

فیزیولوژی گیاهان زراعی

تدوین:

علیرضا پیرزاد

عضو هیات علمی دانشگاه ارومی

سویل محمدزاده

دانشجوی دکتری فیزیولوژی گیاهی

فیزیولوژی گیاهان زراعی/ گردآوری و تدوین دکتر علیرضا پیرزاد و سویل محمدزاده، ارومیه:
انتشارات دانشگاه ارومیه، 1396.

359ص.: مصور، جدول، نمودار.- (انتشارات دانشگاه ارومیه، 225).

کتابنامه.

1- گیاهان زراعی – فیزیولوژی. الف. محمدزاده، سویل، نویسنده همکار. ب. عنوان. ج. فروست.

شماره ملی: 4959151 – شماره کنگره SB، 9/5، 185، 96ف/پ، 1396.

عنوان: فیزیولوژی گیاهان زراعی

گردآورندگان: دکتر علیرضا پیرزاد و سویل محمدزاده

ناشر: انتشارات دانشگاه ارومیه، 1396.

سال نشر: 1396

شابک: 978-600-8681-15-1

قیمت: 250000 ریال

آدرس: ارومیه – کیلومتر 11 جاده سرو – دانشگاه ارومیه - 09141869427

پیشگفتار

فیزیولوژی گیاهی با بسیاری از علوم مانند بیوشیمی، بیوفیزیک و بیولوژی مولکولی ارتباط تنگاتنگی دارد. البته فیزیولوژیست‌ها به‌طور مداوم از نتایج تحقیقات بیوشیمیست‌ها و متخصصان بیوفیزیک و بیولوژی مولکولی استفاده می‌کنند و در مقابل دانشمندان رشته‌های دیگر نیز، از نتایج آزمایش‌های فیزیولوژی گیاهی، بهره‌مند می‌شوند. از طرف دیگر فیزیولوژی گیاهی به شناخت بهتر دنیای پیرامون به ما کمک می‌کند و می‌تواند در امر ازدیاد غذا توسط گیاهان اطلاعات زیادی به انسان بدهد. با توجه به این موارد، اشاره به نکات برجسته فیزیولوژی، اهمیت ویژه‌ای پیدا می‌کند. دامنه علم فیزیولوژی گیاهی بسیار وسیع‌تر از مواردی می‌باشد که در فیزیولوژی گیاهان زراعی در مورد محصولات زراعی به‌طور دقیق مورد بررسی قرار می‌گیرد. بخش اول این کتاب در زمینه فرآیندهایی است که در سلول رخ می‌دهد از جمله فتوسنتز و تنفس که در فصل اول و دوم مورد بحث قرار گرفته‌اند. بخش دوم، شامل جنبه دیگر فیزیولوژی گیاهی که مربوط به طرز کار بافت‌ها و اندام‌های گیاهی، و واکنش گیاه به محیط پیرامون است. این موارد در فصل‌های سه تا دوازده به‌طور مفصل بحث شده است.

هدف از تدوین کتاب حاضر، ارائه مطالب درس "فیزیولوژی گیاهان زراعی" طبق سرفصل‌های مصوب وزارت علوم، تحقیقات و فناوری برای دانشجویان رشته‌های کشاورزی می‌باشد. مطالب مورد استفاده در این کتاب، علاوه بر این که راهنمایی برای دانشجویان کلیه مقاطع و رشته‌های کشاورزی برای درک پایه‌ای فیزیولوژی گیاهی و به صورت تخصصی‌تر فیزیولوژی گیاهان زراعی می‌باشد، یک کتاب مرجع و کامل برای مقطع کارشناسی رشته‌های زراعت و اصلاح نباتات در اختیار خوانندگان قرار می‌دهد. به‌طور قطع کاستی‌های این کتاب در جریان تدریس و در تجربه عملی دوستان و اساتید ارجمند آشکار خواهد شد که امیدواریم در چاپ‌های بعدی با استفاده از نظرات و پیشنهادات جامعه علمی، به حد مطلوب‌تر برسند. با استعانت از خداوند متعال، امید است این کتاب بتواند برای دانشجویان راهگشا در پاسخ به سوالات مربوط به فیزیولوژی گیاهان زراعتی باشد و رغبت آن‌ها را برای فراگیری این علم بیشتر و مطالعه را جذاب‌تر کند.

تابستان 1395

علیرضا پیرزاد

سویل محمدزاده

فهرست مطالب

صفحه

عنوان

فصل 1

فتوستنز

13	عوامل ضروری برای فتوستنز
Error! Bookmark not defined.	دی اکسیدکربن
15	آب
15	سن برگ و وضعیت عناصر معدنی گیاه
16	اکسیژن
17	دما
20	مواد معدنی، بیماری‌ها و آلاینده‌ها
Error! Bookmark not defined.	عوامل برگ‌گی
Error! Bookmark not defined.	نور
Error! Bookmark not defined.	طیف الکترومغناطیسی
Error! Bookmark not defined.	نور مرئی
Error! Bookmark not defined.	تشعشعات مادون قرمز
Error! Bookmark not defined.	تشعشعات ماورای بنفش
Error! Bookmark not defined.	واکنش نوری
Error! Bookmark not defined.	فسفریلاسیون نوری چرخه‌ای و غیر چرخه‌ای
Error! Bookmark not defined.	تفاوت‌های PSI و PSII
Error! Bookmark not defined.	نقش کاروتنوئیدها در فتوستنز
Error! Bookmark not defined.	انتقال الکترون‌ها و کنترل علف‌های هرز
Error! Bookmark not defined.	تثبیت دی اکسیدکربن
Error! Bookmark not defined.	خود کاتالیزوری
Error! Bookmark not defined.	کربوکسیلاسیون مقدماتی

صفحه

عنوان

Error! Bookmark not defined.	گیاهان CAM
Error! Bookmark not defined.	مجموعه دریافت‌کننده نور و تنظیم دینامیک فتوستنز
Error! Bookmark not defined.	ساختن نشاسته در کلر ویلاست
Error! Bookmark not defined.	تفاوت‌های عمده گیاهان C_4 ، C_3
Error! Bookmark not defined.	جنبه‌های اکوفیزیولوژیکی گیاهان سه کربنه، چهار کربنه و CAM
Error! Bookmark not defined.	تنفس نوری و چرخه اکسیداسیون فتوستنزی کرین
Error! Bookmark not defined.	ریبولوز بیس فسفات اکسیژناز و مسیر دو کربنه گلی کولات

