت می‌گیرد.

6- گزینه «3»

مریستم انتهایی و جانبی به ترتیب موجب رشد جوانه‌های انتهایی و جانبی می‌شوند.

7- گزینه «4»

بذر دارای جنین نارس عمدتاً دارای خواب فیزیولوژیکی می‌باشد، یعنی اینکه جنین هنوز از نظر فیزیولوژیکی بالغ نشده است.

8- گزینه «4»

تست تترازولیوم برای تشخیص درصد حیات سلول‌ها بکار می‌رود و قابلیت حیات بذر را نشان می‌دهد.

9- گزینه «2»

فراوان ترین چربی های موجود در غشاء سلولی فسفولیپیدها می باشند.

10- گزینه «4»

خواب فیزیولوژیک ناشی از جنین نارس می باشد.

11- گزینه «2»

زیرا در گیاه ابتدا ریشه تشکیل می شود.

12- گزینه «2»

زیرا نیاز به زنده بودن بذر ندارد و اگر بذر مرده هم باشد، آب جذب می کند.

13- گزینه «4»

زیرا در عرض جغرافیایی بالاتر، طول روز و شب نسبت به عرض های پایین تر متفاوت تر است که سبب افزایش طول رشد رویشی می شود دمای پایین تر نیز رشد رویشی را طولانی می کند.

14- گزینه «3»

پروتئین دانه غلات به دلیل کمبود اسیدهای آمینه لایسین و تریپتوفان برای تغذیه انسان و حیوانات تک معده ای دارای کیفیت تغذیه ای پایینی می باشد.

15- گزینه «2»

به تغییرات در سولل یا بافت که منجر به تخصصی شدن در سلول ها و بافت های متفاوت می شود تمایز گویند در حالی که نمو عبارت است از تمام تغییراتی که یک گیاه از جوانه زنی تا پیری پشت سر می گذارد.

16- گزینه «3»

گلوبولین ها و آلبومین ها پروتئین های اصلی ذخیره ای در بذور دو لپه ای ها می باشد.

17- گزینه «4»

عناصر معدنی نیتروژن، منیزیم و آهن، از اجزاء ساختمانی اصلی کلروفیل بوده و بیشترین تأثیر منفی را بر میزان سنتز کلروفیل در گیاه دارند.

18- گزینه «3»

به دلیل اینکه جذب پتاسیم به صورت فعال نیز صورت می‌گیرد. لذا در شرایط غرقابی و کمبود اکسیژن در اطراف ریشه انرژی کافی برای جذب فعال پتاسیم توسط ریشه وجود نخواهد داشت.

19- گزینه «2»

اتیولگی در گیاه هنگامی بوجود می‌آید که گیاه در تاریکی قرار گرفته باشد و نور مرئی برای تکمیل ساختمان کلروفیل در دسترس گیاه نباشد. در این حالت گیاه ظاهری زردنگ (به دلیل وجود کارتنوئید) خواهد داشت.

20- گزینه «3»

بذوری که از قابلیت جوانه‌زنی بالایی برخوردار هستند. قطعاً از قابلیت حیات نیز برخوردار خواهند بود ولی عکس این حالت همیشه صادق نمی‌باشد.

21- گزینه «2»

آنزیم‌ها مهمترین عامل برای سنجش قابلیت حیات بذور می‌باشد.

22- گزینه «2»

فیتوکروم به دو فرم P_{fr} و P_r وجود دارد که P_{fr} فرم فعال فیزیولوژیکی فیتوکروم است و جذب کننده نور قرمز دور است.

23- گزینه «4»

نیترات به صورت مستقیم آسمیله نمی‌شود و قبل از مصرف و تبدیل به ترکیبات آلی ابتدا بایستی به یون آمونیوم احیاء شود.

24- گزینه «1»

غلظت زیاد نیترات برای سلول‌های گیاهی اثر سمیت ندارد، ولی غلظت زیاد آمونیوم برای سلول‌های گیاهی اثر سمیت دارد و از عمل آنزیم دی‌نیتروژناز جلوگیری می‌کند. همچنین در متابولیسم انرژی سولل به ویژه تولید ATP ایجاد اختلال می‌کند.

25- گزینه «2»

پس از جذب آب توسط جنین، ترشح هورمون جیبرلین در محور جنین افزایش می‌یابد. جیبرلین تولیدی به لایه آلورون انتقال یافته و سبب تولید آنزیم‌های هضم کننده نظیر هیدرولاز و نوکلئاز در لایه آلورون می‌شود.

