

بِسْمِ اللَّهِ الرَّحْمَنِ الرَّحِيمِ



دانشگاه پیام نور

وزارت علوم، تحقیقات و فناوری

دانشگاه پیام نور

استان چهارمحال و بختیاری

گزارش نهایی طرح پژوهشی در قالب گرنت

عنوان طرح :

تغییر سیستم‌های دفاعی آنتی اکسیدان و برخی از گونه‌های اکسیژن فعال
(ROS) گونه‌های وحشی بادام (*Prunus L. spp.*) در اثر القای تنش سرما

مجری طرح :

شکیبا رجب پور

همکار طرح :

کریم سرخه

ماه و سال انتشار

اردیبهشت ۱۳۹۳



وزارت علوم ، تحقیقات و فناوری

دانشگاه پیام نور

استان چهارمحال و بختیاری

طرح پژوهشی در قالب گرنت

عنوان طرح: تغییر سیستم‌های دفاعی آنتی اکسیدان در برخی گونه‌های اکسیژن فعال (ROS) از گونه‌های وحشی بادام (*Prunus L. spp.*) در اثر القای تنش سرما

مجری طرح: شکيبا رجب پور (عضو هیأت علمی / دستیار علمی دانشگاه پیام نور مرکز / واحد فرخ شهر)

همکار طرح: کریم سرخه (دکتری اصلاح نباتات گرایش ژنتیک مولکولی دانشگاه شهید چمران اهواز)

تاریخ تصویب طرح:جلسه شورای پژوهشی استان اصفهان

بودجه طرح: (با عدد) ریال (با حروف) بیست میلیون ریال

زمان اجرا:ماه (شروع:خاتمه:)

ماه و سال انتشار

اردیبهشت ۱۳۹۳

صفحه فرم تاییدیه ناظر

عنوان فارسی

تغییر سیستم‌های دفاعی آنتی اکسیدان در برخی گونه‌های اکسیژن فعال (ROS) از گونه‌های وحشی بادام (*Prunus L. spp.*) در اثر القای تنش سرما

چکیده فارسی :

الف

گونه‌های وحشی بادام (*Punus spp.*) مقاومت بالایی به درجات حرارت پائین از خود نشان دادند که این امر ناشی از سیستم‌های دفاعی آنتی اکسیدان بوده، از این رو به عنوان منابع ژرم پلاسما قابل قبول جهت به‌نژادی پایه‌های درختان میوه به حساب می‌آیند. واکنش‌های آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی در برگ گونه‌های بادام اندازه‌گیری گردید. تفاوت در میزان فعالیت آنتی‌اکسیداتیو در بین گونه‌های وحشی بادام تحمل به سرما را در این قبیل گونه‌ها افزایش داده است از این رو می‌توانند جهت شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل در برنامه‌های به نژادی سودمند واقع گردند. آسکوربات یک عامل قوی و فعال جاروب نمودن گونه‌های اکسیژن فعال (ROS) می‌باشد که با H_2O_2 واکنش داده و در یک واکنش توسط APX و به طور غیرآنزیمی با $O_2^{\cdot-}$ ، $OH^{\cdot}$ و هیدروپرواکسیداز چربی تجزیه می‌گردد. α - توکوفرول یکی از خصوصیات گونه‌های متحمل به تنش بوده، به طوری که $O_2^{\cdot-}$ ، $OH^{\cdot}$ و بخشی از H_2O_2 و محدود نمودن پراکسیداسیون چربی از طریق کاهش رادیکال‌های پروکسیل چربی غیرفعال می‌نماید. همچنین در حفظ وضعیت احیاء مناسب در کلروپلاست و پایداری ساختار غشا از طریق اثرمتقابل با زنجیره آسیل چربی‌های غیراشباع، نقش حائز اهمیتی دارد. بنابراین می‌توان از خصوصیات آنتی‌اکسیدان‌های غیر آنزیمی جهت شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل به سرما در برنامه‌های به نژادی استفاده نمود

کلمات کلیدی : *Prunus spp.*؛ آنزیم‌های آنتی اکسیدان، گونه‌های اکسیژن فعال (ROS)، تنش سرما

Title:

Cold-induced changes in antioxidant defenses and reactive oxygen species in eight wild almond species in eight wild almond species

Abstract:

Wild almond species (*Prunus* spp.) demonstrate a greater resistance to low temperatures due to their antioxidant defenses and so represent valuable germplasm sources for rootstock breeding. Eight genotypes of wild almond were subjected to two different cold treatments. The enzymatic antioxidant responses in leaves were measured. The differences in antioxidative traits among the almond species support the hypothesis of their importance in cold tolerance and could provide an useful probe to identify tolerant genotypes in breeding programs. Ascorbate is a potent ROS scavenger that reacts with H₂O₂ in a reaction catalyzed by APX, and non-enzymatically with ¹O₂, O₂⁻, OH• and lipid hydroperoxides. The increase in α-toc content is characteristic of stress-tolerant species, as it deactivates ¹O₂, O₂⁻, OH• and partly H₂O₂, and limits lipid peroxidation by reducing lipid peroxy radicals, helping also to preserve an adequate redox state in chloroplasts and stabilizing membrane structures due to its interactions with polyunsaturated fatty acyl chains. Thus, the differences in non-Enzymatic antioxidative traits among the almond species support the hypothesis of their importance in cold tolerance and could provide a useful probe to identify tolerant genotypes in breeding programs.

Keywords: *Prunus* spp., antioxidant defenses, reactive oxygen species, cold stress

فهرست مطالب

عنوان	صفحه
چکیده فارسی	الف
چکیده انگلیسی	الف
فصل اول : مقدمه و کلیات طرح	۱۰
الف (خلاصه طرح	۱۰
ب) تعریف مساله	۲۳
ج) اهداف طرح	۲۳
د) مطالعات قبلی انجام شده	۲۴
ه) روش تحقیق	۴۱
فصل دوم : داده ها و نتایج تحقیق	۴۴
فصل سوم : بحث و مقایسه داده ها و نتایج	۴۸
فصل چهارم : نتیجه گیری و پیشنهاد	۵۲
منابع	۵۴
منابع فارسی	۵۴
منابع انگلیسی	۵۵

فصل اول :

مقدمه و کلیات طرح :

مقدمه و کلیات طرح

۱-۱- منشأ، تاریخچه و مورفولوژی بادام

ایران کشوری کوهستانی و نیمه خشک است که بیش از نیمی از مساحت آن را کوه‌ها و ارتفاعات تشکیل می‌دهد. طی سال‌های گذشته گونه‌های درختان میوه سازگاری خود را نسبت به این محیط نشان داده و انتخاب طبیعی صورت گرفته و هرکدام در خاستگاه طبیعی خود استقرار یافته‌اند. بادام از قدیم بومی این سرزمین بوده و باغداران با تجربه، با کاشت، داشت و برداشت این محصول آشنا شده‌اند و با شناخت ویژگی‌های این درخت از قبیل تحمل‌پذیری آن به تنش‌های محیطی (کم آبی)، مقاومت به خاک‌های آهکی (کلرور آهن) و زمین‌های سنگلاخی، کاشت آن را توسعه داده‌اند (سرخه، ۱۳۸۴؛ ایمانی و همکاران، ۱۳۸۵؛ سرخه، ۱۳۹۰؛ راتیگون و همکاران، ۱۹۸۶).

بادام با نام علمی *Prunus dulcis* (Mill.) D. A. Webb, Syn. *P. amygdalus* Rosaceae و از زیر خانواده Prunoidae می‌باشد. چون اکثر درختان بادام خودناسازگار هستند، بنابراین، نتاج آن‌ها بسیار غیریکنواخت بوده و طبقه‌بندی آن‌ها را مشکل نموده است (ایمانی، ۱۳۷۹). این گیاه دارای ۱۶ کروموزوم ($x=8$) و دیپلوئید می‌باشد ولی در بین هیبریدهای هلو و بادام ارقام تری‌پلوئید و تتراپلوئید نیز دیده می‌شود (سرخه، ۱۳۸۴؛ سرخه، ۱۳۹۰).

بادام دارای تنوع وسیعی از نظر شکل و فرم ریخت‌شناسی و جغرافیایی می‌باشد. فرم وحشی آن در سراسر جنوب غربی و مرکز آسیا در ایران، ترکیه، سوریه، روسیه، دشت‌های تیان‌شان و هندوکش و افغانستان

گسترش دارد. بیش از ۳۰ گونه وحشی آن توسط گیاه‌شناسان، شناسایی و توصیف شده است ولی به علت وجود طبقات جغرافیایی ممکن است در بین آنها زیرگونه‌ها و اکوتیپ‌هایی (Ecotypes) وجود داشته باشد (سرخه، ۱۳۸۴). از بین ۳۰ گونه بادام شناسایی شده تنها گونه *Prunus dulcis* L. از نظر تولید محصول تجارتي و اقتصادی دارای اهمیت می‌باشد؛ زیرا اکثر ارقام تجارتي بادام از این گونه مشتق شده‌اند. از سایر گونه‌ها بیشتر به عنوان درختچه یا درخت حفاظت کننده خاک، پایه، درختچه‌های زینتی و یا برای انتقال ژن‌های مقاومت در برنامه‌های اصلاحی استفاده می‌شود. در ارتباط با گونه‌های وحشی، تحقیقات اندکی انجام شده است ولی در مورد مسائل مختلف ارقام بادام تجارتي حاصل از گونه *Prunus dulcis* L. تحقیقات زیادی روی گرده‌افشانی، تولید ارقام مقاوم به سرمای بهاره، پایه، شناسایی ارقام محلی، تولید ارقام پوست نازک و غیره در کشورهای تولید کننده بادام، صورت گرفته است (ایمانی، ۱۳۷۹؛ سرخه، ۱۳۹۰).

کشت بادام در کلیه مناطق مستعدی که بین عرض‌های ۵۵-۳۰ درجه شمالی واقع شده‌اند، صورت می‌گیرد. سطح زیر کشت بادام در سال ۲۰۱۱ در ایران ۱۷۰۰۰۰ هکتار و عملکرد ۹۲۹۷ تن در هکتار گزارش شده است. از نظر صادرات بادام، کشور ایران از زمان‌های گذشته یکی از صادرکنندگان عمده‌ی این محصول در جهان محسوب می‌شده است. هم‌اکنون نیز هر ساله مقداری مغز بادام و بادام به خارج از کشور صادر می‌شود (مرکز آمار FAO، ۲۰۱۱).

بادام برای اولین بار حدود ۳۵۰ سال قبل از میلاد به یونان توسط اسکندر مقدونی معرفی شد و از طریق بازرگانان به کشورهای مدیترانه‌ای راه یافت (کستر و آسی، ۱۹۷۵؛ گراسلی و کروسا - راینلوند، ۱۹۸۰ و کستر و همکاران، ۱۹۹۱). اعراب، بادام را به شمال آفریقا و شبه جزیره الجزایر در طی قرن ششم و هفتم بعد از میلاد معرفی نمودند. معرفی بادام به آمریکا، استرالیا و آفریقای جنوبی بین سال‌های ۱۸۵۰ و ۱۹۰۰ صورت گرفته است (کستر و همکاران، ۱۹۹۱). توسعه و گسترش ژرمپلاسم بادام در کالیفرنیا به عنوان سلیکسیون تکمیلی با موادی گیاهی شروع شده که منشأ آن از خزانه ژنی اکوتیپ‌های بادام فرانسوی است و بعد از گزینش ارقام از این خزانه تکمیلی، صنعت بادام‌کاری کالیفرنیا بر اساس ارقام نان‌پاریل (Nonpareil)، تگزاس (Texas) و ارقام دیگر بنا گردید (کستر و همکاران، ۱۹۹۱).

امروزه کشت بادام در سه ناحیه دنیا: آسیا، کشورهای حاشیه حوزه دریای مدیترانه و کالیفرنیا متمرکز شده است. به مقدار کمی نیز در استرالیا، آفریقای جنوبی، آرژانتین و شیلی، بادام پرورش می‌یابد (کستر و همکاران، ۱۹۹۱).