فصل 2

تنفس

Error! Bookmark not defined.	شکستن ساکارز و نشاسته
Error! Bookmark not defined.	آلفا - آمیلاز
Error! Bookmark not defined.	آنزیم بتا - آمیلاز
Error! Bookmark not defined.	آنزیم لیمیت دکستریناز
Error! Bookmark not defined.	آنزیم آلفا - گلوکوزیداز
Error! Bookmark not defined.	آنزیم فسفریلاز نشاسته
Error! Bookmark not defined.	گلیکولیز
Error! Bookmark not defined.	ورود هگزوز به مرحله گلیکولیز
Error! Bookmark not defined.	تبدیل فروکتوز-1،6- بیس فسفات به پیروات
Error! Bookmark not defined.	مسیر اکسیداسیونی بنتوز فسفات
Error! Bookmark not defined.	سرنوشت پیروات
Error! Bookmark not defined.	تنفس اکسیداسیونی
Error! Bookmark not defined.	چرخه اسید سیتریک
Error! Bookmark not defined.	اکسیداسیون NADH و FADH ₂
Error! Bookmark not defined.	شیب پروتونی و ساخته شدن ATP
Error! Bookmark not defined.	مسیرهای دیگر انتقال الکترون در گیاهان

صفحه

عنوان

Error! Bookmark not defined.	NADPH - دهیدروژناز خارجی
Error! Bookmark not defined.	آنزیم NADH دهیدروژناز مقاوم به روتون
Error! Bookmark not defined.	تنفس مقاوم به سیانید
Error! Bookmark not defined.	روغن های گیاهی، چرخه گلی اکسیلات و گلوکونئوزنز
Error! Bookmark not defined.	تنفس و ایجاد واحدهای ساختمانی سلول
Error! Bookmark not defined.	تنفس اندامها و گیاهان در حالت طبیعی
Error! Bookmark not defined.	عوامل مؤثر بر شدت تنفس
Error! Bookmark not defined.	نور
Error! Bookmark not defined.	دما
Error! Bookmark not defined.	دسترسی به اکسیژن
Error! Bookmark not defined.	تنفس رشد و پایه
Error! Bookmark not defined.	اثر یاستور

فصل 3

انتقال و توزیع مواد فتوسنتزی

انتقال مواد در آوند آبکش	Error! Bookmark not defined.
ساختار بافت آوندی	Error! Bookmark not defined.
مکانیسم بارگیری، انتقال و تخلیه توسط آوندهای آبکش	Error! Bookmark not defined.
تخلیه	Error! Bookmark not defined.
توزیع شیره پرورده	Error! Bookmark not defined.
تخصیص	Error! Bookmark not defined.
تسهیم شیره پرورده بین مخزن‌ها	Error! Bookmark not defined.
ضریب برداشت	Error! Bookmark not defined.
اجزای عملکرد	Error! Bookmark not defined.
انتقال مجدد مواد فتوسنتزی	Error! Bookmark not defined.
انتقال مواد شیمیایی زئوبیوتیک	Error! Bookmark not defined.

صفحه

عنوان

پروتیین P و کالوس	Error! Bookmark not defined.
-----------------------------------	--

فصل 4

روابط آب

پتانسیل آب	Error! Bookmark not defined.
اندازه‌گیری آب گیاه	Error! Bookmark not defined.
راندمان مصرف آب	Error! Bookmark not defined.
عوامل مؤثر بر راندمان مصرف آب	Error! Bookmark not defined.
عوامل اقلیمی	Error! Bookmark not defined.
عوامل گیاهی	Error! Bookmark not defined.
ویژگی‌های خاک	Error! Bookmark not defined.
راندمان مصرف باران	Error! Bookmark not defined.
آب قابل استفاده خاک	Error! Bookmark not defined.
مکانیسم حرکت آب در خاک و در گیاه، و جذب آب توسط گیاه در خاک	Error! Bookmark not defined.
حفره‌ای شدن و مزایا و معایب آن	Error! Bookmark not defined.
انتقال مواد از غشای سلول	Error! Bookmark not defined.
ساختمان غشای سلول	Error! Bookmark not defined.
انتقال مواد از عرض غشا	Error! Bookmark not defined.
انواع انتقال فعال	Error! Bookmark not defined.
آکواپورین‌ها	Error! Bookmark not defined.
تعرق	Error! Bookmark not defined.
اندازه‌گیری تعرق	Error! Bookmark not defined.
عوامل مؤثر بر تبخیر و تعرق	Error! Bookmark not defined.
تشعشع خورشید	Error! Bookmark not defined.
دما	Error! Bookmark not defined.
رطوبت نسبی	Error! Bookmark not defined.

Error! Bookmark not defined. باد
Error! Bookmark not defined. میزان بسته بودن روزنه‌ها
Error! Bookmark not defined. تعداد و اندازه روزنه‌ها
Error! Bookmark not defined. تا شدن و بیجش برگ‌ها
Error! Bookmark not defined. موقعیت قرار گرفتن روزنه‌ها
Error! Bookmark not defined. کرک‌ها و زواید موجود در سطح برگ‌ها یا گیاه
Error! Bookmark not defined. سطح برگ‌ها
Error! Bookmark not defined. عمق ریشه و گسترش آن
Error! Bookmark not defined. تنش کمبود آب
Error! Bookmark not defined. مکانیسم‌های دفاعی گیاه در برابر تنش خشکی
Error! Bookmark not defined. بررسی مجدد مکانیسم‌های روزنه‌ای

فصل 5

عناصر غذایی

Error! Bookmark not defined. عناصر غذایی ضروری، کمبودها و اختلالات گیاه
Error! Bookmark not defined. فراهم بودن عناصر غذایی
Error! Bookmark not defined. نیازهای کمی عناصر معدنی
Error! Bookmark not defined. جذب عناصر غذایی
Error! Bookmark not defined. عناصر ضروری
Error! Bookmark not defined. نیتروژن
Error! Bookmark not defined. گوگرد
Error! Bookmark not defined. فسفر
Error! Bookmark not defined. پتاسیم
Error! Bookmark not defined. کلسیم
Error! Bookmark not defined. منیزیم
Error! Bookmark not defined. آهن