فصل دهم - آزمون جامع

1- در غلظت کم CO_2 بازده کدام گیاه بیش تر است؟ چرا؟

- 1) گیاه C_3 به دلیل میل ترکیبی بیش تر آنزیم PEP کربوکسیلاز با CO_2
- 2) گیاه C_3 به دلیل میل ترکیبی بیش تر آنزیم PuBP کربوکسیلاز با CO_2
- 3) گیاه C_4 به دلیل میل ترکیبی بیش تر آنزیم PuBP کربوکسیلاز با CO_2
- 4) گیاه C_4 به دلیل میل ترکیبی بیش تر آنزیم PEP کربوکسیلاز با CO_2

2- سرعت انتقالی مواد حاصل از فتوسنتز در کدام یک از گیاهان زیر بیش تر است؟

- 1) آفتاب گردان
- 2) ذرت
- 3) سویا
- 4) تنباکو

3- حساسیت کدام یک از فرآیندهای زیر نسبت به تنش کمبود آب بیش تر است؟

- 1) بسته شدن روزنه
- 2) تجمع قند
- 3) ساخت ABA
- 4) پروتئین سازی

4- ضریب اصطهلاک نوری (K) در گیاه بیش تر از گیاه می باشد.

- 1) یونجه - جو
- 2) جو - یونجه
- 3) آفتاب گردان - شبدر
- 4) گندم - چاودار

5- سرعت پر شدن دانه در گیاه زراعی دانه ای وابسته به است.

- 1) اندازه دانه
- 2) طول مدت پر شدن دانه
- 3) پتانسیل انتقال مواد توسط آوند آبکش
- 4) زمان پس از گرده افشانی تا تشکیل دانه

6- فرق متابولیت های اولیه و ثانویه در این است که:

- 1) متابولیت های ثانویه نقش مستقیم در فتوسنتز، تنفس و انتقال دارند.
- 2) متابولیت های ثانویه کارکرد مستقیمی در رشد و نمو ندارند.
- 3) متابولیت های ثانویه در سراسر سلسله گیاهان یافت می شوند.
- 4) متابولیت های ثانویه عمدتاً نوکلئوتیدها و اسیدهای آمینه هستند.

7- در مقاومت برگ نسبت به جذب CO_2 استمرار تنش آب به علت ضایعه دیدن سیستم فتوسنتزی باعث افزایش کدام مقاومت می شود؟

- (1) روزنه‌ای (2) لایه مرزی (3) مزوفیلی (4) مریستمی

8- کاهش دی اکسید کربن در محیط باعث کارآیی مصرف آب در گیاه می شود و علت آن است.

- (1) کاهش، کاهش فتوسنتز (2) کاهش، افزایش تعرق
(3) افزایش، افزایش تنفس نوری (4) افزایش، افزایش تثبیت کردن

9- بالاترین مقدار شاخص برداشت در غلات حدود درصد و تا درصد قابل افزایش است.

- (1) 40-20 (2) 50-30 (3) 65-60 (4) 100-60

10- کدام گزینه در رابطه با منبع و مخزن در یک گیاه زراعی مانند گندم صحیح است؟

- (1) برگ‌ها از ابتدای تشکیل صادرکننده آسیمیلات‌ها هستند.
(2) برگ‌ها تا 50٪ رشد نهایی واردکننده و سپس صادرکننده آسیمیلات‌ها هستند.
(3) برگ‌ها تا 100٪ رشد نهایی واردکننده و سپس صادرکننده آسیمیلات‌ها هستند.
(4) برگ‌ها از ابتدای تشکیل صادرکننده و در انتهای عمر خود واردکننده آسیمیلات‌ها هستند.

11- در مبحث رشد گیاهان زراعی در محیط شور است.

- (1) هدایت الکتریکی محلول خاک منفی تر از آب آبیاری
(2) هدایت الکتریکی آب آبیاری بیش تر از خاک
(3) هدایت الکتریکی آب آبیاری و خاک برای گیاهان یکسان
(4) هدایت الکتریکی آب آبیاری همواره دو برابر آستانه تحمل به شوری خاک

12- با وزش نسیم ملایم در سایه‌انداز گیاه زراعی مقاومت می شود.

