

# فیزیولوژی تنش‌های محیطی در گیاهان

تالیف:

دکتر محمد کافی

اعظم برزویی، معصومه صالحی، علی کمندی، علی معصومی، جعفر نباتی

۱۳۸۸

کافی، محمد.  
فیزیولوژی تنش‌های محیطی در گیاهان / تألیف محمد کافی و همکاران. -- مشهد:  
جهاددانشگاهی مشهد، ۱۳۸۸.  
۵۰۲ ص. مصور: جدول، نمودار. -- (انتشارات جهاددانشگاهی مشهد؛ ۳۹۴: کشاورزی؛ ۱۳۶)  
ISBN: 964-324-202-2

کتابنامه: ص. [۴۵۵] - ۵۰۲.  
۱. گیاهان - اثر فشار. ۲. گیاهان - فیزیولوژی. الف. برزویی، اعظم، نویسنده همکار.  
ب. صالحی، معصومه، نویسنده همکار. ج. کمندی، علی، نویسنده همکار.  
د. معصومی، علی، نویسنده همکار. ه. پناهی، جعفر، نویسنده همکار.  
و. جهاددانشگاهی مشهد. ز عنوان.  
۹ ف ۲ ک ۷۵۴ QK ۵۷۱/۲



### انتشارات جهاددانشگاهی مشهد

مشهد، میدان آزادی، پردیس دانشگاه، سازمان مرکزی جهاددانشگاهی  
ص. پ. ۹۱۷۷۵ - ۱۳۷۶ / تلفن: ۸۸۳۲۳۶۷ - ۲ / ۸۸۳۲۳۶۰  
E-mail: info@jdmppress.com www.jdmppress.com

### فیزیولوژی تنش‌های محیطی در گیاهان

تألیف: دکتر محمد کافی،  
اعظم برزویی، معصومه صالحی، علی کمندی، علی معصومی، جعفر نباتی

حروفچینی هاشمی نجفی / چاپ و صحافی نیکو

چاپ چهارم: ۱۳۹۷ / ۵۰۰ نسخه / شماره نشر ۳۹۴

ISBN: 964-324-202-2

شابک ۹۶۴-۳۲۴-۲۰۲-۲

کلیه حقوق نشر برای ناشر محفوظ است.

قیمت: ۳۲۰.۰۰۰ ریال

## به نام خداوند جان و خرد

کتاب بزرگترین دستاورد فرهنگی بشر است. دانش بشری مدیون هزاران هزار کتابی است که در طول تاریخ با رنج و تلاش فراوان گرد آمده‌اند. کتاب تداوم معرفت علمی انسان است که سرانجام به تراکم دانش و بروز دگرگونی‌های تمدنی می‌انجامد.

جهاد دانشگاهی مشهد بر این باور است که نخستین گام در راه بهبود ساختارهای اقتصادی - اجتماعی و توسعه کشور، دستیابی به تازه‌های دانش و نشر یافته‌های پژوهشگران است. کتاب حاضر سیصد و نود و چهارمین اثری است که با همین رویکرد منتشر می‌شود. رهنمودهای خوانندگان فرهیخته می‌تواند ما را در ارتقای سطح کیفی و کمی این آثار یاری نماید.

انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد

# فهرست

پیش‌گفتار ..... ۱۵

## فصل ۱ تنش خشکی

۱-۱ مقدمه ..... ۱۷

۱-۲ تعاریف تنش خشکی ..... ۱۷

۱-۳ وضعیت آب در دنیا و ایران ..... ۲۰

۱-۴ وضعیت مناطق خشک جهان و ایران ..... ۲۲

۱-۵ نقش آب در گیاه ..... ۲۲

۱-۶ انواع حالات آب در داخل گیاه ..... ۲۴

۱-۷ پتانسیل آب در گیاه ..... ۲۴

۱-۸ انواع تنش خشکی ..... ۲۵

۱-۹ اثرات تنش خشکی بر گیاهان و پاسخ‌های آنها ..... ۲۵

۱-۹-۱ اثر تنش خشکی بر ویژگی‌های مورفولوژیکی گیاه ..... ۲۶

۱-۹-۲ تنش خشکی و استقرار گیاه ..... ۲۷

۱-۹-۳ تنش خشکی و ارتفاع گیاه ..... ۲۸

۱-۹-۴ تنش خشکی و خصوصیات برگ ..... ۲۹

۱-۹-۵ تنش خشکی و وزن خشک اندام هوایی و ریشه ..... ۳۰

۱-۹-۶ تنش خشکی و خصوصیات ریشه ..... ۳۱

۱-۹-۷ تنش خشکی و حفره‌زایی در آوند چوبی ..... ۳۳

۱-۹-۸ تنش خشکی و پساایدگی و دانه‌بندی ..... ۳۳

۱-۹-۹ تنش خشکی و عملکرد ..... ۳۵

۱-۱۰ اثر تنش خشکی بر ویژگی‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاه ..... ۳۷