در ابتدا بادام به روش بذر تکثیر می‌شد که هنوز هم در کشورهایی نظیر ایران، افغانستان و ترکیه مشاهده می‌شود و این عمل باعث تنوع ژنتیکی فراوان شده که در برنامه‌های اصلاحی امکان انتخاب ارقام برتر را فراهم آورده است (کستر و همکاران، ۱۹۹۱). هر ساله ارقامی از باغ‌های بذری انتخاب و جایگزین باغ‌های جدید می‌شوند (کستر و آسی، ۱۹۷۵؛ کستر و همکاران، ۱۹۹۱). اکثر ارقام عمده‌ی تجارتي در صنعت بادام‌کاری، تک درختان بذری بودند که به صورت تصادفی از خزانه ژنی محلی انتخاب شده‌اند (کستر و همکاران، ۱۹۹۱). الگوی تولید محصول و شیوه پرورش بادام در مناطق مختلف دنیا به سه صورت زیر دیده می‌شود:

- ۱) پرورش بادام عمدتاً از طریق تکثیر با بذر و بدون پیوند نهال‌های حاصل و مقداری از طریق پیوند ارقام انتخابی محلی بر روی پایه‌های بذری صورت می‌گیرد و این روش در کشورهای افغانستان،

بلغارستان، هند، عراق، ایران، مراکش، پاکستان، رومانی، سوریه، ترکیه و یوگسلاوی سابق متداول است.

۲) در پرورش بادام عمدتاً از ارقام حاصل از به‌نژادی و ارزیابی شده به طریق پیوند بر روی پایه‌های انتخابی، استفاده می‌کنند. اما اکثر ارقام مورد استفاده، ارقامی هستند که از نهال‌های بذری محلی به صورت تصادفی گزینش شده‌اند و این نوع روش نیز در کشورهایی نظیر یونان، استرالیا، فلسطین اشغالی، ایتالیا، اسپانیا، تونس و ایالات متحده یافت می‌گردد.

۳) در کشورهای فرانسه و روسیه صنعت بادام‌کاری عمدتاً بر روی ارقامی استوار است که از برنامه‌های به‌نژادی انتخاب و معرفی شده‌اند. ارقام گزینش شده قدیمی، فعلاً به عنوان ژرمپلاس در کلیکسیون‌ها وجود دارند که از آنها در برنامه‌های به‌نژادی استفاده می‌کنند (کستر و همکاران، ۱۹۹۱).

بادام از نظر مورفولوژی درختی است به ارتفاع ۵ تا ۱۲ متر که دارای ریشه مخروطی بوده و به طور عمیق در خاک رشد می‌نماید. تنه درخت غالباً مخروطی بوده و رنگ پوست آن بر حسب سن فرق می‌کند. در نهال‌های جوان به رنگ سبز مایل به زرد تا خاکستری دیده می‌شود و در درختان کهن، پوست ضخیم و به رنگ سیاه دارای بریدگی‌هایی می‌باشد. چوب آن سخت و سنگین است (کستر و آسی، ۱۹۷۵).

برگ‌های بادام ساده، منفرد، باریک، نوک تیز، متناوب سبز روشن و خزان‌دار است (کستر و همکاران، ۱۹۹۱). جوانه‌های بادام شبیه به جوانه‌های درخت هلو است و مانند اغلب نباتات هسته‌دار دارای دو نوع جوانه است که قابل تبدیل به هم نیستند: یکی جوانه‌های گل‌دار و دیگری شاخه‌زا. هر جوانه گل در بادام اغلب منفرد است (یک گل از یک جوانه حاصل می‌شود)، گاهی جوانه با گل دوتایی (Twin bud) یعنی دو گل از یک جوانه حاصل شده و هر کدام در نوک یک دم‌گل قرار می‌گیرند و جوانه با گل مضاعف (Coupled bud) یعنی دو گل از یک جوانه حاصل شده و دارای دم‌گل مشترک می‌باشد، مشاهده می‌شود (برناد، ۱۹۴۹).

گل‌های بادام کامل بوده و دارای ۵ کاسبرگ و ۵ گل‌برگ می‌باشد اما گاهی تعداد کاسبرگ‌ها بین ۴ تا ۱۵ عدد گزارش شده است. اندازه گل فنوتیپ‌های بادام از نظر گل‌برگ از کوچک تا بزرگ متفاوت است و در نتیجه، قطر جام گل از ۲/۷۵ تا ۶/۰۴ سانتی‌متر متغیر است و به طور متداول به ۳/۵ تا ۵ سانتی‌متر است. اندازه گل‌برگ با اندازه میوه همبستگی مثبت دارد بنابراین، ارقامی که میوه بزرگ دارند پهنای گل‌برگ آنها به ۱۸ میلی‌متر می‌رسد ولی ارقامی که میوه ریز دارند پهنای گل‌برگ آنها حدود ۱۰ میلی‌متر است.

پرچم‌ها عمدتاً در سه ردیف به صورت ۱۰ تایی تولید می‌شوند اما تعدادشان در ارقام مختلف از ۲۰ (رقم Cristomorto) تا ۴۰ تا بیشتر (رقم Barte) متغیر است (وینبائوم، ۱۹۸۵) و باز شدن بساک پرچم‌ها به طرف داخل (Introse) می‌باشد.

دامنه طول مادگی گل بادام از ۱۰ تا ۲۰ میلی‌متر متفاوت می‌باشد. بسیاری از ارقام بادام فقط یک مادگی یک برچهای با دو تخمک دارند که در اکثر موارد یکی از آنها سقط شده و در نتیجه، یک مغز در داخل درون‌بر بوجود می‌آید. اصطلاح دوقلو یا مغز مضاعف در مواردی بکار می‌رود که هر دو تخمک تلقیح شده و سقط نشود. این صفت در بادام اغلب تحت تاثیر عوامل ژنتیکی بوده، اگرچه عوامل محیطی نیز تا حدودی

مؤثرند. پهنای مادگی اغلب به عنوان شاخص در تعیین گل‌های عقیم یا بارور به کار می‌رود که نشان دهنده وجود و یا عدم حضور تخمک‌های نمو یافته کامل می‌باشد (سوسیای کمپانی، ۱۹۸۳).

نوع میوه بادام شفت بوده و از سه قسمت تشکیل شده است: ۱- برون‌بر یا پوست خارجی (Epicarpe) که غالباً سبزرنگ مخملی و دارای مقداری کرک است؛ ۲- میان‌بر (Mesocarp) با برون‌بر پوست سبز میوه (Hull) را تشکیل می‌دهد که کم‌گوشت و نسبتاً سفت است ولی در هنگام رسیدن میوه با از دست دادن آب خود، خشک و چرمی، از هسته جدا شده و می‌ریزد؛ ۳- درون‌بر (Endocarp= Shell) پوست سخت بادام می‌باشد که دانه یا مغز را احاطه نموده است. درجه سختی پوست در انواع مختلف بادام از خیلی سخت تا نازک و نرم متغیر است. سطح خارجی آن دارای حفره‌هایی است که ابعاد آنها متفاوت و وسیله تشخیص خوبی برای ارقام مختلف می‌باشد.

پوست مغز (Kernel) به رنگ قهوه‌ای روشن تا تیره، نازک، کم و بیش پوشیده از کرک است و وسیله ارتباط بین دانه و سایر قسمت‌های میوه جهت رسانیدن آب و مواد غذایی است، در میوه تازه، غشاء دانه به آسانی جدا شده و در میوه خشک، به کمک آب گرم جدا می‌گردد (ایمانی، ۱۳۸۵؛ ایمانی، ۱۳۷۹).

در مقطع دانه نیز قسمت‌های زیر مشاهده می‌شود: طبقه بیرونی؛ این طبقه شامل سه طبقه سلول اسکالروزی است که گاهی این سلول‌ها چوب پنبه‌ای می‌شود. سلول‌های آن نامساوی و با دیواره ضخیم و منقوط می‌باشند. در اثر رنگ‌آمیزی با فلوروگلو سین اسیدی به رنگ قرمز در می‌آید و با کلروید زرد رنگ می‌شود و به تمامی آزمایشات اختصاصی تانن جواب می‌دهد؛ طبقه میانی از سلول‌های پارانشیمی ضخیم که دستجات چوب و آبکش را احاطه کرده است و دارای بلورهای اکسالات می‌باشد. در بادام تلخ، آمیگدالین در این سلول‌ها ذخیره می‌گردد. آخرین لایه داخلی آن از سلول‌های مستطیلی و مسطح تشکیل شده است؛ طبقه نازک و روشن هیالین، باقیمانده آلبومین است (ایمانی، ۱۳۷۹).

لپه‌ها که از سلول‌های چندضلعی تشکیل شده است و دارای جدار نازک و محتوای دانه‌های آلورن است که به صورت قطرات روغن دیده می‌شود. آوندهای چوب و آبکش در لپه‌ها در جهت طولی و در امتداد خط مستقیمی نزدیک سطح مسطح آن قرار گرفته‌اند و توسط سلول‌های عریض چندضلعی احاطه شده‌اند. در همین قسمت دیاستاز بادام تلخ (امولسین) وجود دارد (جوادی، ۱۳۴۴؛ ایمانی، ۱۳۸۵).

۱-۲- فرضیه‌های موجود در مورد منشأ بادام زراعی

در مورد منشأ بادام‌های زراعی فرضیه‌های متعددی وجود دارد. دانشمندان روسی بر این عقیده‌اند که بادام زراعی در اثر گزینش از میان گونه‌های بادام ظاهر و به عنوان *Prunus communis* نامگذاری شده است و دارای دو توده‌ی شناخته شده می‌باشد (واویلوف، ۱۹۳۰ و دنیسوف، ۱۹۸۸).

یک توده‌ی آن در دامنه‌ی کوه‌های کپه‌داق در آسیای مرکزی و در نواحی بین ایران و ترکمنستان و تاجیکستان پراکنده و توده‌ی بعدی آن در دامنه‌های کوه‌های تیان‌شیان بین مغولستان و ازبکستان قرار دارد. این گونه به شرایط زمستان‌های ملایم و تابستان‌های گرم و خشک سازگاری یافته و دارای ویژگی‌هایی نظیر نیاز سرمایی پائین، زودگل‌دهنده، رشد سریع شاخه‌ها در اوایل رشد، سیستم ریشه‌ای عمیق و مقاومت بالا به

گرما و خشکی تابستان می‌باشد. در واقع از نظر خصوصیات، مشابه بادام‌های زراعی امروزی است. بروویز (۱۹۶۹)، پیشنهاد نمود که *P. communis* در حالت وحشی ممکن است از طریق ایران، قفقاز و جنوب ترکیه به سوریه، لبنان و اردن راه یافته باشد. حذف بادام‌های تلخ ناشی از گزینش بشر می‌باشد که در این روند، ارقام مغز شیرین گزینش شده و ارقام وحشی مغز تلخ حذف گردیده است.

فرضیه بعدی این است که *P. communis* از طریق تلاقی میان *P. fenzliana*, *P. buchariaca* و احتمالاً گونه‌های دیگر بوجود آمده است. این بدان معنی است که بادام زراعی از طریق دخالت‌های بشر بوجود آمده و یک گونه‌ی طبیعی نمی‌باشد (اروین اوف، ۱۹۵۲).

گراسلی (۱۹۷۶)، گزارش نمود که *P. kuramica* خاص نواحی افغانستان و پاکستان است و خیلی شبیه بادام‌های زراعی بوده و خیلی خشکی‌زی است، درحالی که *P. dulcis* در مقایسه با آن یک گونه‌ی مزوفیتیک (رطوبت دوست) است.

گونه‌های مختلف بادام به ویژه آنهایی که از نظر گیاه‌شناسی در یک بخش قرار دارند، به آسانی همدیگر را تلقیح می‌کنند. تلاقی طبیعی بین بادام‌های زراعی و گونه‌های وحشی به آسانی صورت می‌گیرد (دینیسوف، ۱۹۸۸ و گراسلی، ۱۹۷۶). تلاقی بین گونه‌ای و تبادل ژن‌ها ممکن است در جاهایی که این گونه‌ها در کنار هم رشد می‌کنند، صورت بگیرد.

مراکز اولیه منشأ بادام را می‌توان در تمدن‌های قدیمی و مسیر بازرگانی اولیه (مثل جاده ابریشم) جستجو نمود (واویلوف، ۱۹۳۰). بذور بادام به عنوان منبع غذایی می‌تواند فراوری، انبار و به مکان‌های دور حمل شود. بادام به همراه محصولات نظیر انگور، زیتون و انجیر در جریان تمدن‌های اولیه در سرتاسر آسیای مرکزی و جنوب غربی آن توزیع و پخش گردیده است (زوهاری واسپیژل‌روی، ۱۹۷۵).