- (1) روزنه‌ای کم (2) روزنه‌ای زیاد
(3) لایه مرزی زیاد (4) لایه مرزی کم

13- مساحت یک طرف برگ‌های بوته‌های مزرعه پنبه‌ای در یک مترمربع معادل 30000cm^2 اندازه‌گیری شده

است. شاخص سطح برگ این مزرعه (LAI) چقدر است؟

- 0/3 (1) 0/6 (2) 3 (3) 6 (4)

14- شکل غالب ذخیره کربوهیدرات‌ها در سلول‌های گیاهی چگونه است؟

- (1) ساکاروز (2) نشاسته (3) فروکتوز (4) گلوکز

15- در یک نوع گندم که ژنوتیپ‌های مختلف آن دارای قدرت پنجه‌زنی متفاوتی هستند، حساسیت عملکرد

کدام‌یک به تراکم بوته بیش‌تر است؟

- (1) ژنوتیپ با پتانسیل تولید 14 پنجه (2) ژنوتیپ با پتانسیل تولید 10 پنجه
(3) ژنوتیپ با پتانسیل تولید 2 پنجه (4) ژنوتیپ با پتانسیل تولید 6 پنجه

16- هورمون سیتوکینین در ساخته شده و مسیر حرکت آن تابع است.

- (1) نوک ریشه - جریان تعرقی (2) نوک ساقه - جریان تعرقی
(3) نوک ریشه - فشار ریشه‌ای (4) نوک ساقه - مکش ریشه‌ای

17- در نمو یک غلن رشد محدود از زمان سبز شدن تا 60 روز پس از سبز شدن کدام گزینه صحیح نیست؟

- (1) هرچه زمان بگذرد وزن خشکی تجمعی گیاهان افزایش می‌یابد.
(2) هرچه زمان بگذرد شاخص سطح برگ (LAI) افزایش می‌یابد.
(3) هرچه زمان بگذرد سرعت رشد گیاه (CGR) افزایش می‌یابد.
(4) هرچه زمان بگذرد سرعت جذب خالص (NAR) افزایش می‌یابد.

18- در مورد تنفس نوری گیاه زراعی کدام‌یک از گزینه‌های زیر درست است؟

- (1) طی آن NH_3 در میتوکندری مصرف می‌شود.
(2) طی آن NH_3 در پراکسی‌زوم تولید می‌شود.
(3) طی آن NADPH_2 تولید نمی‌شود.
(4) طی آن ATP تولید نمی‌شود.

19- در برگ گیاه، حرکات روزنه‌ای، فعالیت‌های آنزیمی روبیسکو توسط افزایش می‌یابد.

- (1) N (2) یون K^+ (3) یون cd^{2+} (4) یون Mm^{2+}

20- مشاهده شده است که غلظت‌های بالای دی‌اکسید کربن باعث بسته شدن سریع روزنه‌ها حتی در حضور نور می‌شود، در این شرایط عامل تنظیم کننده حرکات روزنه است.

- (1) اسید آبسیک
(2) نور آبی
(3) غلظت دی‌اکسید کربن محفظه زیر روزنه
(4) غلظت دی‌اکسید کربن لایه حد

21- از اجزای سیستم خاک - گیاه - اتمسفر، پایین‌ترین پتانسیل یا (منفی‌ترین ψ) مربوط است به:

- (1) آتمسفر
(2) خاک
(3) گیاه
(4) گیاه و خاک

22- کدام یک از هورمون‌ها در فرایند جوانه‌زنی بذر، نقش بسیار مهمی ندارد؟

- (1) آکسین
(2) جیبرلین
(3) سیتوکینین
(4) ABA

23- در انتهای فصل رشد، الگوی رشد گیاهان همراه با و و درون کانوپی است.

- (1) افزایش RGR - افزایش امواج مادون قرمز
(2) افزایش RGR - افزایش ضریب استهلاک نوری
(3) کاهش LAI - کاهش امواج مادون قرمز
(4) کاهش LAI - افزایش ضریب استهلاک نوری

24- در یک سلول چروکیده، پتانسیل آبی $-0/732$ - مگاپاسکال است، پتانسیل اسمزی و پتانسیل فشاری

این سلول چقدر است؟

- (1) $-0/732$ بار و $+0/732$ بار
(2) $-7/32$ بار و صفر بار
(3) $-0/732$ و $0/732$ پاسکال
(4) صفر و $-0/732$ مگاپاسکال

25- NAR نشان‌دهنده برگ‌ها بوده و در ابتدای پیدایش برگ و با مسن شدن

..... می‌شود.