Error! Bookmark not defined. منگنز
Error! Bookmark not defined. روی
Error! Bookmark not defined. بر
Error! Bookmark not defined. مس
Error! Bookmark not defined. مولیبدن
Error! Bookmark not defined. کلر
Error! Bookmark not defined. عناصر مفید
Error! Bookmark not defined. سدیم
Error! Bookmark not defined. سیلیکون

Error! Bookmark not defined.	کیالت
Error! Bookmark not defined.	سلنیوم
Error! Bookmark not defined.	بهبود عملکرد گیاهان زراعی و کودها

فصل 6

گیاهان و نیتروژن

Error! Bookmark not defined.	تثبیت کنندگان نیتروژن
Error! Bookmark not defined.	تثبیت کنندگان غیر همزیست نیتروژن
Error! Bookmark not defined.	تثبیت کنندگان همزیست نیتروژن
Error! Bookmark not defined.	نحوه جذب نیتروژن توسط گیاهان
Error! Bookmark not defined.	جنبه های ژنتیکی تثبیت نیتروژن

فصل 7

تنظیم کننده های رشد گیاهی

Error! Bookmark not defined.	اکسین
Error! Bookmark not defined.	نحوه انتقال اکسین در گیاه
Error! Bookmark not defined.	مهمترین تأثیرات اکسین در سطح سلول
Error! Bookmark not defined.	موارد استفاده اکسین در کشاورزی

صفحه

عنوان

Error! Bookmark not defined.	اکسین های طبیعی و مصنوعی
Error! Bookmark not defined.	گیرنده های اکسین و ضد اکسین ها
Error! Bookmark not defined.	جیبرلین ها
Error! Bookmark not defined.	واکنش گیاه به جیبرلین
Error! Bookmark not defined.	موارد استفاده جیبرلین در کشاورزی
Error! Bookmark not defined.	جیبرلین ها و ضد جیبرلین های مصنوعی
Error! Bookmark not defined.	سایتوکینین ها
Error! Bookmark not defined.	موارد استفاده سایتوکینین ها در کشاورزی
Error! Bookmark not defined.	سایتوکینین های مصنوعی و ضد سایتوکینین ها
Error! Bookmark not defined.	بازدارنده های رشد
Error! Bookmark not defined.	موارد استفاده بازدارنده های رشد در کشاورزی
Error! Bookmark not defined.	اسید آبسازیک
Error! Bookmark not defined.	نقش های فیزیولوژیکی اسید آبسازیک
Error! Bookmark not defined.	اتیلن
Error! Bookmark not defined.	موارد استفاده اتیلن در کشاورزی
Error! Bookmark not defined.	اتیلن مصنوعی و ترکیبات ضد اتیلن
Error! Bookmark not defined.	گل دهی

Error! Bookmark not defined.	بلی آمین ها
Error! Bookmark not defined.	هورمون های گیاهی فرضی
Error! Bookmark not defined.	سایر مواد فعال از نظر بیولوژیکی
Error! Bookmark not defined.	تداخل های هورمونی

فصل 8

شاخص های فیزیولوژیکی رشد

Error! Bookmark not defined.	شاخص سطح برگ (LAI)
Error! Bookmark not defined.	وزن خشک کل گیاه (TDW)

صفحه

عنوان

Error! Bookmark not defined.	سرعت رشد محصول یا سرعت رشد گیاه (CGR)
Error! Bookmark not defined.	سرعت رشد نسبی (RGR)
Error! Bookmark not defined.	شدت جذب خالص یا شدت فتوسنتز خالص (NAR)
Error! Bookmark not defined.	نسبت سطح برگ یا (LAR)
Error! Bookmark not defined.	سطح ویژه برگ یا سطح مخصوص برگ (SLA)
Error! Bookmark not defined.	نسبت وزن برگ یا (LWR)
Error! Bookmark not defined.	دوام سطح برگ یا (LAD)
Error! Bookmark not defined.	دوام بیوماس (BMD)
Error! Bookmark not defined.	شاخص برداشت (HI)
Error! Bookmark not defined.	شاخص درجه روز رشد (GDD) رابطه
Error! Bookmark not defined.	شاخص سطح برگ بحرانی و مطلوب

فصل 9

فیزیولوژی بذر

Error! Bookmark not defined.	نمو بذر
Error! Bookmark not defined.	جوانه زدن، سبز شدن و استقرار
Error! Bookmark not defined.	مراحل رشد بذر
Error! Bookmark not defined.	ساختمان ذخیره ای بذر
Error! Bookmark not defined.	ترکیب شیمیایی بذر ها
Error! Bookmark not defined.	کربو هیدرات ها
Error! Bookmark not defined.	لیپیدها و فسفولیپیدها
Error! Bookmark not defined.	پروتئین ها
Error! Bookmark not defined.	ترکیبات دیگر بذر
Error! Bookmark not defined.	جوانه زنی
Error! Bookmark not defined.	متابولیسم غذاهای ذخیره شده
Error! Bookmark not defined.	انواع سبز شدن

Error! Bookmark not defined.	عوامل مؤثر روی جوانه‌زنی
Error! Bookmark not defined.	خواب و سکون بذر
Error! Bookmark not defined.	مزایای خواب و اهمیت آن در بوم نظام‌های طبیعی و کشاورزی
Error! Bookmark not defined.	معایب خواب
Error! Bookmark not defined.	انواع خواب
Error! Bookmark not defined.	خواب ذاتی، حقیقی یا فطری (Innate or true dormancy)
Error! Bookmark not defined.	خواب اجباری یا تحمیلی (Imposed dormancy)
Error! Bookmark not defined.	خواب انگیخته‌ای، القایی یا ثانویه (Secondary dormancy)
Error! Bookmark not defined.	شکستن خواب بذر
Error! Bookmark not defined.	فوتومورفورژن
Error! Bookmark not defined.	فیتوکروم
Error! Bookmark not defined.	کریبتوکروم
Error! Bookmark not defined.	گیرنده‌های UV-B
Error! Bookmark not defined.	فتویریدیسیم
Error! Bookmark not defined.	فلوریژن
Error! Bookmark not defined.	نمو گل و میوه
Error! Bookmark not defined.	گل‌دهی
Error! Bookmark not defined.	ترمویریدیسیم (بهارسازی)
Error! Bookmark not defined.	محل بهارسازی

فصل 10

متابولیت‌های اولیه و ثانویه

Error! Bookmark not defined.	کوتین، موم‌ها و سوپرین
Error! Bookmark not defined.	بیوسنتزترین‌ها
Error! Bookmark not defined.	تریپنوئیدها و گیاهخواری
Error! Bookmark not defined.	استروئیدها و استرول‌ها