۱-۱۰-۱ تنش خشکی و فتوسنتز ..... ۳۷

۱-۱۰-۲ تنش خشکی و توزیع مواد فتوسنتزی ..... ۴۰

۱-۱۰-۳ تنش خشکی و روزنه‌ها ..... ۴۱

۱-۱۰-۴ تنش خشکی و محتوای نسبی آب برگ ..... ۴۲

۱-۱۰-۵ تنش خشکی و تنفس ..... ۴۳

- ۴۴..... ۱-۱۰-۶ تنش خشکی و تنظیم اسمزی
- ۴۴..... ۱-۱۰-۷ تنش خشکی و کربوهیدرات‌ها
- ۴۵..... ۱-۱۰-۸ تنش خشکی و تجمع پرولین
- ۴۷..... ۱-۱۰-۹ تنش خشکی و تجمع قندهای الکلی (دپینیتول و مایو اینوزیتول)
- ۴۸..... ۱-۱۰-۱۰ تنش خشکی و پروتئین‌سازی
- ۴۹..... ۱-۱۰-۱۱ تنش خشکی و غشای سلولی
- ۵۳..... ۱-۱۰-۱۲ تنش خشکی و هورمون‌ها
- ۵۴..... ۱-۱۰-۱۳ اثر تنش خشکی بر جذب عناصر غذایی
- ۵۸..... ۱-۱۰-۱۴ تنش خشکی و تثبیت بیولوژیکی نیتروژن ( $N_2$ )
- ۵۹..... ۱-۱۱-۱۱ سازوکارهای سازگاری گیاهان به خشکی
- ۶۰..... ۱-۱۱-۱ مقاومت به خشکی
- ۶۰..... ۱-۱۱-۲ فرار از خشکی
- ۶۰..... ۱-۱۱-۳ اجتناب از خشکی
- ۶۱..... ۱-۱۱-۴ تحمل خشکی
- ۶۱..... ۱-۱۱-۵ جبران خشکی
- ۶۱..... ۱-۱۲ مدیریت تنش خشکی در مزرعه
- ۶۳..... ۱-۱۲-۱ کنترل علف‌های هرز
- ۶۵..... ۱-۱۲-۲ افزایش راندمان آبیاری
- ۶۵..... ۱-۱۳ راندمان مصرف آب
- ۶۹..... ۱-۱۳-۱ عوامل مؤثر بر راندمان مصرف آب
- ۷۰..... ۱-۱۴ راندمان مصرف باران
- ۷۱..... ۱-۱۵ به‌نژادی و شاخص‌های خشکی
- ۷۱..... ۱-۱۶ مقاومت به تنش و آنالیزهای مولکولی
- ۷۵..... ۱-۱۷ چگونگی اعمال تنش خشکی در آزمایشات و اندازه‌گیری تنش خشکی
- ۷۷..... ۱-۱۸ خلاصه

## فصل ۲ تنش شوری

- ۸۱..... ۲-۱ مقدمه
- ۸۲..... ۲-۲ وسعت اراضی شور در دنیا
- ۸۵..... ۲-۳ شوری چیست؟
- ۸۵..... ۲-۳-۱ عامل ایجاد هدایت الکتریکی در آب
- ۸۶..... ۲-۳-۲ مشکلات کاربرد آب شور در کشاورزی
- ۹۰..... ۲-۴ ارزیابی تناسب کارکرد کیفیت آب برای کشاورزی
- ۹۱..... ۲-۵ اثرات شوری بر رشد گیاهان

- ۲-۶ راهکارهای تحمل شوری ..... ۹۴
- ۲-۶-۱ تنظیم یون‌ها و جایگزینی ویژه ..... ۹۵
- ۲-۶-۲ بیوسنتز مواد سازگار ..... ۱۰۰
- ۲-۶-۳ تولید آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت ..... ۱۰۱
- ۲-۶-۴ هورمون‌های گیاهی ..... ۱۰۱
- ۲-۶-۵ تنش شوری و فتوسنتز ..... ۱۰۱
- ۲-۶-۶ رنگدانه‌های فتوسنتزی ..... ۱۰۳
- ۲-۷ شورزیست‌ها در مقابل گلیکوفیت‌ها ..... ۱۰۴
- ۲-۸ زمان وقوع سمیت ویژه یونی در گیاه ..... ۱۰۷
- ۲-۹ چگونگی درک تنش در گیاه ..... ۱۱۱
- ۲-۱۰ راهکارهای مؤثر برای بهبود مقاومت به شوری در گیاهان زراعی ..... ۱۱۴
- ۲-۱۰-۱ تیمارهای بذری قبل از کاشت ..... ۱۱۴
- ۲-۱۱ مصرف خارجی اسمولیت‌ها، محافظت‌کننده‌ها و هورمون‌ها ..... ۱۱۶
- ۲-۱۱-۱ گلیسین‌بتائین ..... ۱۱۶
- ۲-۱۱-۲ پرولین ..... ۱۱۷
- ۲-۱۱-۳ تنظیم‌کننده‌های رشد گیاه ..... ۱۱۸
- ۲-۱۲ ضرورت اصلاح گیاهان متحمل به شوری ..... ۱۱۸
- ۲-۱۲-۱ استفاده از تنوع موجود در بین گیاهان ..... ۱۱۹
- ۲-۱۲-۲ استفاده از گیاهان وحشی در تلاقی بین گونه‌ای ..... ۱۲۲
- ۲-۱۲-۳ اهلی کردن شورزیست‌ها به‌عنوان گیاه جدید ..... ۱۲۳
- ۲-۱۲-۴ بررسی راهکارهای گیاهان تراریخته برای افزایش تحمل به تنش شوری ..... ۱۲۴
- ۲-۱۲-۵ اصلاح گیاهان برای عملکرد به‌جای اصلاح برای تحمل ..... ۱۲۵
- ۲-۱۲-۶ علل ایجاد مشکلات متعدد برای اصلاح گیاهان متحمل به شوری ..... ۱۲۵
- ۲-۱۳ راهکارهای آینده ..... ۱۲۶
- ۲-۱۴ مدیریت آبیاری با آب‌های شور ..... ۱۲۷
- ۲-۱۴-۱ مدیریت بستر بذر برای کم‌کردن تجمع موضعی نمک ..... ۱۲۸
- ۲-۱۵ مدیریت کوددهی در تنش شوری ..... ۱۳۰
- ۲-۱۶ خلاصه ..... ۱۳۲