- (1) کارایی فتوسنتزی - زیاد - کم
(2) سرعت رشد نسبی - کم - زیاد
(3) ضخامت - کم - زیاد
(4) کارایی جذب نیتروژن - زیاد - کم

پاسخ تشریح آزمون جامع

1- گزینه‌ی «4» صحیح است.

در گیاهان C_4 نقطه اشباع CO_2 نسبت به گیاهان C_3 خیلی کم‌تر می‌باشد علاوه بر این در گیاهان C_4 آنزیم PEP – کربوکسیلاز نسبت به رایبیسکو دارای میل ترکیبی بسیار بالایی با CO_2 می‌باشد.

2- گزینه‌ی «2» صحیح است.

ذرت به عنوان یک گیاه C_4 دارای سرعت رشد بالایی است. برگ‌های گیاهان C_4 دارای سرعت قابل CO_2 زیادت‌تر، نسبت سطح مقطع آوند آبکش به سطح برگ بیش‌تر و سرعت انتقال زیادت‌تری نسبت به گیاهان C_3 هستند. همچنین برگ‌های C_4 به دلیل سرعت تبادل CO_2 بیش‌تر، درصد بیش‌تری از مواد فتوسنتزی را نسبت به گونه‌های C_3 از برگ خارج می‌کنند.

3- گزینه‌ی «4» صحیح است.

در شرایط تنش رطوبتی ساخت پروتئین در گیاه با مشکل مواجه شده و پروتئین‌های موجود نیز به قندهای محلول جهت مقابله با شرایط تنش رطوبتی تجزیه می‌شوند.

4- گزینه‌ی «1» صحیح است.

هرچه برگ‌ها عمودی‌تر باشند، ضریب استهلاک نوری کم‌تر است در حالی که در گیاهانی با برگ‌های آنتی K بیش‌تر است. گیاه یونجه دارای برگ‌های افقی در مقایسه با جو است و بنابراین ضریب استهلاک نوری در یونجه بیش‌تر از گیاه جو است.

5- گزینه‌ی «1» صحیح است.

سرعت پر شدن دانه در گیاهان زراعی دانه‌ای وابسته قابلیت و پتانسیل انتقال مواد به ویژه آوندهای آبکشی است و بیش‌تر از آن اندازه دانه است.

6- گزینه‌ی «2» صحیح است.

متابولیت‌های ثانویه برخلاف متابولیت‌های اولیه، جزئی از ساختار مولکولی پایه سلول نبوده و نقش مهم و ضروری در رشد و نمو موجود زنده ندارند.

7- گزینه‌ی «3» صحیح است.

تنش خشکی باعث صدمه به سلول‌های مزوفیلی می‌شود.

8- گزینهی «1» صحیح است.

کاهش دی اکسید کربن در محیط سبب می شود که گیاه روزه های خود را بیش تر باز کند که نتیجه آن تعرق بیش تر و کم تر شدن کارایی مصرف آب در گیاه است و در نتیجه فتوسنتز هم کم می شود.

9- گزینهی «3» صحیح است.

بالاترین میزان شاخص برداشت در غلات 50 تا 60 درصد است و تا 65 درصد هم قابل افزایش می باشد.

10- گزینهی «2» صحیح است.

برگ ها تا زمانی که به 50٪ رشد واقعی خود برسند واردکننده مواد فتوسنتزی هستند و پس از آن می توانند تنش صادرکنندگی (انتقال مجدد) نیز داشته باشند.

11- گزینهی «1» صحیح است.

هدایت الکتریکی محلول خاک منفی تر و پتانسیل اسمزی بیش تر نیست به آب آبیاری دارد.

12- گزینهی «4» صحیح است.

باد ملایم هوای آزاد حاوی CO₂ اتمسفر را جایگزین هوای دارای مقادیر ناچیز CO₂ در اطراف برگ می کند و با کاهش مقاومت لایه مرزی موجب افزایش فتوسنتز خالص می شود.

13- گزینهی «3» صحیح است.

$$LAI = \frac{|A|}{|G|} \Rightarrow ALI = \frac{30000\text{cm}^3}{10000\text{cm}^2} = 3$$

LA = سطح برگ

LG = سطح زمین

14- گزینهی «2» صحیح است.