Error! Bookmark not defined.	بلی‌ترین‌ها
Error! Bookmark not defined.	ترکیبات فنولی
Error! Bookmark not defined.	مسیر اسید شیکیمیک
Error! Bookmark not defined.	ترکیبات فنولی ساده
Error! Bookmark not defined.	کومارین‌ها
Error! Bookmark not defined.	لیگنین
Error! Bookmark not defined.	فلاونوئیدها
Error! Bookmark not defined.	تانین‌ها

Error! Bookmark not defined. ترکیبات نیتروژن دار
Error! Bookmark not defined. گلی کوزیدها
Error! Bookmark not defined. سایونین ها
Error! Bookmark not defined. گلی کوزیدهای تقویت کننده قلب
Error! Bookmark not defined. گلی کوزیدهای سیانوژنیک
Error! Bookmark not defined. گلوکوزینولاتها
Error! Bookmark not defined. آکالوئیدها

فصل 11

تنش

Error! Bookmark not defined. واکنش های گیاه به تنش
Error! Bookmark not defined. کمبود آب و مقاومت به خشکی
Error! Bookmark not defined. نحوه تغییر استراتژی های مقاومت به خشکی نسبت به شرایط اقلیمی یا خاک
Error! Bookmark not defined. کاهش سطح برگ به عنوان واکنش اولیه به کمبود آب در شروع تنش آب
Error! Bookmark not defined. کمبود آب و تحریک ریزش برگ
Error! Bookmark not defined. رابطه بین کمبود آب و توسعه ریشه به سمت بخش های عمیق تر و مرطوب تر خاک
Error! Bookmark not defined. بسته شدن روزنه ها در طول تنش آبی در واکنش به اسید آبسزیک
Error! Bookmark not defined. کمبود آب و محدودیت فتوسنتز در داخل کلروپلاست

صفحه

عنوان

Error! Bookmark not defined. کمبود آب و افزایش مقاومت به جریان آب در فاز مایع
Error! Bookmark not defined. کمبود آب و افزایش رسوب موم در سطح برگ
Error! Bookmark not defined. کمبود آب و القای مسیر متابولیسم اسید کر اسولاسه
Error! Bookmark not defined. سرمازدگی و انجماد و فیزیولوژی مقاومت گیاه به آن
Error! Bookmark not defined. تنش دمای بالا و فیزیولوژی مقاومت گیاه به آن
Error! Bookmark not defined. پروتئین های شوک گرمایی
Error! Bookmark not defined. تنش شوری و فیزیولوژی مقاومت گیاه به آن
Error! Bookmark not defined. تنش غرقاب
Error! Bookmark not defined. مکانیسم های مقاومت به غرقاب
Error! Bookmark not defined. فنولوژی گیاه
Error! Bookmark not defined. تنش غرقاب و تغییرات مورفولوژی گیاه
Error! Bookmark not defined. فیزیولوژی مقاومت گیاه به تنش غرقاب
Error! Bookmark not defined. تعریف هیپوکسی و آنوکسی
Error! Bookmark not defined. کمبود اکسیژن
Error! Bookmark not defined. آسیب ریشه ها در شرایط بی هوای خاک

Error! Bookmark not defined.	آلودگی هوا
Error! Bookmark not defined.	گازهای آلوده‌کننده و باران اسیدی
Error! Bookmark not defined.	آفات و بیماری‌ها
Error! Bookmark not defined.	واکنش فوق حساسیت
Error! Bookmark not defined.	مقاومت اکتسابی سیستمیک
Error! Bookmark not defined.	جاسمونات‌ها
Error! Bookmark not defined.	فلزات سنگین
Error! Bookmark not defined.	تنش اکسیداتیو
Error! Bookmark not defined.	رادیکال‌های آزاد
Error! Bookmark not defined.	گونه‌های فعال اکسیژن (ROS)
Error! Bookmark not defined.	اکسیژن منفرد

صفحه

عنوان

Error! Bookmark not defined.	رادیکال‌های سوپر اکسید
Error! Bookmark not defined.	پراکسید هیدروژن
Error! Bookmark not defined.	رادیکال‌های هیدروکسیل
Error! Bookmark not defined.	منابع رادیکال‌های آزاد در سیستم‌های گیاهی
Error! Bookmark not defined.	صدمات تنش اکسیداتیو
Error! Bookmark not defined.	نقش ROS در راهکارهای مرتبط با تحمل تنش
Error! Bookmark not defined.	سیستم‌های دفاعی گیاهان در مقابل صدمات اکسیداتیو
Error! Bookmark not defined.	سیستم‌های آنتی‌اکسیدانت در گیاه
Error! Bookmark not defined.	آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز (SOD)
Error! Bookmark not defined.	اسید آسکوربیک (AsA) و آسکوربات پراکسیداز (APX)
Error! Bookmark not defined.	گلوکاتایون (G) و گلوکاتایون ریداکتاز (GR)
Error! Bookmark not defined.	آنزیم کاتالاز (CAT)
Error! Bookmark not defined.	ویژگی‌های توکوفرول‌ها و کاروتنوئیدها

فصل 12

بیوتکنولوژی

359	الف. کشت‌بافت گیاهی (ریز ازدیادی) و کاربردهای آن در کشاورزی
361	ب. بیوتکنولوژی و متابولیت‌های ثانویه
363	ج. ژنومیکس و کاربرد آن در کشاورزی
365	د. فیزیولوژی گیاهی در کشاورزی
366	ه. پروتئومیکس و کاربردهای آن در کشاورزی
367	و. بیوتکنولوژی و کاربرد آن در جنگل‌ها و مراتع
367	ز. مهندسی ژنتیک و اهمیت آن در کشاورزی
371	ر. بیوتکنولوژی میکروبی در کشاورزی
373	ذ. زمینه‌های کاربرد بیوتکنولوژی در صنایع غذایی
375	منابع