### فصل ۳ تنش سرمازدگی

- ۳-۱ مقدمه ..... ۱۳۳
- ۳-۲ نشانه‌های خسارت سرمازدگی ..... ۱۳۵
- ۳-۲-۱ خسارت مستقیم سرمازدگی ..... ۱۳۵
- ۳-۲-۲ خسارت غیرمستقیم سرمازدگی ..... ۱۳۷

- ۳-۳ خسارت ثانویه تنش سرمازدگی..... ۱۴۱
- ۳-۴ راهکارهای خسارت سرمازدگی..... ۱۴۲
- ۳-۴-۱ اختلالات متابولیکی..... ۱۴۲
- ۳-۵ مقاومت به سرمازدگی..... ۱۴۸
- ۳-۵-۱ اندازه‌گیری و افزایش مقاومت به سرمازدگی..... ۱۴۸
- ۳-۵-۲ مکانیزم‌های مقاومت به تنش سرما..... ۱۵۲
- ۳-۶ عوامل مؤثر بر حساسیت گیاهان به سرمازدگی..... ۱۵۳
- ۳-۷ فتوسنتز و دماهای سرمازدگی..... ۱۵۵
- ۳-۸ نشانه‌های فراساختاری خسارت سرمازدگی..... ۱۵۷
- ۳-۹ شناسایی خسارت‌های فراساختاری ناشی از سرمازدگی..... ۱۵۸
- ۳-۹-۱ میتوکندری..... ۱۶۰
- ۳-۹-۲ هسته و سایر ساختارهای سلولی..... ۱۶۱
- ۳-۱۰ عوامل مؤثر در گسترش خسارت‌های فراساختاری در دماهای سرمازدگی..... ۱۶۱
- ۳-۱۰-۱ حساسیت ذاتی گیاه..... ۱۶۱
- ۳-۱۰-۲ تشعشع و اثرات آن بر شدت سرمازدگی..... ۱۶۲
- ۳-۱۰-۳ طول مدت سرمازدگی..... ۱۶۲
- ۳-۱۰-۴ رطوبت نسبی..... ۱۶۳
- ۳-۱۰-۵ مرحله نموی..... ۱۶۴
- ۳-۱۱ فیزیولوژی خسارت‌های فراساختاری ناشی از سرمازدگی..... ۱۶۴
- ۳-۱۱-۱ آماس کلروپلاست..... ۱۶۵
- ۳-۱۱-۲ اتساع تیلاکوئیدها در شرایط اکسیداسیون نوری..... ۱۶۵
- ۳-۱۲ کاربرد گیاهان جهش‌یافته در مطالعه تغییر ساختار اجزای سلولی در طی سرمازدگی..... ۱۶۶
- ۳-۱۳ مرگ برنامه‌ریزی‌شده سلول در طی تنش سرمازدگی..... ۱۶۶
- ۳-۱۳-۱ شواهد فراساختاری مرگ برنامه‌ریزی‌شده سلول در طی تنش سرمازدگی..... ۱۶۷
- ۳-۱۳-۲ شواهد فیزیولوژیکی مرگ برنامه‌ریزی‌شده سلول در طی تنش سرمازدگی..... ۱۶۸
- ۳-۱۴ راهکار پیشنهادی در مورد شروع مرگ برنامه‌ریزی‌شده سلول در طی تنش سرمازدگی..... ۱۶۹
- ۳-۱۵ مدیریت تنش سرمازدگی..... ۱۷۰
- ۳-۱۶ خلاصه..... ۱۷۲