۱-۳- تکامل و پراکنش بادام‌های اهلی و نیمه وحشی

پراکنش بادام‌های اهلی و نیمه وحشی را می‌توان به سه مرحله تقسیم نمود (کستروهمکاران، ۱۹۹۶): مرحله‌ی آسیائی، مرحله‌ی مدیترانه‌ای و مرحله‌ی کالیفرنئی (منطقه‌ی عمده پرورش بادام).

۱-۳-۱- مرحله‌ی تکامل آسیائی

مرحله‌ی تکامل و پراکنش بادام آسیائی را می‌توان به اهلی شدن اولیه و گسترش آن به سرتاسر نواحی مرکزی و جنوب غربی آسیا دانست. این نواحی شامل ایران (گریگوریان، ۱۹۷۶)، سوریه، استان سینگ یانگ چین (کستر و همکاران، ۱۹۹۱)، شمال غربی هندوستان (سینگ، ۱۹۷۷)، شمال پاکستان، ترکیه و قسمت‌های جنوبی تا نواحی بیابانی و مناطق کوهستانی فلسطین اشغالی (سپاژیل و وینبائوم، ۱۹۸۳) می‌باشد. بادام در ادبیات عبری ۲۰۰۰ سال قبل از میلاد ذکر شده است. امروزه کشت و پرورش بادام در بسیاری از نواحی آسیائی به همان فرم می‌باشد که هزاران سال قبل بوده است.

۱-۳-۲- مرحله‌ی تکامل مدیترانه‌ای

مرحله‌ی تکامل و پرورش بادام در نواحی مدیترانه‌ای را ظاهراً می‌توان به دو مرحله تقسیم بندی نمود: مرحله‌ی نخست، در این مرحله بادام به یونان (حدود ۲۰۰ تا ۳۰۰ سال قبل از میلاد) معرفی شد (استالیندیس، ۱۹۷۷) و بعداً بتدریج به تمام قسمت‌های نواحی مدیترانه‌ای از جمله ایتالیا، جنوب فرانسه، اسپانیا، پرتغال، شمال آفریقا و جزایر مادیرا راه یافته است. معرفی اولیه‌ی بادام به نواحی مدیترانه‌ای از طریق اهالی فنیقیه آسیای صغیر (تجارت اقیانوسی) یا از طریق یونانی‌های مهاجر به سیسیل و جاهای دیگر صورت گرفته است. بادام در نواحی مدیترانه‌ای قدمت ۲۰۰۰ ساله دارد که در طی آن اکوتیپ‌های بذری مشخص و ارقام محلی تکامل یافته است (گراسلی، ۱۹۷۶).

در مرحله‌ی بعدی در حدود ۵۰۰ تا ۶۰۰ سال بعد از میلاد توسط اعراب به شمال آفریقا نظیر تونس و مراکش وارد و سپس به اسپانیا و پرتغال راه یافت. به نظر می‌رسد یکی از مسیرهای قدیمی کاروان که از میان مرکز آفریقا و از طریق تیمبوکتا گذشته و به جنوب شرقی مراکش ختم می‌شود، مسیر دیگری برای بادام به آفریقا باشد.

۱-۳-۳- مرحله‌ی تکامل کالیفرنایی

مرحله‌ی تکامل و گسترش بادام در کالیفرنیا را می‌توان به عنوان مرحله‌ی تکامل کالیفرنایی نامید، که از سال ۱۸۵۰ شروع و تا به امروز ادامه دارد. شروع صنعت بادام‌کاری در کالیفرنیا به پیروی از سیستم کشت مدیترانه‌ای و با استفاده از ارقام محدود فرانسوی گزارش شده است. این نوع الگوی سیستم کشت (کشت سنتی) که در سایر کشورهای دنیا نیز مورد استفاده قرار می‌گیرد، در کالیفرنیا موفق نبود. امروزه عوامل عمده‌ی موفقیت صنعت بادام‌کاری کالیفرنیا را موارد زیر ذکر می‌کنند:

گزینش ارقام ویژه و تکثیر آنها از طریق غیرجنسی و انتخاب پایه‌های سازگار به شرایط محیطی.

استاندارد کردن بازار بر اساس ارقام (گزینش ارقام بازار پسند).

انتخاب و بهینه کردن محل پرورش بادام.

توسعه و استفاده از تکنیک‌های جدید کشت و مدیریتی.

اثر عوامل فوق‌الذکر را می‌توان در به حداکثر رساندن عملکرد و ترغیب توسعه تکنیک‌های مدرن بازاریابی و صنعتی ملاحظه نمود (کستر و همکاران، ۱۹۹۱).

۱-۴- خانواده روزاسه (Rosaceae) و موقعیت بادام در آن

خانواده روزاسه یکی از مهمترین خانواده‌های گیاهان دولپه جدا گل‌برگ می‌باشد که اغلب درختان مناطق معتدله به آن تعلق دارند و دارای پنج زیر تیره؛ روزوئیده (Rosoideae)، پوتنتیلوئیده

(Potentilloideae)، اسپروئیده (Spirioideae)، پوموئیده (Pomoideae) و پروئوئیده (Prunoideae) می‌باشد و اغلب درختان میوه مناطق معتدله در دو زیر تیره پوموئیده و پروئوئیده تعلق دارند. زیرتیره پروئوئیده شامل گونه‌های جنس پرئونوس (*Prunus*) بوده که تعداد کروموزوم‌های هاپلوئید آنها $x=8$ می‌باشد. گونه بادام نیز مانند سایر درختان میوه هسته‌دار (Stone fruit) به جنس *Prunus* تعلق دارد.

۱-۵- طبقه‌بندی و پراکنش بادام

بادام برای اولین بار توسط لینه تحت عنوان *Amygdalus communis* L. نامگذاری شده است (کستر و همکاران، ۱۹۹۱). علاوه بر آن، گونه‌های بادام در منابع گیاه‌شناسی توسط گراسلی (۱۹۷۶) و اورینوف (۱۹۵۲) شرح داده شده است. این گونه‌ها صفات مورفولوژی و فیزیولوژی متنوع را نشان می‌دهند که در دره‌ها و کوه‌های مرکزی و جنوب آسیا پراکنده هستند و از این مناطق به جنوب غربی اروپا گسترش یافته‌اند. برخی دانشمندان از جمله ریکتر (۱۹۷۲)، سرافیمو (۱۹۷۱) و گراسلی (۱۹۷۶)، گونه‌های متنوع بادام را از *Prunus* به زیر جنس‌های *Amygdalus* طبقه‌بندی نموده‌اند.

نخست جنس *Prunus* به بادام‌های شیرین *Prunus dulcis* نامگذاری گردید و این گونه در سال ۱۸۰۱ توسط بتج (Batch) تحت عنوان *Prunus amygdalus* نامیده شده است که تحت عنوان آجیل یونانی (Greek nut) نامیده می‌شد. بعدها این گونه به عنوان *Prunus communis* نامگذاری گردید. و بالاخره در سال‌های ۱۹۰۴ و ۱۹۴۹ نام علمی بادام را تحت عنوان *Prunus amygdalus* Batch برای آن قبول کردند. بطوری که در سال ۱۹۶۴ اتحادیه کنگره بین المللی گیاه‌شناسی بادام شیرین زراعی تحت عنوان *Prunus dulcis* (Miller) D. A. Webb نامیدند که مترادف با نام علمی و *Prunus communis* L. می‌باشد (کستر و همکاران، ۱۹۹۱). گزارش شده است که بادام و هلو از یک گونه قدیمی منشأ یافته‌اند که بعدها در اثر تکامل در کوه‌های آسیای مرکزی از همدیگر جدا شده‌اند. بادام از مناطق کوهستانی، بیابانی و دامنه‌های خشک و تا غرب، جنوب و جنوب غربی چین تکامل و گسترش یافته است. درحالی که هلو از مناطق نسبتاً مرطوب و عرض جغرافیایی پائین به تکامل رسیده و تا آن سوی شرق چین گسترش یافته است. از طرفی دیگر، گونه بادام مثل هلو دارای میوه شفت است ولی میوه بادام از نظر ساختمانی و فیزیولوژی رشد و نمو با میوه هلو دارای فرق اساسی می‌باشد. در بادام میان‌بر میوه و پوست سبز در موقع رسیدن میوه نرم نمی‌شود. نهایتاً مزوکارپ، آب خود را از دست داده و به صورت چرم مانند در می‌آید. در موقع تشکیل لایه جداگر در دُم میوه از قسمت محل اتصال دُم میوه میان‌بر شکاف برمی‌دارد (گردزیل، ۱۹۹۷).

۱-۵-۱- طبقه‌بندی گونه‌های وحشی بادام دنیا

گونه‌های وحشی خویشاوند توسط گراسلی (۱۹۷۶) و دنیزوف (۱۹۸۸) به پنج بخش رده‌بندی گیاهی طبقه‌بندی شده است:

Euamygdalus Spach ۱-۱-۵-۱- بخش

این بخش شامل گونه‌های اجدادی بادام زراعی فعلی می‌باشد. گونه‌های موجود در این بخش، متنوع ولی خیلی مشابه به همدیگر بوده و با یکدیگر به طور آزادانه تلاقی می‌یابند. اما دارای پراکنش جغرافیایی متفاوت هستند.

Prunus bucharica ۱-۱-۱-۵-۱

این گونه از نظر جغرافیایی در جلگه‌های جنوب شرقی شوروی سابق (ازبکستان تا تاجیکستان)، دامنه‌های پایین شمال هندوکوش و کوه‌های پامیر (از ارتفاع ۹۰۰ تا ۱۵۰۰ متر) و در افغانستان پراکنش دارند. گونه *bucharica* طبق گزارش دنیزوف (۱۹۸۸) حدود بیش از ۴۰۰۰ هکتار زمین را پوشش داشته است. درختان متوسط اندازه با برگ‌های مشخص و تا حدودی گرد و با دم‌برگ طویل، تا حدودی مشابه زردآلو است. این گونه زود برگ‌ده است و دارای شاخه‌های نسبتاً سفت با جوانه‌هایی که دارای نیاز سرمایی بیشتری هستند. میوه‌ها در خرداد ماه می‌رسند و دارای پوست صاف، خال‌دار و پوست چوبی سفت بوده ولی تا حدودی نازک و مغز میوه شیرین می‌باشد.

Prunus communis ۲-۱-۱-۵-۱

مناطق پراکنش این گونه ترکمنستان (در ارتفاعات ۸۰۰ تا ۱۷۰۰ متر به ویژه در دامنه‌های جنوب غربی و دره‌های عمیق کوه‌های کپه داغ (Kept dagh) که خشک و تا حدودی بدون بارش برف می‌باشد، یافت می‌شوند و ازبکستان (دامنه‌های غربی کوه‌های تیان‌شان) می‌باشد و در منطقه دوّم، بادام همراه با جنگل‌هایی از سوزنی برگان یافت می‌شود. مشخصات ارقام این گونه به شدت متنوع می‌باشد. به طوری که اندازه طول میوه در انتخاب‌هایی از مناطق قفقاز ۲۱ تا ۴۱ میلی‌متر و دامنه وزن میوه از ۱/۵ تا ۴/۷ گرم متغیر می‌باشد. انواع با میوه‌های پوست چوبی از سفت (۵۰٪ سنگی)، استاندارد (۳۰٪)، نرم (۱۵٪) تا کاغذی (۵٪) متفاوت گزارش شده است. دانشمندان روس گزارش نموده‌اند که درختان موجود در این گونه بالاترین مقامت را به خشکی دارند ولی زودگل و برگ‌دهی را به خاطر واکنش خیلی سریع‌شان به درجه حرارت در فصل بهار از خود نشان می‌دهند. درصد درختان میوه با میوه‌های شیرین از ۵-۱٪ در منطقه اول (ترکمنستان) تا ۵۰-۴۰٪ در منطقه دوّم (ازبکستان) متغیر است (کستر و همکاران، ۱۹۹۱).

Prunus fenziana ۳-۱-۱-۵-۱

این گونه عمدتاً در کوه‌های قفقاز در شمال غربی ترکیه و ارمنستان پراکنده است، گیاهان این گونه درختچه‌ای بوده و ارتفاع گیاهان تا ۳ متر دیده می‌شود. میوه کوچک، پهن و سنگی بوده و سطح پوست چوبی میوه دارای سوراخ‌های سطحی و با مغزهای تلخ هستند.