فصل ۱

فتوسنتز

عوامل ضروری برای فتوسنتز

دی‌اکسیدکربن

همان‌طور که می‌دانید در اتمسفر حدود 78 درصد نیتروژن و 21 درصد اکسیژن و 0/03 درصد دی‌اکسیدکربن و مقدار ناچیزی گازهای دیگر وجود دارد، بنابراین میزان CO₂ موجود در اتمسفر در شرایط طبیعی بین 330-340 ppm متغیر است. برای این که CO₂ از محیط اطراف سایه‌انداز گیاهی یا میکروکلیمای وارد استروما جهت انجام واکنش احیای^۱ CO₂ شود، باید یک سری مقاومت‌ها را پشت سر بگذارد که به آن‌ها مقاومت‌های موجود برای تبادل CO₂ می‌گویند و با r_{CO₂} نشان می‌دهند که طبق معادله زیر شامل سه مقاومت می‌باشد:

$$r_{CO_2} = r_a + r_s + r_m$$

مقاومت‌های قید شده در فرمول عبارتند از:

R_a یا مقاومت لایه مرزی^۲: این مقاومت به غلظت CO₂ در اطراف برگ بستگی دارد. به طوری که هر چه غلظت CO₂ در میکروکلیمای اطراف برگ افزایش یابد، مقاومت لایه مرزی کاهش می‌یابد. عامل اصلی مؤثر در کاهش مقاومت لایه مرزی، وزش بادهای ملایم است. چرا که این بادهای سبب جایگزینی هوای با غلظت بالای CO₂ به جای هوای میکروکلیمای سایه‌انداز گیاهی می‌شود که غلظت CO₂ در آن کم است. بنابراین غلظت CO₂ در اطراف برگ را زیاد کرده و مقاومت لایه مرزی را کاهش می‌دهد. وضعیت قرار گرفتن روزنه‌ها^۳ و هم چنین وجود کرک‌ها، موم‌ها^۴ و زواید دیگر در سطح برگ می‌تواند در افزایش مقاومت لایه مرزی مؤثر باشد. به طور کلی، قرار گرفتن روزنه‌ها در گودی برگ، مقاومت لایه مرزی را افزایش می‌دهد. هم چنین، وجود کرک در سطح برگ این مقاومت را زیاد می‌کند. مقاومت لایه مرزی اغلب بسته به نوع گیاه و شرایط محیطی بین 5-1 s/cm² متغیر است. در لایه مرزی رطوبت نسبی بیشتر، CO₂ کمتر و دما متعادل‌تر [در تابستان خنک‌تر] از اتمسفر است.

R_s یا مقاومت روزنه‌ای یا مقاومت استوماتای^۵: مقاومت دیگری که بر سر راه تبادل CO₂ وجود دارد، مقاومت روزنه‌ای می‌باشد. این مقاومت به طور جزئی تحت تأثیر تعداد روزنه‌ها و به طور عمده تحت تأثیر میزان باز بودن

¹ - Reduction

² - Boundary Layer Resistance

³ - Stomata

⁴ - Waxes

⁵ - Stomata Resistance

روزنه‌ها می‌باشد. میزان این مقاومت بسته به نوع گیاه و شرایطی که در آن قرار می‌گیرد، بین $0-30\text{s/cm}^2$ متغیر است.

از عوامل مؤثر در مقاومت روزنه‌ای، میزان باز بودن روزنه‌ها است. هر چه روزنه‌ها بازتر باشند، مقاومت روزنه‌ای کمتر است. یکی از عوامل مؤثر در رابطه با میزان باز بودن روزنه‌ها، فشار تورگر⁶ یا فشار آماس است که به وضعیت آب گیاه بستگی دارد و اگر گیاه در معرض کمبود آب قرار گیرد، فشار تورگر به شدت کاهش می‌یابد و در نتیجه روزنه‌ها بسته می‌شود به اصطلاح و مقاومت روزنه‌ای افزایش می‌یابد. یکی از عوامل باز و بسته شدن روزنه غلظت CO_2 در اتاقک زیر روزنه است که با کاهش غلظت CO_2 در این قسمت روزنه باز می‌گردد.

r_m یا مقاومت مزوفیلی⁷: به بقیه مقاومت‌هایی که در سر راه تبادل CO_2 وجود دارد (به جز مقاومت لایه مرزی و مقاومت روزنه‌ای) به اصطلاح مقاومت مزوفیلی می‌گویند. این مقاومت به مسیر انتشار یا حرکت CO_2 از دیواره سلول مزوفیل‌ها تا استرومای کلروپلاست (محل کربوکسیلاسیون) بستگی دارد. آنزیم کربنیک اندهیدراز (CA) موجب رساندن CO_2 [به صورت اسید کربنیک (HCO_3^-)] به محل کربوکسیلاسیون می‌گردد و افزایش این آنزیم موجب کاهش مقاومت مزوفیلی می‌گردد (گاردنر و همکاران، 2010).

قانون فیک⁸: نفوذ CO_2 به درون برگ تا کلروپلاست طبق پدیده انتشار بوده و با شیب غلظت رابطه مستقیم و با فاصله رابطه عکس دارد. به طوری که هر چه مسیر حرکت طولانی‌تر، فضاهای بین سلولی کمتر و تراکم سلول‌های مزوفیلی بیشتر باشد، مقاومت مزوفیلی نیز بیشتر خواهد بود. در رابطه با CO_2 نیز می‌توان نقاط مختلفی را تعریف کرد:

نقطه جبران CO_2 ⁹: غلظتی از دی‌اکسیدکربن که در آن سرعت تبادل CO_2 (CER) برابر صفر است. نقطه جبران CO_2 در گیاهان C_4 حدود 5 ppm و در گیاهان C_3 حدود 50 ppm می‌باشد. نقطه اشباع CO_2 غلظتی از دی‌اکسیدکربن است که در بیشتر از آن تغییری در میزان فتوسنتز صورت نمی‌گیرد. نقطه اشباع CO_2 در گیاهان C_3 حدود 1500 ppm درحالی‌که در گیاهان C_4 بسیار پایین‌تر است که دلیل آن میل ترکیبی بالای PEP کربوکسیلاز¹⁰ برای جذب CO_2 [در گیاهان C_4] می‌باشد. افزایش غلظت CO_2 محیط، طبق اثر گلخانه‌ای موجب افزایش دمای کره زمین می‌شود که این افزایش دما به نفع گیاهان C_4 و افزایش غلظت CO_2 به نفع گیاهان C_3 خواهد بود (در مباحث بعدی به‌طور مفصل بحث خواهد شد).