## فصل ۴ تنش یخ‌زدگی

- ۴-۱ مقدمه..... ۱۷۳
- ۴-۲ تنش یخ‌زدگی..... ۱۷۳
- ۴-۲-۱ یخ‌زدگی خارج سلولی..... ۱۷۴
- ۴-۲-۲ یخ‌زدگی داخل سلول..... ۱۷۶

۱۷۷.....	۴-۳ دلایل یخزدگی خارج سلولی.....
۱۸۰.....	۴-۴ یخزدگی، فراسردشدن و نقطه یخزدگی نهایی.....
۱۸۴.....	۴-۵ یخبندان.....
۱۸۵.....	۴-۶ خسارت یخزدگی.....
۱۸۵.....	۴-۶-۱ خسارت اولیه مستقیم یخزدگی.....
۱۸۸.....	۴-۶-۲ خسارت ثانویه یخزدگی.....
۱۹۰.....	۴-۷ تطابق با تنش یخزدگی.....
۱۹۶.....	۴-۸ تغییرات متابولیکی در طی تطابق با سرما.....
۱۹۷.....	۴-۸-۱ قندها.....
۱۹۸.....	۴-۸-۲ چربی‌ها.....
۱۹۹.....	۴-۸-۳ آسیریک اسید.....
۲۰۱.....	۴-۹ راهکارهای مقاومت به یخزدگی.....
۲۰۳.....	۴-۱۰ نقش پروتئین‌های ضدانجماد در تطابق با سرما.....
۲۰۳.....	۴-۱۱ خلاصه.....

## فصل ۵ تنش گرما

۲۰۵.....	۵-۱ مقدمه.....
۲۰۶.....	۵-۲ آستانه تحمل به گرما در گیاهان.....
۲۰۷.....	۵-۳ واکنش گیاه به تنش گرما.....
۲۰۷.....	۵-۳-۱ واکنش فنولوژیکی و مورفو-آناتومیکی.....
۲۱۰.....	۵-۳-۲ واکنش فیزیولوژیک.....
۲۱۹.....	۵-۳-۳ واکنش مولکولی تحت تنش گرما.....
۲۲۳.....	۵-۴ راهکارهای مقاومت به تنش گرما.....
۲۲۳.....	۵-۵ کسب مقاومت به تنش گرما.....
۲۲۴.....	۵-۶ حس کردن تنش گرما و ایجاد پیام.....
۲۲۶.....	۵-۷ اصلاح ژنتیکی برای افزایش تحمل به تنش گرما.....
۲۲۶.....	۵-۷-۱ روش‌های معمول اصلاح گیاهان.....
۲۲۷.....	۵-۷-۲ راهکارهای مولکولی و بیوتکنولوژی.....
۲۲۹.....	۵-۸ تیمارهای القای تحمل به گرما.....
۲۲۹.....	۵-۹ روش‌های اجتناب از تنش گرما.....
۲۳۰.....	۵-۹-۱ بهینه‌سازی درجه حرارت گیاه نسبت به دامنه حرارتی بهینه.....
۲۳۲.....	۵-۹-۲ تغییر دامنه حرارتی بهینه.....
۲۳۲.....	۵-۱۰ مدیریت دمای خاک در مناطق گرمسیر.....
۲۳۳.....	۵-۱۱ خلاصه.....



## فصل ۶ تنش غرقاب

۲۳۵.....	۶-۱ مقدمه.....
۲۳۵.....	۶-۱-۱ وضعیت اراضی غرقابی در جهان و ایران.....
۲۳۸.....	۶-۱-۲ تعریف هیپوکسی و آنوکسی.....
۲۳۸.....	۶-۱-۳ اندازه‌گیری تنش غرقاب.....
۲۳۹.....	۶-۲ تأثیر غرقاب بر ویژگی‌های خاک و گیاه.....
۲۳۹.....	۶-۲-۱ تأثیر تنش غرقاب بر ویژگی‌های خاک.....
۲۴۱.....	۶-۲-۲ تأثیر تنش غرقاب بر گیاه.....
۲۴۶.....	۶-۲-۳ تأثیر تنش غرقاب بر عملکرد.....
۲۴۷.....	۶-۳ مقاومت به غرقاب.....
۲۴۷.....	۶-۳-۱ مقاومت به غرقاب در مراحل مختلف رشدی.....
۲۴۹.....	۶-۳-۲ مکانیسم‌های مقاومت به غرقاب.....
۲۶۰.....	۶-۳-۳ حس کردن تنش غرقاب و انتقال پیام.....
۲۶۶.....	۶-۴ معرفی ژنوتیپ‌های مقاوم به غرقاب.....
۲۶۹.....	۶-۵ تنش غرقاب و شوری.....
۲۷۰.....	۶-۵-۱ غرقاب و خروج سدیم.....
۲۷۱.....	۶-۶ راهکارهای پیشنهادی برای کنترل تنش غرقاب.....
۲۷۵.....	۶-۷ خلاصه.....