۵-۱-۱-۴-۱ *Prunus kuramica korechinsky*

این گونه به طور گسترده در دامنه‌های زاگرس، اطراف دره‌ها در افغانستان تا غرب پاکستان، و بر روی صخره‌ها با حداقل رطوبت، رشد می‌کند. اندازه درخت متوسط تا بزرگ مشابه به بادام زراعی است. درختان جوان مرحله نونهالی مشخصی را دارند. میوه، سخت بوده و دارای شیارهای عمیق می‌باشد. در درختان این گونه هر دو نوع میوه با مغز شیرین و یا تلخ با پوست سخت و یا کاغذی مشاهده شده است (سرخه، ۱۳۹۰).

۵-۱-۱-۵-۱-۵-۱ گونه‌های متفرقه

این گونه‌ها شامل *Prunus korschinskii* Mazz, *Prunus argentea*, *Prunus orientalis* Mill. و *Prunus koteschgi* (Biossier and Hohen) می‌باشند که در واقع همان گونه *Prunus orientalis* یا گونه‌های خویشاوند است که در کشورهای سوریه، ترکیه، عراق و ایران یافت می‌شود. گیاهان این گروه درختچه‌هایی با ارتفاع حدود ۳ متر و با برگ‌های کوچک تا متوسط و اغلب کرک‌دار می‌باشد. میوه‌های کوچک، سنگی و سطح آنها شیار دار است. گل منفرد یا به ندرت دوتایی می‌باشد. دم‌گل کوتاه و کرک‌دار، کاسبرگ کشیده با نوک گرد و حاشیه‌ای کرک‌دار. گل‌برگ صورتی، واژه تخم مرغی، میوه تخم مرغی کمی پخ به طول ۲ و عرض ۱۲ میلی‌متر پوشیده از کرک‌های سفید نمدی که ممکن است کم کم بدون کرک شود. هسته کمی کوچک‌تر از میوه و دارای شیارهای بسیار کم عمق و شبکه مانند می‌باشد. فصل گلدهی آن اوایل بهار و در ایران پراکندگی وسیعی دارد.

۵-۱-۱-۵-۱-۶-۱ *Prunus tangutica*

این گونه در سال ۱۹۰۰ از چین جمع‌آوری شده و سپس به اروپا و آمریکا معرفی شد. گیاهان این گونه به صورت درختچه‌های کوچک با خارهای زیاد و برگ‌های کوچک هستند و همچنین دیرگل و کم بارده می‌باشند و اغلب با گرده سایر گونه‌های بادام تولید بذور می‌کند.

۵-۱-۱-۵-۱-۷-۱ *Prunus webbii* (Spach) Vieh

این گونه بومی اروپا است که از غرب ترکیه تا شبه جزیره بالکان شامل یونان، بلغارستان و یوگسلاوی توسط ولاسیک (۱۹۷۷) گزارش شده است. گیاهان این گونه در مناطق کوهستانی غیرزراعی همچنین در کنار جاده‌ها یافت می‌شود و اغلب به عنوان بادشکن در اطراف مزرعه کاشته می‌شود. هیبریداسیون این گونه با گونه‌های وحشی و ارقام زراعی بادام به آسانی صورت می‌گیرد. وجود این گونه توسط رینا و همکاران (۱۹۸۵) در ایتالیا نیز گزارش شده است (کستر و همکاران، ۱۹۹۱). مناطق رویشی این گونه در دنیا بویژه در قسمت‌های شمالی اروپا به وفور یافت می‌شود. در یوگسلاوی نیز توسط ولاسیک (۱۹۷۷) گزارش شده است و دورگ‌های بین گونه‌ای جهت استفاده به عنوان پایه، بدست آورده است.

گیاهان این گونه درختچه‌های کوچک خیلی خاردار (Thorny) با برگ‌های کوچک می‌باشند. گل‌ها به صورت متراکم و روی سیخک‌های (اسپارهای) کوچک تولید می‌شود. درختان دیرگل بوده و شاخه‌های خیلی سخت تولید می‌کند، میوه‌های کوچک، سنگی با مغزهای تلخ هستند. برخی درختان این گونه خودبارور می‌باشند.

Prunus zabulica Serafimov -۸-۱-۱-۵-۱

این گونه دارای پراکنش کم می‌باشد و به وسیله سرافیمو (۱۹۷۱) شناسایی شده و دوباره از مناطق افغانستان نیز گزارش شده است (کستر و آسی، ۱۹۷۵). درختان این گونه دارای رشد مستقیم با ارتفاع ۲/۳ متر با برگ‌های گرد و گلابی مانند می‌باشند. میوه‌ها تقریباً گرد، گوشتی و تا حدودی شبیه میوه زردآلو بوده و در موقع رسیدن قرمز رنگ است. میوه‌ها صاف و مغز میوه کمی تلخ است.

Spartioides بخش -۲-۱-۵-۱

این بخش مخلوطی از گونه‌هایی است که مورفولوژی مشابهی را نشان داده و به شرایط خشکی، سازگاری داشته و اغلب در دره‌ها و مناطق پست بیابانی یافت می‌شوند.

Prunus scoparia Spach -۱-۲-۱-۵-۱

این گونه در شرایط خشک و دره‌ای و مناطق پست بیابانی به ویژه در ایران و شمال غربی افغانستان سازگار و پراکنده هستند. گیاهان این گونه ۳ تا ۴ متر رشد نموده و شاخه‌ها در روی درخت به صورت زاویه‌دار، مستقیم، استوانه‌ای و غیره یافت می‌شود. برگ‌ها کوچک و سبز روشن بوده و روی شاخه‌هایی قرار دارند که زود هنگام (اوایل تابستان) ریزش می‌کنند. میوه‌ها کوچک و صاف بوده و دارای مزوکارپ (میان‌بر) گوشتی ولی نازک است که در خرداد ماه، شکاف برمی‌دارد. پوست چوبی میوه نازک، صاف و خیلی سخت است. مغز میوه کوچک، قهوه‌ای مایل به سیاه، صاف و تلخ است (ایمانی، ۱۳۷۹؛ سرخه، ۱۳۹۰).

Prunus spartioides Spach -۲-۲-۱-۵-۱

این گونه در ایران بویژه در قسمت‌های مرکزی و جنوب ارمنستان یافت می‌شود. گیاهان این گونه درختچه‌ای به طول ۱-۲ متر با شاخه‌های زاویه‌دار و برگ‌های مضرس می‌باشند. رئوس این شاخه‌ها بدون تیغ بوده و میوه‌ها تقریباً بدون کرک و بیضی کشیده است.

Prunus arabica Olivier - ۳-۲-۱-۵-۱

این گونه در عربستان سعودی، عراق، سوریه و ترکیه یافت می‌شود که مشخصات مشابه با گونه *scoparia* را دارد.

Prunus glauca Browicz - ۴-۲-۱-۵-۱

این گونه از نظر مورفولوژی مشابه *Prunus arabica* است اما دارای برگ سبز می‌باشد.

Lycioides Spach - ۳-۱-۵-۱

این گروه در ایران، افغانستان، عراق و ارمنستان و تاجیکستان یافت می‌شود. این گروه تحت نام‌های متفاوت به وسیله گیاه‌شناسان مختلف، که تمام گونه‌ها یا برخی از آنها به طور کامل جزئی خشک‌زی هستند، نام‌گذاری شده است.

Prunus spinosissima Franchet - ۱-۳-۱-۵-۱

این گونه در شمال غربی کشور ایران، ترکمنستان، تاجیکستان، شمال افغانستان اغلب روی صخره‌ها و در ارتفاعات ۱۰۰ تا ۸۰۰ متری پراکنده هستند. *Prunus turcomanica* linez همانند گونه فوق‌الذکر است ولی در ارتفاعات کم، رشد می‌کند. گیاهان گونه *spinosissima* درختچه پرشاخه، تیغ‌دار، به رنگ سفید خاکستری با برگ‌های باریک، دم‌برگ کوتاه، سطح فوقانی برگ‌ها بدون کرک و پشت برگ‌ها کرک‌دار می‌باشد.

Prunus brabuioa - ۲-۳-۱-۵-۱ (ایران، افغانستان)، **Prunus eburnean** (بومی ایران، افغانستان)، **Prunus erioclada** (ایران، افغانستان)، **Prunus lycioides** (ایران)

گیاهان این سری، درختچه‌ای (۱/۵-۱ متر ارتفاع)، خیلی خاردار، سازگار به شرایط فوق‌العاده خشکی هستند. برگ‌ها کوچک، کمی کرک‌دار و میوه تقریباً در موقع رسیدن قرمز رنگ بوده و در خرداد ماه می‌رسند. مغز میوه قهوه‌ای روشن، خیلی کوچک، نقطه‌دار و موج‌دار است. پوست چوبی از صاف تا شیارهای سطحی و عمیق متغیر است.

Chameamygdalus - ۴-۱-۵-۱

این گروه شامل گونه‌هایی است که دارای تفرق ژنتیکی بوده و به سختی با گونه‌های زراعی تلاقی می‌یابند و در قسمت‌های مختلف شوروی سابق پراکنده هستند.

Prunus nana Stock -۱-۴-۱-۵-۱

این گونه به عنوان گیاه زینتی تا زراعی کاربرد دارد. گیاهان این گونه درختی کوچک به ارتفاع ۱-۱/۵ متر، پاکوتاه و متراکم و بدون خار با برگ‌های کشیده و با میوه‌های پهن غیرمتمقارن، خیلی تلخ و دارای اشکال مختلف و پوست سخت است.

Prunus ledeboariana Grasselly -۲-۴-۱-۵-۱

این گونه در جنوب غربی کوه‌های آلپ و تبت از ارتفاعات ۶۰۰ تا ۱۲۰۰ متر پراکنده بوده و میوه و برگ‌ها در این گونه درشت است.

Prunus petunnikoui Litw -۳-۴-۱-۵-۱

محل رویش این گونه در ارتفاعات ۱۲۰۰ تا ۲۰۰۰ متر کوه تیان‌شان می‌باشد.

Prunus georgica Dest. -۴-۴-۱-۵-۱

ارتفاع درختان در این گونه در حدود یک متر است. برگ‌ها نیزه‌ای، گل‌ها درشت، میوه پهن و بزرگ است و محل رویش این گونه کوه‌های جورجیا و ترانسکوکسیا می‌باشد.

Leptopus Spach -۵-۱-۵-۱

گونه‌های موجود در این گروه شامل *Prunus pedunculara* Pall و *Prunus mongolica* می‌باشند. این گونه‌ها از شوروی و چین نیز گزارش شده‌اند (کستر و همکاران، ۱۹۹۱). درختان این گروه فوق‌العاده مقاوم به سرمای زمستانه بوده و به عنوان پایه برای بادام در شمال غربی چین مورد آزمایش قرار دارند.

۱-۵-۲- گونه‌های وحشی بادام در ایران

بادام یکی از قدیمی‌ترین درختانی است که در کشور ایران مورد استفاده قرار گرفته است. قریب ۱۹ گونه بادام شناخته شده است که در نقاط سردسیری و نیمه سردسیری ایران پراکنده هستند. مشخصات بادام‌های وحشی ایران به نام‌های بادام، بادامچه، بادامک، خورک و ارژن نامیده که توسط محققان ایرانی و خارجی شناسایی شده‌اند.

۱-۶- موارد استفاده و ارزش غذایی بادام

از بادام به صورت‌های مختلف بر حسب نوع بادام استفاده می‌شود. بیشترین مصرف بادام به صورت آجیل است. علاوه بر این، در شیرینی‌پزی و شکلات‌سازی و همچنین به صورت سرخ، یا پخته و سفید شده مورد استفاده قرار می‌گیرد. برخی از کشورها از جمله کشورهای مدیترانه‌ای و آسیایی میوه آن را به صورت نارس (چغاله) مصرف می‌کنند (ایمانی، ۱۳۷۹).