⁶ - Turgor

⁷ - Mesophyll Resistance

⁸ - Fick's Laws

⁹ - CO_2 Compensation Point

¹⁰ - Phosphoenol Pyruvate Carboxylase

آب

علی‌رغم این که 0/1 درصد آب جذب شده در گیاه، صرف فتوسنتز می‌شود، ولی می‌تواند اثرات خود را از طریق بستن روزنه‌ها [افزایش r_m] و عدم ورود CO_2 اعمال کند. در این شرایط ممکن است به دلیل کاهش فعالیت چرخه کلونین¹¹ و عدم مصرف $^{12}NADPH$ ، این ترکیب تجمع یابد و در اثر تبدیل شدن به آب اکسیژنه مسمومیت گیاه را موجب شود. یکی از عوامل مهم و ضروری برای فتوسنتز آب می‌باشد. در مورد آب، پتانسیل یا انرژی آزاد آب مهم می‌باشد. نقش اساسی آب در فتوسنتز آن است که اکسایش آن موجب تأمین الکترون‌های از دست رفته فتوسیستم یک و در نتیجه تأمین الکترون‌های فتوسیستم II می‌شود و در نهایت باعث انجام واکنش نوری فتوسنتز می‌گردد. اولین اثر کمبود آب کاهش فشار تورگر به ویژه در سلول‌های محافظ روزنه بوده و باعث پژمردگی این سلول‌ها می‌گردد و در نتیجه دهانه آن‌ها بسته می‌شود. این امر سبب افزایش مقاومت روزنه‌ای شده و سیستم فتوسنتزی گیاه را با کمبود CO_2 مواجه می‌کند، چرا که با افزایش مقاومت روزنه‌ای CO_2 ورودی به داخل گیاه به شدت کاهش می‌یابد. اثر دیگر کمبود آب بر واکنش نوری فتوسنتز می‌باشد، چرا که آب کافی جهت تجزیه فتوشیمیایی آب فراهم نشده و در نتیجه الکترون‌های از دست رفته فتوسیستم‌ها به ویژه فتوسیستم II، در اثر برانگیخته شدن بواسطه دریافت انرژی نورانی جایگزین نمی‌شوند و این امر سبب اختلاف در سیستم فتوسنتزی گیاه و در نتیجه بازتاب نور و ایجاد پدیده فلورسانس¹³ می‌شود. هرچه کمبود آب شدیدتر باشد، میزان فلورسانس بالاتر خواهد بود که در این مورد به‌طور مفصل بحث خواهد شد.

از طرف دیگر زیاد بودن آب در حدی که خاک را به حالت اشباع نزدیک کند، موجب خشکی فیزیولوژیکی در گیاه می‌شود. البته این حالت در خاک‌های شور که آب فراوان دارند، نیز حادث می‌گردد. در چنین شرایطی نیز گیاه با کمبود آب روبه‌رو شده و در اثر تداوم این حالت غرقابی و یا حالت اشباع گیاه از بین خواهد رفت (گاردنر و همکاران، 2010).

سن برگ و وضعیت عناصر معدنی گیاه

همان‌طور که می‌دانید برگ‌ها باید به اندازه‌ای رشد کنند که به مرحله خودکفایی برسند. یعنی به مرحله‌ای که فتوسنتز آن‌ها منابع لازم برای تنفس¹⁴ را تأمین کند، بعد از آن با بزرگ‌تر شدن برگ‌ها میزان فتوسنتز آن نیز افزایش

¹¹ - Calvin Cycle

¹² - Nicotinamide Adenine Dinucleotide Phosphate

¹³ - Florescence

¹⁴ - Respiration

می‌یابد، ولی پس از مدتی در برگ‌های مسن، بافت‌های فعال متابولیکی جای خود را به بافت‌های ساختمانی می‌دهند و در نتیجه کارایی فتوسنتزی برگ‌ها با مسن شدن آن‌ها به شدت کاهش می‌یابد. این کاهش، زمانی تشدید می‌شود که گیاه در معرض کمبود عناصر غذایی نیز قرار گیرد.

در زمانی که وضعیت عناصر غذایی و وضعیت تغذیه‌ای گیاه مناسب باشد، برگ‌های مسن نیز فتوسنتز قابل قبولی را دارند ولی در شرایط کمبود عناصر معدنی، برگ‌های مسن‌تر این عناصر را به برگ‌های جوان‌تر منتقل می‌کند. این امر باعث کمبود شدید این عناصر به ویژه عناصری که در فتوسنتز به صورت مختلف شرکت دارند، گردیده است و فتوسنتز برگ‌های پیر را به شدت کاهش می‌دهد. بنابراین سن برگ و وضعیت عناصر معدنی آن با هم، بر فتوسنتز اثر دارد. عناصر متحرک (Mobile) قابلیت انتقال از برگ‌های مسن به برگ‌های جوان را دارند. عناصر مهمی که در این رابطه می‌توان نام برد عبارتند از: نیتروژن (N) - فسفر (P) - پتاس (K) - کلسیم (Ca) - آهن (Fe) - منگنز (Mn) - منیزیم (Mg) و مس (Cu) که این عناصر به‌طور عمده در ساختمان کلروفیل، ساختمان سیتوکروم‌ها¹⁵ (که گیرنده‌ها و فرستنده‌های الکترونی می‌باشند)، ساختمان فردوکسین¹⁶، آنزیم‌ها، پروتئین‌ها، نوکلئوتیدها¹⁷، NADP و غیره جزو هسته‌های مرکزی می‌باشند و بدون وجود آن‌ها این ترکیبات قادر به انجام فعالیت خود در حد مطلوب نیستند. در نتیجه سیستم فتوسنتز یک گیاه در اثر کمبود آن‌ها دچار مشکل می‌شود. همان‌طور که ملاحظه گردید، کلیه عوامل ضروری بر فتوسنتز با یکدیگر اثر متقابل دارند و در صورت وجود همه عوامل به جز یک عامل یا کمبود یک عامل در صورت وجود بقیه عوامل در حد مطلوب، می‌تواند محدودکننده فتوسنتز باشد. بنابراین این عوامل را به صورت مستقل نمی‌توان بررسی کرد و برآیند آن‌ها تعیین‌کننده میزان فتوسنتز گیاه می‌باشد.