## فصل ۷ تنش‌های مکانیکی

۲۷۷.....	۷-۱ مقدمه.....
۲۷۸.....	۷-۲ تعاریف تنش مکانیکی.....
۲۸۰.....	۷-۳ اثرات تنش مکانیکی بر گیاهان و پاسخ‌های آنها.....
۲۸۱.....	۷-۳-۱ اثرات تنش‌های مکانیکی بر رشدونمو.....
۲۸۲.....	۷-۳-۲ راهکارهای بیوفیزیکی.....
۲۸۵.....	۷-۳-۳ راهکارهای بیوسنتزی.....
۲۸۶.....	۷-۴ اثر تنش مکانیکی جریان آب بر گیاهان آبی.....
۲۸۷.....	۷-۵ اثر تنش مکانیکی باد بر گیاهان.....
۲۸۹.....	۷-۵-۱ تیگموناستی در گیاه گل حساس.....
۲۹۰.....	۷-۵-۲ تیگموتروپی در گیاه پیچک.....
۲۹۱.....	۷-۶ اهمیت اکولوژیکی و پاسخ‌های گیاه به تنش‌های مکانیکی.....
۲۹۳.....	۷-۶-۱ اثر تنش مکانیکی بر رشد ریشه و جذب عناصر غذایی.....
۲۹۵.....	۷-۶-۲ چگونگی حس پیام محرک‌های مکانیکی.....

۲۹۶	۷-۷ نقش هورمون‌های گیاهی.....
۲۹۷	۷-۷-۱ اکسین.....
۲۹۸	۷-۷-۲ جیبرلین‌ها.....
۲۹۹	۷-۷-۳ سیتوکینین‌ها.....
۲۹۹	۷-۷-۴ آبسیزیک‌اسید.....
۳۰۰	۷-۷-۵ اتیلن.....
۳۰۱	۷-۷-۶ نقش کلسیم و کالمودولین.....
۳۰۳	۷-۸ روش‌های مطالعه تنش مکانیکی در گیاهان.....
۳۰۵	۷-۹ خلاصه.....

## فصل ۸ تنش آلاینده‌های جوی

۳۰۷	۸-۱ مقدمه.....
۳۰۹	۸-۲ ازن.....
۳۱۰	۸-۲-۱ نشانه‌های خسارت ازن.....
۳۱۱	۸-۲-۲ واکنش گیاهان به ازن.....
۳۰۷	۸-۲-۳ روش‌های کاهش خسارت ازن بر گیاهان.....
۳۱۸	۸-۳ گازهای نیتروژندار.....
۳۲۰	۸-۳-۱ اثر افزایش گازهای نیتروژندار در جهان.....
۳۲۱	۸-۳-۲ رابطه افزایش ته‌نشست گازهای نیتروژندار در بوم‌نظام‌ها و تولید خالص.....
۳۲۲	۸-۳-۳ تأثیر گازهای نیتروژندار بر گیاهان.....
۳۲۲	۸-۴ گازهای گوگردی $SO_2$ .....
۳۲۳	۸-۴-۱ خسارت $SO_2$ به گیاه.....
۳۲۵	۸-۴-۲ سازوکارهای مقاومت به $SO_2$ .....
۳۲۵	۸-۵ ذرات معلق (PM).....
۳۲۶	۸-۵-۱ تأثیر ذرات معلق بر گیاهان.....
۳۲۸	۸-۶ باران اسیدی.....
۳۲۹	۸-۶-۱ علائم خسارت باران‌های اسیدی در گیاهان.....
۳۳۱	۸-۷ فلوریدها.....
۳۳۱	۸-۷-۱ تأثیر فلوریدها بر گیاهان.....
۳۳۳	۸-۸ اثرات تنش اشعه ماورای بنفش بر گیاهان.....
۳۳۴	۸-۸-۱ اثر UV بر گیاهان.....
۳۴۲	۸-۸-۲ راهکارهای حفاظتی گیاه در برابر UV-B.....
۳۴۳	۸-۹ خلاصه.....