روغن بادام نه تنها در ساخت کرم‌های آرایشی و شوینده‌ها به کار می‌رود، بلکه در صنایع صابون و عطرسازی نیز مورد استفاده قرار می‌گیرد. همچنین از روغن بادام برای جلوگیری از خارش پوست و نیز جلوگیری از جوش صورت استفاده می‌کنند. بادام و عسل برای مداوای سرفه کاربرد دارد. در پزشکی و داروسازی از اسانس، آب بادام و آمیگدالین نیز استفاده می‌کنند (سرخه، ۱۳۸۴؛ ایمانی، ۱۳۷۹).

پوست سبز بادام در ایران مصرف ندارد ولی در آمریکا به مصرف تغذیه دام به ویژه گوسفندهای کوچک می‌رسد که در رشد آنها فوق‌العاده مؤثر است و از پوست سخت میوه آن به عنوان سوخت استفاده می‌شود (کستر و آسی، ۱۹۷۵).

مغز بادام دارای مواد غذایی با ارزش از جمله منبع انرژی، چربی، پروتئین و فیبر است. اسیدهای چرب موجود در بذر بادام بیشتر از نوع غیراشباع می‌باشد. اسیدهای چرب غیراشباع در کاهش میزان کلسترول خون حائز اهمیت می‌باشند (باربیرا و همکاران، ۱۹۸۸).

با توجه به توضیحات مذکور زمینه فعالیت‌های خدماتی، صنعتی، غذایی، دارویی برای محصول بادام در حد زیاد فراهم است که در موارد بخصوص برای مصارف دارویی و روغنی بادام از صنایع دارویی استفاده می‌کنند. لیکن واحد مستقل و منحصراً برای تبدیل بادام به سایر فراورده‌ها شناسایی نگردیده است. اگرچه گارگاه‌های کوچک تبدیل و آماده‌کردن مغز بادام برای استفاده در تهیه شکلات، شیرینی، آجیل و میوه به وفور وجود دارد.

۱-۷- اهمیت اقتصادی بادام

از سال ۱۹۸۳ تا ۱۹۸۷ تولید جهانی مغز بادام به طور متوسط ۲۸۸ میلیون کیلوگرم بود و تولید عمده محصول در سه ناحیه دنیا: آسیا، حوزه مدیترانه، کالیفرنیا و با مقدار محدود در استرالیا، آفریقای جنوبی، آرژانتین و شیلی متمرکز شده است. این مقدار تولید در کشورهای تولیدکننده نه تنها بخشی از غذای مردم را تامین می‌کند بلکه صدور مازاد بر مصرف آن به صورت تازه و یا تبدیل‌یافته به کشورهای دیگر می‌تواند نیازهای ارزی کشور را تامین نماید (ایمانی، ۱۳۷۹).

امروزه کالیفرنیا حدود ۷۰٪ تولید جهانی بادام را به خود اختصاص داده است. بطوری که تولید بادام در سال ۱۹۸۹ در کالیفرنیا در حدود ۲۹۵ میلیون کیلوگرم با ارزش ۵۰۰ تا ۶۰۰ میلیون دلار بود، که پشوانه خوبی برای کشور تولیدکننده محسوب می‌گردد (کستر و همکاران، ۱۹۹۱). از طرفی در کشور ما با توجه به گسترش انواع اهلی و وحشی بادام، وجود شرایط آب و هوایی مناسب برای پرورش آن، این مسأله جلوه‌گر

می‌شود که امکان بهره‌برداری از این منابع طبیعی در ایران بسیار خوب بوده و چنانچه توجهی در این خصوص به عمل آید ثروت هنگفتی عاید مملکت می‌گردد. بدیهی است با یک برنامه‌ریزی صحیح توأم با استفاده از تکنولوژی مناسب و استفاده از دانش باغبانی، ارقام مناسب و اصلاح شده، روش‌های پیشرفته باغداری، می‌توان سطح زیر کشت و عملکرد آن را افزایش داد و به این ترتیب پشتوانه ارزی مناسبی برای کشور فراهم آورد. در چنین شرایطی می‌توان امیدوار بود که طی دو دهه آینده سطح باغ‌های بادام از ۵۳۰۰۰ هکتار به ۱۴۰۰۰۰ هکتار افزوده شود و تولید نیز از حدود ۸۵۰۰۰ تن به ۳۳۶۰۰۰ تن افزایش یابد. قطعاً دورنمای امیدوار کننده‌ای را نشان می‌دهد به طوری که، به تازگی گسترش بادام‌کاری در تعدادی از استان‌های کشور به شدت مورد توجه قرار گرفته است. در صورتی که روند گسترش به همین شکل ادامه یابد و مشکلاتی از قبیل پیدایش و گسترش آفات و بیماری‌ها و عوامل دیگر پیش نیاید، این محصول می‌تواند در آینده‌ی نه چندان دور پس از پسته، مهمترین رقم صادرات کشور را به خود اختصاص دهد. در این صورت علاوه بر این که پرورش بادام به میزان اشتغال و درآمد سرانه ملی کمک نموده، به مقدار قابل توجهی در تأمین کالری و پروتئین مورد نیاز افراد کمک می‌نماید. نهایتاً برای کشور از طریق صدور مازاد بر مصرف، ارز قابل ملاحظه حاصل می‌گردد (آمارنامه معانت باغبانی، ۱۳۷۲).

شناسایی قابلیت ژرمپلاس گياهی برای تحمل به تنش های غیر زیستی، یکی از مهمترین اهداف تحقیقاتی محصولات زراعی یک‌ساله و چندساله می‌باشد (لدبتر و همکاران، ۱۹۹۸). ژرمپلاس‌های غیراهلی و توده‌های غیربومی منبعی از تنوع ژنتیکی از مهمترین خصوصیات فیزیولوژیکی از قبیل تحمل خشکی، سرما و گرما را نشان داده که می‌توانند شناسایی و در برنامه‌های اصلاحی مورد استفاده قرار گیرند. ژرمپلاس‌های غیربومی نیز به طور موفقیت‌آمیزی در گندم، نخود فرنگی (شارما و همکاران، ۱۹۹۸)، نخود گاوی (آتوکپل و همکاران، ۱۹۹۳) و غیره، برای تنش‌های زیستی و غیرزیستی متنوعی، غربال گردیده‌اند.

تحمل به گرما و خشکی گونه‌های وحشی (*Prunus L. spp.*) در شرایط این‌ویتر و ارزیابی نشده است. تنش سرمادگی همانند تنش های غیر زیستی دیگر در گیاهان با افزایش میزان بالای از گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) مرتبط بوده است و بوسیله فراورده‌های متابولیسم هوازی با قطع سیستم انتقال الکترون و فعالیت‌های متابولیتی اکسیداز، تولید می‌گردند (سمیرنوف و همکاران، ۲۰۰۵). افزایش سطوح ROS برای سلول‌های گیاهی به علت خسارت اکسیداتیو آنها به ساختار سلولی و ماکرومولکول‌ها، سمی بوده و منجر به ممانعت نوری دستگاه فتوسنتزی می‌گردد (ورانوا و همکاران، ۲۰۰۲). همچنین، ROS ممکن است به صورت مثبت عمل نموده؛ زیرا بعضی از آنها بخصوص O_2^- و H_2O_2 به عنوان سیگنال‌های مولکولی در خلال واکنش به تنش عمل نموده و منجر به فعال‌سازی سیستم دفاعی گیاه می‌گردند (ورانوا و همکاران، ۲۰۰۵). در گیاهان تحت شرایط مناسب کارایی ROS بوسیله چندین ترکیب آنتی اکسیدان کاهش یافته و یا به طور کلی حذف می‌گردد در صورتی که تحت شرایط تنش تولید ROS ظرفیت سیستم‌های آنتی اکسیدان جهت حذف آنها را افزایش می‌دهد (سمیرنوف و همکاران، ۲۰۰۵).

تاکنون هیچ‌گونه مطالعه‌ای در خصوص قابلیت آنتی اکسیدان بادام انجام نشده است. گونه‌های وحشی بادام مقاومت بیشتری نسبت به تنش‌های زیستی و غیر زیستی از خود نشان داده‌اند؛ بنابراین منبع قابل قبول و ارزشمندی برای اصلاح پایه بخصوص تحت شرایط تنش به حساب می‌آیند (بروویس و زوهاری، ۱۹۹۶). بنابراین، هدف از این تحقیق، مطالعه تغییرات فعالیت‌های آنزیم آنتی اکسیدان و غیر آنتی اکسیدان و سطح برخی از گونه‌های اکسیژن فعال (ROS) بعضی از ترکیبات موجود در گونه‌های وحشی بادام از نواحی جغرافیایی مختلف ایران تحت تنش سرما می‌باشد.

لذا این مطالعه با هدف بررسی اثر تنش سرما بر روی برخی از خصوصیات سیستم های دفاعی آنتی اکسیدان و غیرآنتی اکسیدان و برخی از گونه های اکسیژن فعال (ROS) برخی از گونه های مهم وحشی بادام ایران می باشد. انتظار می رود که نتایج این مطالعه می تواند به به نژادگر بادام در انتخاب پایه های مناسب و خصوصیات و آستانه تحمل به سرما، کمک نماید.

مطالعات قبلی انجام شده

پاسخ گیاهان در ارتباط با دماهای پائین، بسیار متفاوت است. از یک طرف گیاهان مناطق گرمسیری و نیمه-گرمسیری وجود دارند که وقتی در معرض دماهای پائین (بیشتر از نقطه یخزدگی) قرار می‌گیرند، دچار آسیب‌دیدگی می‌شوند. این گروه شامل گیاهان مهم اقتصادی مثل پنبه، سویا، ذرت، برنج و بسیاری از میوه‌های گرمسیری و نیمه-گرمسیری می‌باشد. این گیاهان حساس به سرما، دچار افت شدید سرعت رشد و نمو، در دماهای بین ۰ تا ۱۲ درجه سانتیگراد می‌شود. در مقابل گیاهان نواحی گرمسیری، گیاهان مناطق معتدل وجود دارند که نه تنها در مقابل سرما، مقاومت می‌کنند بلکه در مقابل یخزدگی نیز بقا دارند.

بعضی از فرآیندهای فیزیولوژیک مثل گلدهی در برنج شدیداً به دماهای پایین حساس بوده و ممکن است در دمای کمتر از ۲۰ درجه سانتیگراد خسارت ببینند. علائم عمومی و قابل رؤیت خسارت ناشی از سرما به برگها شامل پژمردگی، آبکی-شدن در اثر اکسیداسیون نوری رنگیزه‌ها، پرشدن فضای بین‌سلولی از آب، قهوه‌ای‌شدن و حتی نکروزه‌شدن برگ و در نهایت مرگ گیاه است. خسارت ناشی از سرما به میوه‌ها با گسترش لکه‌های نکروز، در سطح میوه، نرم‌شدن بافت و قهوه‌ای‌شدن سریع پوست میوه (مثلاً در موز) مشخص می‌شود (کافی، ۱۳۷۹). سرمازدگی در دماهای بالای صفر تا پنج درجه سانتیگراد و در غیاب تشکیل هسته‌های یخی رخ می‌دهد که می‌تواند در نتیجه افت ناگهانی دما در دوره رشد و نمو، در دمای پائین باشد.

تنش سرما می‌تواند به دو صورت اتفاق افتد:

(۱) سرمای شدید و ناگهانی که باعث نشت‌پذیر شدن غشاءها می‌شود.

(۲) سرمای ملایم و طولانی که از طریق کمترشدن تنفس هوازی از تنفس غیرهوازی، کاهش ATP و تجمع مواد سمی به واسطه آن، گرسنگی حاصل از کاهش فتوسنتز نسبت به تنفس و استفاده مطلق از ذخایر و پژمردگی گلها، برگها و ساقه‌های علفی ظریف به دلیل کاهش جذب آب، باعث اختلالات متابولیک می‌گردد (رهنما، ۱۳۸۴).

حساسترین بخش گیاه در تنش سرما، گلها و اندامهای زایشی می‌باشند. وقوع تنش در این مرحله می‌تواند گلدهی، تولید دانه‌های گرده و جوانه زنی آنها و نهایتاً عملکرد دانه را متأثر سازد. از سوی دیگر عدم توان جوانه‌زنی بذرها، رنگ‌پریدگی بافت، نکروزه‌شدن و کاهش سرعت فتوسنتز از اثرات مستقیم و تنش‌های ثانویه‌ای از قبیل کمبود آب، اکسیژن و مواد غذایی در اثر سرما، از اثرات غیرمستقیم این تنش می‌باشد (رهنما، ۱۳۸۴).