اکسیژن

حدود ۳ میلیارد سال پیش، تنها 0/04 درصد هوای کره زمین را اکسیژن پوشانده بود. هوای کره آن زمان بیشتر از نیتروژن، بخار آب و دی‌اکسیدکربن تشکیل شده بود. موجودات زنده‌ای که در آن عصر می‌زیستند، فقط باکتری‌های بی‌هوازی بودند. باکتری‌هایی که بدون نیاز به اکسیژن، مواد آلی را به الکل یا اسید تبدیل می‌کنند و از

¹⁵ - Cytochrome

¹⁶ - Ferredoxin

¹⁷ - Nucleotides

این راه، انرژی به دست می‌آورند. چنین باکتری‌هایی که در هوا می‌زیستند، هم‌اکنون نیز روی زمین فراوان‌اند. حدود 2/5 میلیارد سال پیش، موجودات زنده‌ای که قادر به انجام عمل فتوسنتز بودند، روی زمین پدیدار شدند و شروع به آزادسازی اکسیژن از آب کردند. تقریباً همه اکسیژن هوای کره کنونی، محصول فتوسنتز است. در شرایط طبیعی (غلظت 21 درصد اکسیژن) اکسیژن به عنوان یک عامل محدودکننده عمل کرده و در گیاهان C₃ موجب ایجاد تنفس نوری¹⁸ و ترکیب یک واحد O₂ با رابیسکو به ازای جذب 3 واحد CO₂ می‌شود.

دما

یکی از عوامل ضروری برای فتوسنتز، دما می‌باشد. زیرا واکنش‌های فتوسنتز تحت تأثیر فعالیت‌های آنزیمی بوده و آنزیم‌ها نیز به دما حساس می‌باشند. همان‌طور که می‌دانید برای فعالیت آنزیمی دمای کاردینال (شامل دماهای حداقل، حداکثر و مطلوب) وجود دارد. آنزیم‌های درگیر در جریان فتوسنتزی در محدوده دمای خاصی فعالیت می‌کنند و افزایش بیش از این محدوده باعث تغییر شکل (دفرمه شدن) آنزیم گردیده و در نتیجه آنزیم فعالیت خود را از دست می‌دهد. این امر سبب می‌شود که واکنش احیا یا تثبیت CO₂ که تحت تأثیر آنزیم‌های فتوسنتزی قرار دارد، کم شده و در نتیجه فتوسنتز گیاه به شدت کاهش می‌یابد.

البته افزایش دما اثرات سوء دیگری نیز دارد از جمله افزایش شدید تعرق¹⁹ در گیاه که این امر اختلاف بین جذب و تعرق را زیاد کرده و سبب کاهش فشار تورگر سلول‌های محافظ²⁰ روزنه شده و بسته شدن روزنه‌ها را به همراه خواهد داشت. از طرف دیگر پایین بودن دما از دامنه گفته شده نیز اثرات سوئی دارد که از آن جمله می‌توان افزایش ویسکوزیته²¹ آب که در نتیجه آن پتانسیل آب را کاهش می‌دهد و بنابراین در اثر کاهش پتانسیل آب، گیاه حتی در شرایطی که آب وجود دارد، قادر به جذب آن نمی‌باشد. بنابراین ممکن است با محدودیت کم آبی مواجه شود که آن نیز اثر سوء بر فتوسنتز دارد.

همچنین پایین بودن دما سبب تجزیه برخی از آنزیم‌های درگیر در فتوسنتز شده و به این ترتیب میزان فتوسنتز را به شدت تحت تأثیر قرار می‌دهد. دمای بالا سرعت پلاستوکرون²² (پلاستوکرون عبارت است از فاصله زمانی بین پیدایش دو آغاز (پریموردیا) متوالی برگ) و فیلوکرون²³ (فیلوکرون عبارت است از فاصله زمانی بین پیدایش دو

¹⁸ - Photorespiration

¹⁹ - Transpiration

²⁰ - Guard

²¹ - Viscosity

²² - Plastochron

²³ - Phyllochron

برگ متوالی) را افزایش می‌دهد. با توجه به نکات فوق دمای بالا سرعت پلاستوکرون را افزایش و میزان آن را کاهش می‌دهد.

مهم‌ترین عوامل تنظیم دمای برگ طبق نسبت بوون (Bowen) عبارتند از:

1- تلفات محسوس گرمایی ناشی از چرخش هوای اطراف برگ و تلفات گرمایی حاصل از تبخیر

$$\text{Bowen ration} = \frac{\text{تلفات محسوس گرمایی [حاصل از چرخش هوا]}}{\text{تلفات گرمایی حاصل از تعرق}}$$

گیاهی که به صورت فاریاب (کشت آبی) کشت می‌شوند، با توجه به بالا بودن میزان تعرق دارای نسبت بوون پایینی می‌باشد. این درحالی است که در گیاهان بیابانی [نظیر گیاهان CAM^{۲۴}] نسبت بوون بالاست. Q₁₀: عبارت است از سرعت افزایش یک واکنش به ازای افزایش 10 درجه سانتی‌گراد. به عنوان مثال در واکنش‌های آنزیمی نظیر واکنش تاریکی فتوسنتز مقدار Q₁₀ حدود 2 می‌باشد. بدین معنا که افزایش هر 10 درجه سانتی‌گراد، موجب دو برابر شدن سرعت واکنش می‌گردد.

فتوسنتز نیز مانند سایر فرآیندهای بیولوژیکی به دما حساس است. پاسخ به دما در اغلب فرآیندهای بیولوژیکی ناشی از وابسته بودن واکنش‌های آنزیمی و سایر واکنش‌های شیمیایی به دماست. منحنی پاسخ به دما دارای سه نقطه اصلی^{۲۵} است. دماهای حداقل و حداکثری (به ترتیب T_{max}, T_{min}) که در آن‌ها امکان انجام واکنش وجود دارد و دمای مطلوب (T_{subscript}) این سه نقطه را تشکیل می‌دهند (شکل 1-1). بنابراین محدوده دمای کمتر از دمای مطلوب وجود دارد که در آن محدوده همراه با افزایش دما، سرعت واکنش یا فرآیند افزایش می‌یابد و برعکس، محدوده دمای بالاتر از دمای مطلوب وجود دارد که همراه با افزایش دما سرعت واکنش یا فرآیند کاهش می‌یابد. این نقاط سه‌گانه به‌طور عمده توسط عوامل بیوشیمیایی مانند چسبیدن سوبسترا^{۲۶} به نقطه فعال آنزیم و پایداری پروتیین (آنزیم) تعیین می‌شوند.

برای ارزیابی کلی پاسخ واکنش‌های شیمیایی و بیولوژیکی به دما از مقایسه سرعت واکنش مربوطه در دو دما که اختلاف آن‌ها 10 درجه سانتی‌گراد است و تعیین معیاری تحت عنوان Q₁₀ استفاده می‌شود.