## فصل ۹ تنش فلزات سنگین

- ۹-۱ مقدمه..... ۳۴۵
- ۹-۲ تعریف فلزات سنگین..... ۳۴۵
- ۹-۳ منابع طبیعی فلزات سنگین..... ۳۴۶
- ۹-۴ منابع کشاورزی آلودگی فلزات سنگین..... ۳۴۶
- ۹-۵ منابع صنعتی آلودگی فلزات سنگین..... ۳۴۸
- ۹-۶ منابع شهری آلودگی به فلزات سنگین..... ۳۴۹
- ۹-۷ سازگاری گیاهان به غلظت بالای فلزات در محیط..... ۳۵۱
- ۹-۷-۱ حساسیت فلزی، مقاومت و تجمع..... ۳۵۱
- ۹-۷-۲ پویایی بازیافت فلزات سنگین..... ۳۵۲
- ۹-۸ گیاهان فلزدوست (تجمع‌دهنده‌ها، شاخص‌ها و دفع‌کننده‌ها)..... ۳۵۲
- ۹-۹ تأثیر سن، اندام و گونه گیاهی بر تجمع فلزات سنگین..... ۳۵۵
- ۹-۱۰ فلزات سنگین مسموم‌کننده گیاهان در خاک..... ۳۵۸
- ۹-۱۱ فیزیولوژی و بیوشیمی سمیت عناصر سنگین..... ۳۵۸
- ۹-۱۱-۱ اتصال فلزات به لیگاندهای آلی..... ۳۵۸
- ۹-۱۱-۲ هم‌کاشی و هم‌افزایی فلزات..... ۳۵۹
- ۹-۱۲ سازوکارهای سلولی سمیت‌زدایی و مقاومت به عناصر سنگین در گیاهان..... ۳۶۰
- ۹-۱۲-۱ همزیستی با قارچ میکوریزا در کنترل مقاومت به فلزات سنگین..... ۳۶۱
- ۹-۱۲-۲ اتصال به دیواره سلولی و خروج فلزات سنگین از ریشه‌ها..... ۳۶۲
- ۹-۱۲-۳ نقش غشای پلاسمایی در مقاومت به فلزات سنگین..... ۳۶۳
- ۹-۱۲-۴ پروتئین‌های شوک حرارتی..... ۳۶۴
- ۹-۱۲-۵ کلات‌های گیاهی..... ۳۶۵
- ۹-۱۲-۶ اسیدهای آلی و آمینواسیدها..... ۳۶۶
- ۹-۱۲-۷ جایگذاری در واکوئل..... ۳۶۶
- ۹-۱۲-۸ نتیجه‌گیری سازوکارهای سلولی سمیت‌زدایی و مقاومت به عناصر سنگین..... ۳۶۷
- ۹-۱۳ سمیت آلومینیوم..... ۳۶۸
- ۹-۱۳-۱ اثر آلومینیوم بر برگ..... ۳۶۹
- ۹-۱۳-۲ اثر آلومینیوم بر ریشه..... ۳۶۹
- ۹-۱۳-۳ اثرات آلومینیوم بر فیزیولوژی و مورفولوژی گیاهان..... ۳۶۹
- ۹-۱۳-۴ سازوکارهای درگیر در تحمل آلومینیوم..... ۳۷۰
- ۹-۱۴ کادمیم..... ۳۷۱
- ۹-۱۵ مس..... ۳۷۱

۳۷۲	..... جیوه	۹-۱۶
۳۷۲	..... سرب	۹-۱۷
۳۷۳	..... سلنیوم	۹-۱۸
۳۷۵	..... روی	۹-۱۹
۳۷۵	..... پالایش فلزات سنگین	۹-۲۰
۳۷۶	..... ۱-۲۰-۹ روش خارج از محل	
۳۷۶	..... ۲-۲۰-۹ روش در محل	
۳۷۷	..... ۳-۲۰-۹ فرایند اصلی گیاه پالایی	
۳۷۹	..... خلاصه	۹-۲۱

## فصل ۱۰ تنش عناصر غذایی

۳۸۱	..... مقدمه	۱۰-۱
۳۸۲	..... شرایط ضروری بودن عناصر غذایی	۱۰-۲
۳۸۲	..... ۱-۲-۱۰ عناصر پرمصرف	
۳۸۳	..... ۲-۲-۱۰ عناصر کم مصرف	
۳۸۷	..... جذب عناصر غذایی	۱۰-۳
۳۸۷	..... ۱-۳-۱۰ میزان ذخیره عناصر غذایی در خاک	
۳۸۹	..... ۲-۳-۱۰ حرکت عناصر غذایی به سطح ریشه	
۳۹۲	..... ۳-۳-۱۰ خصوصیات مؤثر ریشه در جذب عناصر غذایی	
۳۹۵	..... نقش عناصر غذایی در گیاه	۱۰-۴
۳۹۵	..... ۱-۴-۱۰ عناصر اصلی	
۴۰۵	..... ۲-۴-۱۰ عناصر معدنی کم مصرف	
۴۱۷	..... علائم ظاهری کمبود عناصر غذایی	۱۰-۵
۴۱۷	..... ۱-۵-۱۰ علائم کمبود	
۴۱۸	..... ۲-۵-۱۰ علائم مسمومیت	
۴۲۰	..... راه‌های پیشگیری و مقابله با کمبود عناصر غذایی	۱۰-۶
۴۲۰	..... ۱-۶-۱۰ راهکارهای مدیریت نیتروژن	
۴۲۲	..... ۲-۶-۱۰ راهکارهای مدیریت فسفر	
۴۲۴	..... ۳-۶-۱۰ راهکارهای مدیریت پتاسیم	
۴۲۵	..... ۴-۶-۱۰ راهکارهای مدیریت کلسیم و منیزیم	
۴۲۶	..... ۵-۶-۱۰ راهکارهای مدیریت گوگرد	
۴۲۶	..... ۶-۶-۱۰ راهکارهای مدیریت آهن	
۴۲۶	..... خلاصه	۱۰-۷