به طور کلی به محض مواجهه گیاه با شرایط تنش، اولین فاز یعنی فاز اعلام خطر در گیاه نمود پیدا می‌کند. طی این مرحله برخی از فعالیت‌های گیاه کاهش پیدا می‌کند (واکنش به تنش) و برخی از اعمال گیاه از طریق وقوع واکنش‌هایی در جهت مخالف جبران می‌شود (جبران). همچنین ممکن است در فاز بعدی که فاز مقاومت است، تنش موجب اعمال هزینه زیادی برای گیاه شود (سخت شدن). در این مرحله اگر رویارویی گیاه با تنش کوتاه مدت باشد و از حد آستانه گیاه بالا فراتر نرود خسارت وارده شده به گیاه ممکن است قابل ترمیم و برگشت‌پذیر باشد و تنها باعث تغییرات وقت در فرایندهای فیزیولوژیک گیاه شود. اما اگر گیاه در مدتی معین توسط یک تنش حاد یا مزمن تحت فشار قرار گیرد، باعث بروز آثار خستگی در آن شده، آسیب‌های غیرقابل برگشت در گیاه را به وقوع می‌پیوندد. به همین دلیل رویارویی طولانی مدت با تنش باعث اختلالات دائمی در گیاه می‌شود (میرمحمدی میبدی و قره یاضی، ۱۳۸۱).

جنس *Prunus* متعلق به خانواده روزاسه و شامل بیش از ۴۰۰ گونه سازگار به نواحی معتدل که در آسیا و اروپا کشت می‌شوند. درختان میوه از قبیل بادام، هلو، آلو، زردآلو و گیلان اهمیت اقتصادی فراوانی جهت کشت در نواحی مدیترانه‌ای داشته‌اند. درجه حرارت بالا، میزان تشعشع بالا و کمی میزان نزولات آسمانی از خصوصیات عمده این نواحی در فصل بهار-تابستان می‌باشد. به ویژه بادام (جنس *Prunus* و زیر جنس *Amygdalus*) از مهمترین درختان میوه بوده و در سرتاسر دنیا کشت می‌شود. محدودیت در خزانه ژنی بادام کشت آن را محدود به نواحی خاصی با آب و هوای مدیترانه‌ای نموده است (ساته و همکاران، ۲۰۰۲؛ ویجرانته و همکاران، ۲۰۰۶).

انواع سرمازدگی

الف - سرمازدگی انتقالی (جبهه‌ای یا سیکلونی)

سرمائی که در اثر هجوم یک جریان سرد قطبی و عبور آن از منطقه پیش می‌آید و موجب تقلیل شدید و ناگهانی درجه حرارت و سقوط میزان دما به چندین درجه زیر صفر می‌شود. این جریانات اغلب توأم با نزولات آسمان بوده و خاصیت کلی آنها این است که، همواره از یک جو دیگر به منطقه منتقل و نفوذ می‌کند (محلی نمی‌باشد) و بیشتر در دوران خواب درختان، در دوره غیرفعال یعنی زمستان بروز می‌کنند، که درختان میوه سردسیری تا حد زیادی در مقابل آن مقاومت و دوام دارند. البته به ندرت در بعضی سال‌ها چنین سرماهایی در اوایل فصل بهار و پاییز دیده می‌شوند که موجب خسارات سنگین باغداران می‌گردد.

ب - سرمازدگی تشعشعی

سرمائی است که کاملاً منطقه‌ای بوده و در یک محدوده معین و محیط محدود، بدون اینکه هوای سردی از سایر جاها به منطقه نفوذ کند، در اثر تشعشع از سطح زمین در همان محل بوجود می‌آید. این نوع سرما بر خلاف سرمای نوع اول همواره در شب‌های ساکت و آرام (بدون ابر و باد) ظاهر می‌شود و اگر در اواخر زمستان یا اوایل بهار بروز کند، خطرناک محسوب می‌شود.

شرایط جوی قبل و بعد از سرما

می‌توان با صراحت گفت که شرایط قبل و بعد از بروز سرما اثر قابل ملاحظه‌ای روی مقاومت به سرما دارد بطوریکه اگر قبل از بروز سرما محیط نسبتاً سرد باشد صدمه کمتر خواهد بود ولی اگر قبل از بروز ناگهانی سرما محیط گرم و ملایم باشد چون جوانه گل شروع به باز شدن کرده، حساسیت به سرما بیشتر و با توجه به اینکه محیط گرم‌تر بوده و سرما هم ناگهانی بروز نموده، لذا در نتیجه ادغام این سه عامل صدمه بیشتر خواهد بود.

اثر سرما بر اندام‌های گیاهی

گیاهان زراعی در طی زراعت در طول سالیان دراز و در مناطق مختلف دستخوش تغییراتی گشته‌اند. در ذرت که یک گونه حساس به سرماست، در طی سال‌ها انتخاب ژنوتیپ‌های بوجود آمده‌اند که، به درجه حرارت‌های مختلف در مناطق معتدله سازگاری یافته‌اند. این سازگاری بیشتر به صورت کاهش طول دوره رشد که یک نوع مکانیسم اجتناب است، بوجود آمده است. در حقیقت هیچ تحمل واقعی به دماهای پائین حاصل نشده ولی در بین میزان سازگاری ژنوتیپ‌های مختلف، اختلاف زیادی بخصوص در درجه حرارت‌های بالای ۱۰ درجه سانتیگراد وجود دارد (۲۴). جوانب مختلفی در گیاه تحت تأثیر این افت دمائی قرار می‌گیرد و سبب کاهش سرعت رشد گیاه و تأخیر در رسیدن به حداکثر سرعت رشد در پی افزایش دما می‌شود. در شرایط مزرعه جوانه‌زنی و نمو برگ‌های اولیه تحت تأثیر دمای پایین قرار می‌گیرد و به نظر می‌رسد رشد ثانویه نیز تحت تأثیر قرار گرفته است.

شاید علت این باشد که گیاه قادر به ترمیم سریع آسیب‌ها بعد از رفع تنش نمی‌باشد. رشد کند اولیه و عدم رسیدن سریع به سرعت‌های رشد بالاتر در دماهای بالا سبب می‌شود گیاه در مدت زمان طولانی‌تری به حد مطلوب رشد شاخ و برگ برسد و در نتیجه گیاه نتواند از حداکثر انرژی خورشید استفاده نماید.

تأثیر تنش سرما بر شاخص‌های فیزیولوژیک

علائم سرمازدگی در بافت‌های گیاهی مجموع علائمی است که، در هر سلول آسیب دیده از خودشان نشان می‌دهد.

اثر سرمازدگی به سلول‌ها عبارتند از (۱):

الف) اثر سرمازدگی بر غشاها:

غشا اولین دریافت‌کننده فعال و زنده سلول، در تغییر شرایط محیطی بوده و هرگونه اختلال در اعمال آن، اختلالات بعدی سلول را باعث می‌شود. مدارک و شواهد موجود نشان می‌دهند که بیشترین صدمه در غشاء سلول بوجود می‌آید (۴۷).

برگ‌ها در مقابل خسارت سرما، خودداری از فتوسنتز و انتقال کربوهیدرات‌ها، تنفس آهسته‌تر، جلوگیری از ساخت پروتئین و تلفات پروتئین‌های موجود را نشان می‌دهند. تمام این واکنش‌ها احتمالاً بستگی به مکانیسم اولیه مشترکی دارد که سبب تغییر خصوصیات غشاء در طول سرمازدگی می‌شود. به عنوان نمونه محلول برگ‌های *Passiflora maliformis* که حساس به سرما زدگی بوده و در آب صفر درجه شناور است خارج می‌شود ولی در *Passiflora caerulea* (گل پاسیو) که مقاوم به سرمازدگی است، نفوذ به خارج انجام نمی‌شود. از دست دادن املاح

محلول در آب نشان‌دهنده خسارت وارد شده به غشای پلاسما و احتمالاً تونوپلاست می‌باشد. در عوض جلوگیری از فتوسنتز و تنفس منعکس‌کننده خسارت وارده به غشاهای کلروپلاست و میتوکندری است. چرا غشاهای گیاهان حساس به سرما تحت تأثیر سرمازدگی هستند؟ غشاهای گیاه دارای دو لایه چربی است که پروتئین‌های تلفیقی غشا از جمله پروتئین‌های تشکیل‌دهنده کانال‌ها است که انتقال یون‌ها و سایر مواد محلول و آنزیم‌های وابسته به متابولیسم را تنظیم می‌کند.

در گیاهان حساس به سرما بین دو لایه درصد زیادی از زنجیره اسید چرب اشباع شده است و این نوع غشاء در دمای بالای صفر درجه سانتیگراد تمایل به حالت نیمه‌کریستالی و جامد شدن دارد (زیرا چربی‌های اشباع‌شده که پیوند دوگانه ندارند، در دمای بالاتر نسبت به چربی‌های غیراشباع جامد هستند) و وقتی غشاها سیالیت کمتری داشته باشند، اجزای پروتئینی آنها نمی‌توانند بیش از این وظیفه خود را به طور طبیعی انجام دهند. لذا، انتقال مواد محلول به داخل و خارج سلول‌ها دچار اختلال شده و از انتقال انرژی جلوگیری می‌شود و همچنین متابولیسم وابسته به آنزیم‌ها نیز تحت تأثیر قرار می‌گیرد. اغلب، لیپیدهای غشای گیاهان مقاوم به سرما در مقایسه با گیاهان حساس به سرما دارای مقدار بیشتری از اسیدهای چرب غیراشباع هستند، به‌علاوه طی فرآیند سازش به دماهای پایین نسبت چربی‌های غیر اشباع افزایش می‌یابد (۵۵).

ب) دهیدراسیون سلول

دهیدراسیون یا آبدهی سلول در نتیجه تشکیل کریستال‌های یخ در بین سلول‌ها و انتشار آب از سلول‌ها به سلول‌های در حال تشکیل یخ ایجاد می‌شود که در اثر آن، آب کشیدگی سلول‌ها و پلاسمولیز رخ می‌دهد (۲۶). میزان صدمه دهیدراسیون تابع میزان آب بافت بوده و هر چه رطوبت بافت بیشتر باشد، خسارت بیشتری به آن وارد می‌شود.

ج) اثر سرمازدگی بر جریان پروتوپلاسمی

در گونه‌های حساس به سرما، جریان پروتوپلاسمی در دمای ۱۰ تا ۱۲ درجه سانتیگراد به سرعت متوقف می‌شود که این کاهش با مورفولوژی سیتوپلاسمی تغییر یافته‌ای مثل: کاهش رشته‌های رابط واکوئلی و تشکیل حباب‌های کوچک (از اثر ثانویه سرما هستند) همراه است.

د) تغییر ماهیت و تجزیه پروتئین

سرما پیوندهای آب‌گریز را که در تعیین ساختمان ثالثیه پروتئین مهم می‌باشند، ضعیف می‌نماید و این امر می‌تواند باعث تغییر در انرژی جنبشی و یا تخصیص پیش ماده یک آنزیم تنظیم‌کننده کلیدی شده و ممکن است منجر به خسارت ناشی از سرمازدگی گردد. تغییر فرم و شکل پروتئین‌ها در غشاء سلولی نیز موجب غیرفعال شدن برخی از نقل و انتقالات در غشاء سلول می‌شود. اثر سرما بر تغییر شکل پروتئین‌های متصل به غشاء بیش از اثر گرما است و خسارت بیشتری وارد می‌کند.

ه) اکسیداسیون نوری رنگیزه‌های گیاهی و لیپیدها

در درجه حرارت‌های پائین، انرژی نورانی جذب شده توسط رنگیزه‌ها نمی‌توانند در واکنش‌های فتوسنتزی بکار گرفته شوند. این انرژی نورانی جذب شده در برگ سرمازده تحت واکنش‌های اکسیداسیون نوری منجر به از دست رفتن رنگیزه‌ها، لیپیدها و اسیدهای چرب به ویژه از غشاهای تیلاکوئیدی می‌شود.