ساکاروز فرم غالب قندهای انتقال و نشاسته فرم غالب قندهای ذخیره ای در گیاه است.

15- گزینهی «3» صحیح است.

هرچه قدرت تولید پنجه در گیاه کم تر باشد، حساسیت گیاه به تراکم بیش تر است و در اینجا رقمی با تولید 2 پنجه در گیاه حساسیت بوته به عملکرد بیش تر است.

16- گزینهی «1» صحیح است.

هورمون سیتوکنین در نوک ریشه ساخته می‌شود و توسط آوندهای چوبی تعرق به اندام‌های هوایی منتقل می‌شود.

17- گزینهی «4» صحیح است.

با گذشت زمان و با افزایش LAI به دلیل سایه‌اندازی برگ‌ها بر روی یکدیگر و همچنین زیاد شدن تعداد برگ‌های پیر و پژمرده توان فتوسنتزی گیاه کاهش می‌یابد و در نتیجه NAR در طول فصل رشد مرتباً کاهش می‌یابد.

18- گزینهی «4» صحیح است.

در تنش فور NH_3 در میتوکندری تولید و در پراکسی‌زوم مصرف می‌شود و در تنفس نوری ATP تولید نمی‌شود.

19- گزینهی «2» صحیح است.

یون پتاسیم فعال‌کننده آنزیم‌های دخیل در فتوسنتز است که در حرکات روزنه‌ای گیاه نیز نقش مهمی دارد.

20- گزینهی «3» صحیح است.

در غلظت‌های بالای دی‌اکسید کربن و ABA، غلظت دی‌اکسید کربن در فضای زیر روزنه‌ای نقش مهمی در بازو بسته شدن روزنه‌ها دارد، زیرا در زمان بسته بودن روزنه‌ها غلظت بالای دی‌اکسید کربن در اتاقک زیر روزنه‌ای با غلظت آن در سلول محافظ روزنه در تعادل است.

21- گزینهی «1» صحیح است.

آتمسفر هوا کم‌ترین پتانسیل را دارد و عامل مهمی برای تعرق در گیاه است.

22- گزینهی «4» صحیح است.

جبریلین سبب تولید آنزیم‌های هیدرولیزکننده در لایه آلورون می‌شود. میتوکینین و اکسنس به ترتیب سبب تحریک تقسیم سلولی و رشد سلول می‌شوند.

23- گزینهی «3» صحیح است.

در انتهای فصل رشد LAI مؤثر کم‌تر شده و میزان امواج مادون قرمز بیش‌تر می‌شود.

24- گزینهی «2» صحیح است.

پتانسیل سلول از مجموع پتانسیل اسمزی و پتانسیل فشاری تشکیل شده است.

$$\psi_w = -0/732 = \psi_w \text{ محلول} = \psi_w \text{ سلول}$$

$$\psi_w = \psi_s \Rightarrow -0/732 = 0 + 0/732$$

25- گزینه‌ی «1» صحیح است.

NAR (سرعت جذب خالص) نشان دهنده کارایی فتوسنتزی برگ‌ها است و در ابتدای پیدایش برگ زیاد و با پیر شدن برگ‌ها کاهش می‌یابد.

منابع

- 1- مبانی فیزیولوژی گیاهی / ترجمع دکتر حسین لسانی و دکتر مسعود مجتهدی
- 2- فیزیولوژی گیاهی زراعی / ترجمع دکتر عوض کوچکی و دکتر غلامحسین سرمدنیا
- 3- فیزیولوژی گیاهی زراعی / نوشته دکتر ایرج الهوردی و مهندس امید آرمندپیشه
- 4- کتاب ارشد فیزیولوژی گیاهی / نوشته افراسیاب رهنما، انتشارات پوران پژوهش
- 5- فیزیولوژی گیاهان زراعی / ترجمع دکتر علی احمدی و دکتر عادل سی‌وسه مرده
- 6- فیزیولوژی گیاهان زراعی / نوشته دکتر حسن حیدری ذوله و دکتر حمید محمدی، انتشارات دیباگران
- 7- شرح جامع و نمونه سؤالات کنترل و گواهی بذر نوشته عبدالرضا لیاقت و بنفشه شهباز پناهی، انتشارات ارشد