## فصل ۱۱ تنش اکسیداتیو

۴۲۹.....	۱۱-۱ مقدمه.....
۴۳۰.....	۱۱-۲ رادیکال‌های آزاد.....
۴۳۰.....	۱۱-۲-۱ گونه‌های فعال اکسیژن (ROS).....
۴۳۳.....	۱۱-۲-۲ منابع رادیکال‌های آزاد در سیستم‌های گیاهی.....
۴۳۶.....	۱۱-۳ صدمات تنش اکسیداتیو.....
۴۳۷.....	۱۱-۳-۱ پراکسیداسیون چربی‌ها.....
۴۳۷.....	۱۱-۳-۲ صدمات اکسیداتیو بر پروتئین‌ها.....
۴۳۸.....	۱۱-۳-۳ صدمات اکسیداتیو به مولکول‌های DNA.....
۴۳۹.....	۱۱-۴ نقش ROS در پیری گیاه.....
۴۴۰.....	۱۱-۵ نقش ROS در راهکارهای مرتبط با تحمل تنش.....
۴۴۲.....	۱۱-۶ سیستم‌های دفاعی گیاهان در مقابل صدمات اکسیداتیو.....
۴۴۳.....	۱۱-۶-۱ سیستم‌های آنتی‌اکسیدان در گیاه.....
۴۴۹.....	۱۱-۷ شرایط تشدیدکننده تنش اکسیداتیو.....
۴۴۹.....	۱۱-۷-۱ آلاینده‌ها.....
۴۴۹.....	۱۱-۷-۲ علف‌کش‌ها.....
۴۵۰.....	۱۱-۷-۳ فلزات.....
۴۵۰.....	۱۱-۷-۴ تنش خشکی و صدمات اکسیداتیو.....
۴۵۱.....	۱۱-۸ روش‌های مولکولی محافظت در برابر رادیکال‌های فعال اکسیژن.....
۴۵۱.....	۱۱-۸-۱ استفاده از ژن‌های گیاهان بومی.....
۴۵۲.....	۱۱-۹ خلاصه.....
۴۵۵.....	منابع.....

## پیشگفتار مؤلفین

براساس پیش‌بینی‌ها جمعیت دنیا تا سال ۲۰۲۵ به ۸ میلیارد نفر و تا سال ۲۰۵۰ به ۸٫۹ میلیارد نفر خواهد رسید. هر سال حدود ۸۰ میلیون نفر به جمعیت دنیا افزوده می‌شود و ۹۷٪ افزایش جمعیت در کشورهای در حال توسعه رخ می‌دهد. بنابراین تا سال ۲۰۲۵ نیاز به تولید غذا دوبرابر خواهد شد. این پدیده علاوه بر اعمال فشار به محیط زیست، امنیت غذایی کشورهای در حال توسعه از جمله ایران را بیشتر از سایر کشورها تحت تأثیر قرار خواهد داد. از طرفی، زمین‌های حاصلخیز و منابع آب شیرین موجود در سطح جهان و به خصوص ایران محدود می‌باشد و روزبه‌روز بشر برای تأمین محصولات کشاورزی به سمت بهره برداری از منابع آب و خاک نامرغوب و در معرض تنش‌های محیطی روی می‌آورد و این روند باعث کاهش عملکرد محصولات زراعی می‌گردد.

گیاهان دارای پتانسیل تولید بالایی هستند ولی تنش‌های محیطی (شوری، خشکی، گرما، سرما، باد، آلاینده‌های محیطی، تشعشع، غرقاب، کمبود عناصر غذایی، عناصر سنگین و عوامل تنش‌زای زنده) مهمترین عوامل کاهش دهنده عملکرد محصولات کشاورزی در سطح جهان هستند. در محیط فاقد تنش‌های محیطی، عملکردهای واقعی باید برابر با عملکردهای رکورد گیاهان می‌بود؛ درحالی‌که در بسیاری از گیاهان زراعی متوسط عملکرد واقعی گیاهان کمتر از ۲۰-۱۰ درصد عملکرد رکورد آنان است. تنش‌های غیرزنده، عوامل مهم کاهش عملکرد محصولات زراعی در سطح جهانی می‌باشند (۷۱٪).

در نقاط خاصی از کره زمین به دلیل موقعیت خاص جغرافیایی، عوامل تنش‌زا در تولید محصولات کشاورزی تأثیر منفی بیشتری دارند و کشاورزی در آن مناطق با تحمل هزینه بیشتر و بازده کمتر صورت می‌گیرد. ایران یکی از این کشورهاست که در اکثر نقاط آن تنش‌های مهم غیرزنده نظیر خشکی، شوری، دما، باد و تنش‌های زنده شامل قارچ‌ها، باکتری‌ها، ویروس‌ها و حشرات موجب کاهش عملکرد، از بین رفتن حاصلخیزی خاک و در مواردی عدم امکان تداوم کشاورزی گردیده است.