²⁴ - Crassulacean Acid Metabolism

²⁵ - Cardinal Point

²⁶ - Substrate

$$Q_{10} = \frac{R_T + 10}{R_T}$$

مقدار Q_{10} برای واکنش‌های آنزیمی حدوداً 2 است. این بدین معنی است که سرعت واکنش با افزایش 10 درجه ای در دما، حدوداً دو برابر می‌شود. البته مقدار یاد شده برای Q_{10} به‌طور عمده در مورد تحریک یک واکنش در دماهای بین T_{min} و T_{opt} صادق است. پس از حصول دمای مطلوب واکنش، سرعت واکنش ممکن است در اثر غیرفعال شدن آنزیم به شدت کاهش یابد.

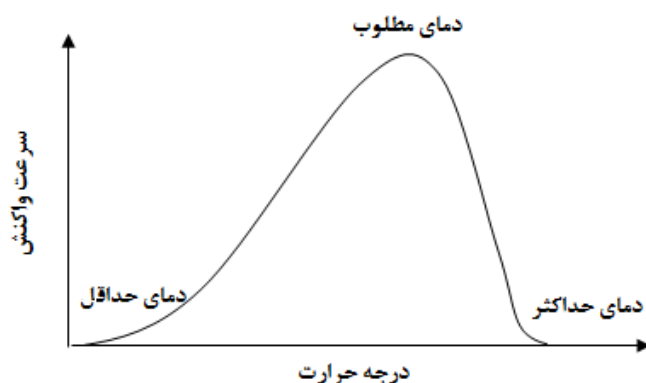
واکنش‌های فتوشیمیایی که در غشای تیلاکوئید²⁷ صورت می‌گیرند، اغلب تابع دما نبوده و Q_{10} آن‌ها حدوداً برابر واحد است. از این رو پاسخ فتوسنتز به دما به‌طور عمده متأثر از اثر دما بر واکنش‌های مربوط به متابولیسم کربن است. با توجه به اینکه فتوسنتز فرآیندی پیچیده با دخالت آنزیم‌های متعددی است، پاسخ آن به دما متوسطی از ویژگی‌های دمایی مجموعه این آنزیم‌ها را نشان می‌دهد. اما، با تمام این اوصاف ویژگی‌های دمایی فتوسنتز در گیاهان چهار کربنه و سه کربنه تا حدود زیادی تابع منحنی‌های واکنش دمایی به ترتیب فسفو انول پیرووات کربوکسیلاز و رابیسکو²⁸ است. حساسیت فتوسنتز گیاهان چهار کربنه به دماهای پایین احتمالاً ناشی از غیرفعال شدن آنزیم پیرووات فسفات دی‌کیناز²⁹ در دماهای پایین است.

اندازه‌گیری‌های فعالیت فتوسنتزی در برگ و کل گیاه اغلب براساس تبادل خالص گازی یعنی تفاوت بین شدت جذب فتوسنتزی دی‌اکسیدکربن و دفع تنفسی دی‌اکسیدکربن صورت می‌گیرند. از آن‌جا که پاسخ فتوسنتز ناخالص به دما بسیار متفاوت از پاسخ تنفس به دماست، دمای مطلوب برای فتوسنتز خالص مشابه دمای مطلوب فتوسنتز ناخالص نیست. یادآوری می‌شود که شدت تنفس همراه با افزایش دما تا 50 درجه سانتی‌گراد روند افزایشی طی می‌کند، ولی در دماهای بالاتر از این حد، در اثر غیرفعال شدن آنزیم‌ها، به شدت کاهش می‌یابد (هاپکینز و هانر، 2008).

²⁷ - Thylakoid Membranes

²⁸ - Rubisco

²⁹ - Pyruvate Phosphate Dikinase Enzyme



شکل 1-1 منحنی نشان‌دهنده دماهای اصلی و نحوه پاسخ به دما در یک واکنش بیولوژیکی (هاپکینز و هانر، 2008).

مواد معدنی، بیماری‌ها و آلاینده‌ها

حداکثر ظرفیت فتوسنتزی ممکن یک برگ که به آن ظرفیت فتوسنتزی برگ گفته می‌شود، به صورت شدت فتوسنتز بر واحد سطح برگ در شرایط اشباع نوری، غلظت‌های معمول دی‌اکسیدکربن و اکسیژن جو، دمای مطلوب و رطوبت نسبی بالا تعیین می‌شود. اگر چه ظرفیت فتوسنتزی برگ ممکن است تا 100 برابر هم تغییر داشته باشد، ولی به‌طور کلی در گیاهانی که به محیط‌های غنی با نور، آب و مواد معدنی سرشار سازگاری یافته‌اند، بیشتر است (پیرسی و همکاران، 1989). کمبود هر کدام از عوامل ضروری سبب کاهش فتوسنتز می‌شود، ولی ظرفیت فتوسنتزی گیاه به‌ویژه به کمبود نیتروژن حساس است. چون نیتروژن یکی از اجزای پدید آورنده کلروفیل، ناقلان زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی و همه آنزیم‌های دخیل در متابولیسم کربن است و نقشی حیاتی در تولید اولیه بازی می‌کند. در یک گیاه سه کربنه، رابیسکو به تنهایی بیش از نیمی از کل نیتروژن برگ را به خود اختصاص می‌دهد. در مطالعه‌ای روی گراس‌های سه کربنه و چهار کربنه، فتوسنتز خالص رابطه خطی مثبتی با مقدار نیتروژن برگ داشت. در گیاهچه‌های جو افزایش پنج برابر در مقدار نیترات قابل دسترس گیاه، سبب افزایش بیست و پنج برابری در فتوسنتز خالص گشت. یکی از اثرات کمبود نیتروژن کاهش در مقدار و همچنین میزان فعالیت آنزیم‌های فتوسنتزی است، ولی بدون شک کاهش در سطح برگ و سایر عوامل نیز سبب کاهش در ظرفیت فتوسنتزی می‌شوند. ظرفیت فتوسنتزی در اثر ابتلای برگ‌ها به تنش‌های^{۳۰} ناشی از عوامل بیماری‌زا و آلاینده‌هایی مانند دی‌اکسید گوگرد، اکسیدهای نیتروژن، ازن و فلزات سنگین نیز کاهش می‌یابد.