و) تأثیر بر فتوسنتز

سرما موجب کاهش میزان فتوسنتز می‌شود و فتوسنتز به سرما بسیار حساس است. درجه حرارت اپتیمم برای هر گیاه بسته به نوع گونه و سازگاری گیاه متفاوت است. بیشتر خسارت‌های ناشی از کاهش دما در گیاهان سازگار به مناطق گرمسیری است. خسارت دیواره سلولی ناشی از تنش سرما، بر روی فتوسنتز و مراحل آن تأثیر می‌گذارد. وقتی درجه حرارت کاهش می‌یابد میزان فتوسنتز خالص کاهش می‌یابد (زمانی که حدود ۱۰-۱۲ درجه سانتیگراد) هنگامی که دما باز هم کاهش یابد، میزان فتوسنتز متوقف و یا کاهش می‌یابد. میزان حساسیت فتوسنتز و مراحل آن بستگی به محدوده درجه حرارت خاص آن مرحله دارد. میزان تولید کلروفیل و مراحل فتوسنتز در کلروپلاست به کاهش درجه حرارت واکنش‌های متفاوتی دارند. ولی در اکثر گیاهان در تنش سرما، میزان آن کاهش می‌یابد و در نهایت از سبزینه گیاه.

ز) تأثیر بر تنفس

احتمالاً اثر مضر دمای پائین بطور مستقیم بر کاهش میزان تنفس نیست، بلکه ممکن است وقایع ثانوی از قبیل انباشتگی غلظت‌های سمی فرآورده‌های گلیکولیتیک طی اثر سرما روی فعالیت میتوکندریائی باشد. در اثر تنفس زیادی، یکسری مواد سمی در گیاه به وجود می‌آید و تجمع این مواد باعث کاهش رشد می‌گردد.

ح) سمیت H_2O_2

یکی از آسیب‌هایی که به گیاه در زمان کاهش دما وارد می‌شود، آسیب ناشی از H_2O_2 است که در نتیجه جلوگیری از کاتالیز در دمای پایین است

تنش اکسیداتیو

وقتی گیاهان در مقابل تنش سرمائی قرار می‌گیرند. به دلیل اختلال در متابولیسم گیاه تولید رادیکال‌های اکسیژن مانند سوپراکسید (O_2^-) هیدروژن پراکسید (H_2O_2) هیدروکسیل ($-OH$) افزایش پیدا می‌کند. این رادیکال‌های بسیار فعال با اکسیداسیون انواع مولکول‌های زیستی مانند لیپیدها، پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک ضمن تأثیر مخرب بر گیاه نوعی تنش ثانوی را در گیاه ایجاد می‌نمایند که به تنش اکسیداتیو معروف است. جهت مقابله با این گونه اکسیژن‌های کنشگر، گیاهان مجهز به سیستم‌های آنتی اکسیدانتی شده‌اند که به دو دسته آنزیمی و غیرآنزیمی تقسیم می‌شوند. سیستم آنزیمی آنتی اکسیدانتی شامل آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز (SOD ؛ دیسموتاسیون

سوپراکسید به هیدروژن پراکسید را کاتالیز می‌کند). کاتالاز (CAT) و آسکوربات پراکسیداز (APX) (در تجزیه هیدروژن پراکسید به آب و اکسیژن نقش دارند) می‌باشد. همچنین آنزیم‌های فرعی مانند مونودهیدرو آسکوربات ردوکتاز (MDAR) دهیدروآسکوربات ردوکتاز (DHAR) و گلوکاتیون ردوکتاز (GR) که در بازیافت آسکوربیک اسید اکسیدشده توسط APX نقش دارند.

چون در اغلب موارد فعالیت این آنزیم‌ها در شرایط تنشی القاء می‌شود، لذا تصور می‌شود که با وارد کردن این ژن‌ها به گیاهان بتوان تحمل آنها را به این گونه تنش‌ها افزایش داد. بعنوان مثال گیاهان توتون و چاودار تراریخته‌ای که یکی از ژن‌های SOD (بنام Cu/Zn-SOD) را دریافت کرده‌اند، در مقابل نور شدید و دمای پایین مقاوم‌تر شده‌اند. انتقال ژن Mn-SOD به یونجه و چاودار هم میزان مقاومت آن‌ها را در مقابل سرما افزایش داده است. همچنین با انتقال ژن‌های کاتالاز به گیاهانی مانند برنج میزان تولید H_2O_2 در آن کاهش یافته است. گیاهان تراریخته‌ای مانند پنبه و گوجه فرنگی که یکی از ژن‌های آسکوربات پراکسیداز را دریافت کرده‌اند هم در مقابل سرمازدگی مقاوم‌تر شده‌اند. همانطور که مشاهده شد سیستم‌های سم‌زدائی ROS از چندین آنزیم تشکیل شده است که این آنزیم‌ها بر حسب شرایط تنشی در اجزای مختلف سلولی فعالیت می‌کنند. لذا ممکن است وارد کردن هر یک از این ژن‌ها به تنهایی در گیاه فعالیت حفاظتی چندانی نداشته باشد. با توجه به یافته‌ها، ظاهراً افزایش مقاومت به تنش با واردسازی ژن‌های دخیل در سم‌زدائی ROS دارای محدودیت‌هایی می‌باشد. لذا جهت گیاهان متحمل‌تر راهکار جدیدی لازم است تا کل سیستم سم‌زدائی ROS بطور هماهنگ فعال شوند (۳).

تنش سرما و آنزیم‌های آنتی اکسیدان

تنش سرما در گیاهان به خصوص همراه با سطوح بالایی از تشعشع با افزایش میزان بالایی از گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) مرتبط بوده است و بوسیله فراورده‌های متابولیسم هوازی با قطع سیستم انتقال الکترون و فعالیت‌های متابولیتی اکسیداز، تولید می‌گردند (سمیرنوف و همکاران، ۲۰۰۵). افزایش سطوح ROS برای سلول‌های گیاهی به علت خسارت اکسیداتیو آنها به ساختار سلولی و ماکرومولکول‌ها، سمی بوده و منجر به ممانعت نوری دستگاه فتوسنتزی می‌گردد (ورانوا و همکاران، ۲۰۰۲). همچنین، ROS ممکن است به صورت مثبت عمل نموده؛ زیرا بعضی از آنها بخصوص $O_2^{\cdot-}$ و H_2O_2 به عنوان سیگنال‌های مولکولی در خلال واکنش به تنش خشکی عمل نموده و منجر به فعال‌سازی سیستم دفاعی گیاه می‌گردند (ورانوا و همکاران، ۲۰۰۵). در گیاهان تحت شرایط مناسب (آبیاری) کارایی ROS بوسیله چندین ترکیب آنتی اکسیدان کاهش یافته و یا به طور کلی حذف می‌گردد در صورتی که تحت شرایط خشکی تولید ROS ظرفیت سیستم‌های آنتی اکسیدان جهت حذف آنها را افزایش می‌دهد (سمیرنوف و همکاران، ۲۰۰۵).

آنزیم‌های آنتی اکسیدان چرخه آسکوربات-گلوکاتیون گیاهان در کلروپلاست و سیتوزول فعال بوده و شامل آسکوربات پرواکسیداز (APX, EC 1.11.1.11)، مونو دی هیدروآسکوربات ردوکتاز (MDHAR, EC 1.6.5.4)، دی هیدروآسکوربات ردوکتاز (DHAR, EC 1.8.5.1) و گلوکاتیون ردوکتاز (GR, EC 1.6.4.2). آسکوربات و گلوکاتیون دو آنتی اکسیدان چرخه آسکوربات-گلوکاتیون با عمل غیرآنزیمی بوده که قادر به رفع مسمومیت H_2O_2 می‌باشند. همچنین این دو آنزیم در سلول و آپوپلاست نیز مستقر می‌باشند (هورمانس و همکاران، ۲۰۰۰). آسکوربات بر روی غشاء داخلی میتوکندری سنتز شده و با $1O_2^{\cdot-}$ ، $O_2^{\cdot-}$ و $HO^{\cdot}$ و رادیکال تیول واکنش شیمیایی داده و به عنوان سوپترای طبیعی بسیاری از پراکسیدازهای گیاهی عمل می‌کند (هورمانس و همکاران، ۲۰۰۰). گلوکاتیون (GSH)

سوبسترای DHAR، یک تری پپتید بوده و در سیتوزول و کلروپلاست سنتز شده که $1O_2$ و H_2O_2 جارو نموده (اسکاونجینگ) و وقتی که به عنوان آنتی اکسیدان و تنظیم کننده احیایی عمل کند به گلووتاتیون دی سولفات (GSSG) اکسید می گردد (فویر و همکاران، ۲۰۰۵).

عمده مکانیسم های اسکاونجینگ در گیاهان شامل سوپراکسید دیسموتاز (SOD)، آسکوربات پراکسیداز (APX) و کاتالاز (CAT) می باشد. تعادل بین فعالیت های سوپراکسید دیسموتاز و آسکوربات پراکسیداز یا کاتالاز در سلول ها جهت تعیین سطح ثابت رادیکال های سوپراکسید و پراکسید هیدروژن از اهمیت بالایی برخوردار می باشد. این تعادل به همراه جداسازی فیزیکی یون های فلزی، جهت ممانعت از تشکیل رادیکال هیدروکسیل شدیداً سمی (از طریق واکنش های وابسته به فلز فنتون (هابر- ویز) مهم می باشد.

تفاوت در میل ترکیبی آسکوربات پراکسیداز (برحسب میکرومول) و کاتالاز (برحسب میلی مول) با پراکسید هیدروژن بر این نکته دلالت دارد که آنها دو گروه متفاوت از آنزیم های اسکاونجینگ پراکسید هیدروژن تعلق دارند؛ آسکوربات پراکسیداز مسئول تعدیل ملایم گونه های فعال اکسیژن برای علامت دهی می باشد حال آن که آسکوربات پراکسیداز ممکن است جهت حذف گونه های فعال اکسیژن اضافی در طی شرایط تنشی مورد استفاده قرار گیرد.

مهمترین مسیرهای اسکاونجینگ گونه های فعال اکسیژن در گیاهان شامل سوپر اکسید دیسموتاز (موجود در اکثر بخش های درون سلولی)، چرخه آب-آب در کلروپلاست، چرخه آسکوربات-گلووتاتیون در سیتوزول، میتوکندری، آپوپلاست و پراکسی زوم ها، گلووتاتیون پراکسیداز (GPX) و کاتالاز در پراکسی زوم ها می باشند. چرخه آسکوربات-گلووتاتیون در اکثر بخش های سلولی، یک نقش محوری و اساسی را در کنترل سطح گونه های اکسیژن فعال در حضور این اجزاء ایفا می کند. برعکس کاتالاز فقط در پراکسی زوم ها حضور داشته و جهت سمیت زدایی ROS در طی تنش کاربرد دارد.

واکنش های مهم دیگری که در بسیاری از گونه های گیاهی دیگر رخ می دهد زمانی است که در معرض تنش های غیرزیستی مختلف در نتیجه تجمع محلول های آلی سازگار از قبیل پرولین (PRO)، گلیسین-بتائین، مانیتول، سدیم فرمات، سدیم بنزوات و چاولین-O- سولفات، می باشد (سراج و سینکلی، ۲۰۰۲). تجمع PRO در گونه های مختلف گیاهی که تحت شرایط تنش اکسیداتیو رشد می نمایند، مشاهده شده است (اشرف و فولاد، ۲۰۰۷). پرولین گیاهان را بوسیله عمل تنظیم اسمزی سلولی بین سیتوپلاسم و واکوئول و از طریق رفع مسمومیت ROS، محافظت نموده بنابراین از سلامت غشاء و پایداری آنزیم های آنتی اکسیدان حفاظت به عمل می آورد (بوهنرت و جنسن، ۱۹۹۶). اگرچه دستاوردهای مختلفی در زمینه گیاهان تراریخته به منظور تولید بیش اندازه انواع مختلفی از اسموپروتکتانتها از قبیل پرولین و گلیسین-بتائین، بدست آمده است ولی موفقیت های کمی در خصوص سطوح حفاظتی این قبیل اسمولیت ها در گیاهان بدست آمده است (آپدهایا و همکاران، ۲۰۰۷). نقش حقیقی تجمع پرولین، به خوبی اهمیت فیزیولوژیکی آن، هنوز ناشناخته مانده و بحث بسیار گرمی در خصوص جواب این سؤال که آیا این تجمع واکنشی به تنش های غیرزیستی بوده یا واکنش گیاه مرتبط با تحمل به تنش بوده است.