تنش‌های شوری، خشکی، گرما و سرما از گذشته‌های دور مورد توجه کشاورزان ایرانی بوده است و در ادبیات نیز استعاراتی با کمک آنها تصویر شده است (زمین شوره، سنبل بر نیارد) و توسط کشاورزان تمهیداتی نیز برای مقابله با این تنش‌ها اندیشیده شده که در نوع خود و در زمان و مکان موجود بسیار مؤثر بوده‌اند. ولی امروزه با توجه به ابداع روش‌های جدید در اصلاح نباتات و ژنتیک، همچنین پیشرفت علوم فیزیولوژی، بیوشیمی، فناوری زیستی و نیز ساخت ادوات و تجهیزات مدرن برای زهکشی و اصلاح خاک و آبشویی، باید این پیشرفت‌ها را در جهت کاهش اثرات منفی تنش‌های محیطی به کار برد.

برخلاف خسارات سنگینی که هر ساله بر اثر تنش‌های محیطی خصوصاً خشکی، گرما، سرما، باد و شوری متوجه تولیدات کشاورزی کشور می‌شود، سابقه تحقیقات در زمینه درک سازوکارهای حاکم بر رفتار گیاهان در

تنش‌های محیطی مختلف و سازوکارهای تحمل گیاهان در برابر این تنش‌ها طولانی نیست. در دهه گذشته بسیاری از پژوهشگران و دانشجویان خصوصاً دانشجویان تحصیلات تکمیلی، برنامه‌ریزان و کارشناسان دست‌اندرکار ترویج و بیمه محصولات کشاورزی علاقه فراوانی به درک سازوکارهای فیزیولوژیکی پاسخ گیاهان در تنش‌های محیطی از خود نشان داده و در حال حاضر نیز در بسیاری از دانشکده‌های کشاورزی کشور طرح‌های پژوهشی و پایان‌نامه تحصیلات تکمیلی در جنبه‌های مختلف تنش‌های محیطی و گیاهان مختلف در حال اجرا می‌باشد. همچنین در چند دهه اخیر شاهد توسعه چشمگیر دوره‌های تحصیلات تکمیلی در دانشکده‌های کشاورزی در مقاطع کارشناسی ارشد و دکتری در زراعت، اصلاح نباتات و بیوتکنولوژی و فیزیولوژی گیاهی بوده‌ایم که تقریباً در تمامی مقاطع تحصیلی مذکور درس یا دروسی در مورد اثر تنش‌های محیطی بر رشد گیاهان، اصلاح برای تنش‌های محیطی یا فیزیولوژی تنش‌های محیطی در گیاهان ارائه می‌گردد. حتی در برنامه جدید کارشناسی زراعت بسیاری از دانشگاهها درس "زراعت در شرایط تنش‌های محیطی" گنجانده شده است.

برخلاف گسترش آموزش عالی، منابع علمی روزآمد و مناسب در کشور در زمینه تنش‌های محیطی، به‌خصوص در چند سال اخیر، کمتر چاپ شده است. منابع موجود خارجی نیز ضمن ارزشمند بودن همیشه منطبق با شرایط و نیازمندی‌های موجود در کشور نمی‌باشد. از طرفی با توجه به پیشرفت‌های ارزشمند علمی در کشور فقط ترجمه کتب خارجی کافی نیست.

دلایل فوق و سابقه بیش از ده سال تدریس دروس فیزیولوژی تنش‌های محیطی، اثر تنش‌های محیطی بر رشد گیاهان و زراعت در شرایط تنش‌های محیطی، اینجانب و پنج نفر از همکارانم را بر آن داشت که اقدام به تهیه این کتاب نماییم. هر چند مدعی نیستیم که این کتاب جوابگوی تمامی نیازهای مرتبط با فیزیولوژی تنش‌های محیطی در گیاهان باشد ولی تلاش نموده‌ایم که علاوه بر مطالب روز و جدید مطرح در این عرصه، از نتایج چاپ‌شده تحقیقات پژوهشگران داخلی نیز استفاده نموده تا کارایی و تطابق مطالب کتاب بر شرایط محیطی کشورمان بیشتر باشد.

اعتقاد داریم که این کتاب منبع مناسبی برای دانشجویان تحصیلات تکمیلی زراعت، اصلاح نباتات، آگروکولوژی، فیزیولوژی گیاهی و بیوتکنولوژی و همچنین کتاب کمک‌درسی ارزشمندی برای دانشجویان کارشناسی زراعت و اصلاح نباتات و گیاه‌شناسی خواهد بود.

در پایان، ضمن اذعان به کاستی‌های فراوان کتاب در چاپ اول، از همکاران دانشگاهی و پژوهشگران و کارشناسان ارجمند خواهشمندیم پیشنهادات اصلاحی و نقاط ضعف این اثر را برای نگارندگان ارسال تا در چاپ‌های بعدی نسبت به رفع آن اقدام نماییم.

لازم می‌دانیم از انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد که کماکان بر انتشار کتاب‌های مرتبط با کشاورزی و علوم زیستی اهتمام ویژه می‌ورزند، سپاسگزاری نماییم. از سرکارخانم اشرف کافی که با حوصله و دقت، کتاب را مطالعه و اشکالات و ایرایشی آن را برطرف نموده‌اند قدردانی می‌نماییم.

مؤلفین — زمستان ۱۳۸۸

(Email: m.kafi@um.ac.ir)