روچی و همکاران (۲۰۰۷) نشان دادند که تنش خشکی بر روی فراوانی روزنه های وحشی مورد مطالعه اثر گذاشته و از طرفی نامبردگان نشان دادند که فراوانی روزنه در سطوح بالایی و پایینی برگ با همدیگر اختلاف معنی داری داشته است. تغییرات روزنه ای و ابعاد روزنه ای در دیگر گونه های وحشی بادام در حال حاضر مطالعه جامعی بر روی آنها انجام نشده است. در این خصوص سرخه و همکاران (نتایج منتشر نشده) نشان دادند که تغییرات روزنه ای در گونه های جنس *Prunus* می تواند فاکتور مهمی در ارزیابی گونه های وحشی مورد مطالعه برای انتخاب پایه های مقاوم به خشکی به حساب آیند. نامبردگان در ادامه نشان دادند که در بین گونه های مورد مطالعه گونه وحشی بادام *Prunus scoparia* تحت تاثیر تنش خشکی برگ های خود را از دست داده اما به سبب سبز بودن ساقه این گونه

وحشی از طریق روزنه‌های موجود بر روی ساقه‌های آن به فتوسنتز خود ادامه داده و در خلال تنش خشکی به حیات خود ادامه دهند. در این خصوص نیز روحی و همکارن (۲۰۰۷) گزارش مشابهی بر روی این گونه در اثر تنش خشکی توسط PEG منتشر نموده‌اند.

در شرایط تنش، روزنه‌های گیاه بسته می‌شوند و با افزایش مقاومت روزنه‌ای غلظت CO_2 در بافت مزوفیل کاهش می‌یابد و به دنبال این وضعیت، واکنش‌های تاریکی فتوسنتز مختل شده و محصولات حاصل از واکنش‌های روشنایی که شامل ATP و NADPH است، مصرف نمی‌شود (سایرام و ساکسانا، ۲۰۰۰ و شارما و همکاران، ۲۰۰۵). در چنین شرایطی به دلیل عدم اکسیدشدن مولکول NADPH، در مسیر زنجیره انتقال الکترون به عنوان پذیرنده جانشین الکترون عمل می‌کند و منجر به تشکیل رادیکال سوپراکسید O_2^{-1} ، پراکسید هیدروژن (H_2O_2) و رادیکال هیدروکسیل (OH^-) می‌گردد (سایرام و ساکسانا، ۲۰۰۰). زنجیره انتقال الکترون در فتوسنتز منبع اصلی تولید گونه‌هایی از اکسیژن فعال در بافت‌های گیاهان است.

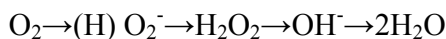
آب اکسیژنه در غلظت‌های پائین (میکرومولار) می‌تواند موجب بازدارندگی فتوسنتز به میزان ۵۰ درصد شود. از طرف دیگر مولکول‌های H_2O_2 و O_2^* می‌توانند با یکدیگر واکنش داده و به رادیکال هیدروکسیل تبدیل شوند. این رادیکال از سوپر اکسید و آب اکسیژنه خطرناک‌تر و مضرتر است. رادیکال هیدروکسیل به اغلب مولکول‌های سلولی حمله نموده، موجب ایجاد خسارت در پروتئین‌ها و DNA می‌شود و حتی پایداری آنها را نیز کاهش می‌دهد و از آن تحت عنوان استرس اکسیداتیو یاد می‌شود. در نتیجه‌ی استرس اکسیداتیو و پراکسیداسیون چربی‌ها، غشاهای سلولی آسیب می‌بینند. در نهایت با اختلال در اعمال متابولیک سلول، مرگ سلول را موجب می‌شود. سوپر اکسید دیسموتاز، کاتالاز و انواع پراکسیدازها می‌توانند H_2O_2 و سوپر اکسید را بشکنند ولی تاکنون زداآینده مستقیمی برای رادیکال‌های آزاد هیدروکسیل شناخته نشده است.

سیستم آنتی اکسیدانی گیاهان آنها را در مقابل اثرات زیان‌بار رادیکال‌های اکسیژن محافظت می‌کنند. آنتی اکسیدان‌های آنزیمی و غیرآنزیمی در سازگاری به تنش‌های غیرزیستی و اجتناب از اکسیداسیون نوری نقش مهمی دارند (آسادا، ۱۹۹۹).

تولید گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) در گیاهان

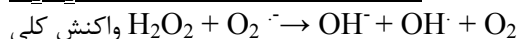
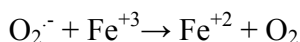
اکسیژن عنصری ضروری در فرایندهای متابولیسمی هوازی می‌باشد اما وقتی به صورت ناقص احیا شود تولید گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) می‌نماید که سمی هستند. طبق برآوردهای انجام شده حدود ۱ درصد مصرف کل O_2 یک بافت گیاهی صرف تولید ROS می‌شود. رادیکال‌های آزاد معمولاً اکسیژن فعال یا گونه‌های نیتروژن است. مهمترین رادیکال‌های آزاد عبارتند از: سوپراکسید O_2^{-1} ، هیدروژن پراکسید H_2O_2 ، هیدروکسیل OH^- ، آلکوکسیل RO، اسید نیتریک NO_3 و اکسیژن یکتایی O^- . این رادیکال‌ها که بی‌نهایت واکنش‌پذیر هستند، در غشاء خارجی الکترون‌های جفت نشده دارند. عمل اکسیداسیون ممکن است باعث انتقال الکترون از یک اتم به اتم دیگر شود. این روند به طور نرمال در هنگام متابولیسم و سیکل انتقال الکترون انجام می‌گیرد. انتقال الکترون به صورت تک الکترون، ایجاد رادیکال آزاد کرده که باعث آسیب به مولکول‌های زیستی مانند DNA، پروتئین‌ها، آنزیم‌ها و لیپیدهای موجود در غشاء می‌شوند (ایمالی، ۲۰۰۳).

اکسیژن مولکولی است که طی چهار مرحله احیا می‌شود که در ضمن آن چند نوع رادیکال اکسیژن تولید می‌شود. اولین مرحله در احیا اکسیژن یک واکنش انرژی خواه می‌باشد. درحالی که در مراحل بعدی این زنجیره واکنشی انرژی را زده و خود بخود انجام شده و کاتالیز می‌گردد.



اولین مرحله احیا O_2 تولید رادیکال‌های هیدروپروکسید HO_2^- و سوپراکسید $O_2^{\cdot-}$ می‌نماید که عمر کوتاهی داشته و به آسانی قابل انتشار نمی‌باشد. این رادیکال‌ها بسیار فعال بوده و موجب ایجاد پراکسیدها می‌شوند. به علاوه آمینواسیدهای ویژه‌ای مانند هیستیدین، متیونین و تریپتوفان به وسیله $O_2^{\cdot-}$ اکسید می‌شوند. رادیکال $O_2^{\cdot-}$ همچنین باعث پراکسیداسیون لیپیدها می‌شود که در نتیجه این عمل ساختار غشاء سلولی تخریب می‌گردد (بروسجم و همکاران، ۲۰۰۱). زمانی که فرودوکسین طی انتقال الکترون فتوسنتزی شدیداً احیا می‌شود، الکترون‌ها از فتوسیستم I به اکسیژن منتقل شده و رادیکال‌های سوپراکسید را ایجاد نماید. اکسیژن سوپراکسید با آب واکنش داده و تولید پراکسید هیدروژن (H_2O_2) می‌نماید. از آنجا که کلروپلاست فاقد آنزیم کاتالاز می‌باشد، بنابراین پراکسید هیدروژن به وسیله پراکسیداز تجزیه می‌شود. توالی واکنش‌هایی که در کلروپلاست منجر به تولید و شکست H_2O_2 می‌شود به واکنش مهلر (MR) معروف است که واکنش‌های زنجیره‌ای تولید بیشتر رادیکال‌های اکسیژن را سبب می‌شود (خان احمدی، ۱۳۸۸). H_2O_2 مولکولی با عمر نسبتاً طولانی بوده و می‌تواند تا حدی از محل تولید خود پخش شود. رادیکال $O_2^{\cdot-}$ به دلیل ایجاد H_2O_2 و رادیکال‌های OH^- بسیار خطرناک می‌باشد. سمیت بیولوژیکی H_2O_2 از طریق اکسیداسیون گروه‌های $-SH$ مدت‌هاست که شناخته شده است.

کلروپلاست مهمترین بخش تولید اکسیژن و به طور بالقوه حساس‌ترین بخش نیز می‌باشد. جایگاه اصلی تولید ROS در سلول‌های گیاهی علاوه بر کلروپلاست‌ها، در حین فرایندهای متابولیکی در میتوکندری و پراکسی‌زوم‌های سلول‌های گیاهی به وجود می‌آیند. زنجیره انتقال الکترون میتوکندریایی و زنجیره انتقال الکترون دستگاه فتوسنتزی در کلروپلاست‌ها همچنین با انتقال انرژی برانگیخته از کلروفیل به اکسیژن، اکسیژن یکتایی ایجاد می‌کنند که همراه با سوپراکسید و پراکسید هیدروژن در حضور یون‌های فلزی مثل آهن (Fe^{+2} , Fe^{+3})، می‌تواند واکنش هابر-وایس یا فنتون را انجام داده و رادیکال‌های هیدروکسیل را به وجود آورند (بولخیا و همکاران، ۲۰۰۳). مس و سایر فلزات انتقالی هم می‌توانند این واکنش را کاتالیز کنند.



جمع‌آوری رادیکال‌های آزاد برای ایجاد مقاومت یکی از ضروری‌ترین راه‌هاست، چرا که تنش‌های شوری و خشکی موجب بهم خوردن هموستازی اکسیداسیون و احیا سلولی شده و با اختلال در اعمال کلروپلاست موجب تولید انواع رادیکال‌های اکسیژن می‌شوند (میرمحمدی و قره یاضی، ۱۳۸۱).

سیستم دفاع آنتی اکسیدان

کلمه آنتی اکسیدان از دو واژه آنتی به معنی ضد و اکسیدان به معنی اکسنده تشکیل شده است. در ابتدا به نظر می‌رسد که تعریف آنتی اکسیدان با حیات در تناقض است، زیرا برای زندگی به اکسیژن نیازمندیم، اما استفاده از مولکول اکسیژن به صورت بخشی از فرایندهای تولیدکننده انرژی، گونه‌های فعال اکسیژن را تولید می‌کند که برای خنثی کردن بار خود به سایر مولکول‌ها می‌چسبد و به آنها آسیب می‌رساند و به این ترتیب تهدید کننده حیات می‌شود. آنتی اکسیدان‌ها با خنثی‌سازی رادیکال‌های آزاد، فرایند اکسایش را متوقف می‌کنند. برای این کار ابتدا خود اکسید می‌شوند و سپس از طریق سایر آنتی اکسیدان‌ها به حالت اول باز می‌گردند (فرهود و عزیزی سلیمان، ۱۳۸۷). بیشتر

آنتی اکسیدان‌ها الکترون دهنده‌اند و با رادیکال‌های آزاد واکنش داده و محصولات نهایی بی‌ضرر مثل آب تولید می‌کنند. بین رادیکال‌های آزاد و آنتی اکسیدان‌ها تعادل وجود دارد (ایمالی، ۲۰۰۳).

حداقل بخشی از اثرات انواع متعددی از تنش‌های محیطی از طریق تولید ROS صورت می‌گیرد. گیاه جهت جلوگیری از آسیب ناشی از ROS به بخش‌های سلولی، سیستم پیچیده آنتی اکسیدان را ایجاد نموده‌اند. سیستم آنتی اکسیدان کلروپلاست گیاهان شامل سوپراکسید دیسموتازها و آسکوربات پراکسیداز و همچنین آمیزه‌های غیرآنزیمی مانند اسید آسکوربیک و گلوتاتیون می‌باشد.

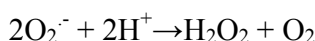
آنتی اکسیدان‌ها به دو گروه محلول در آب و محلول در چربی تقسیم می‌شوند. آنتی اکسیدان‌های محلول در آب شامل ویتامین C، گلوتاتیون، سلنیوم، مس، آهن، روی، منگنز، بعضی از فلاونوئیدها (فرهود و عزیزی سلیمان، ۱۳۸۷) و آنزیم‌های آنتی اکسیدان از قبیل سوپراکسید دیسموتاز (SOD)، کاتالاز (CAT)، گلوتاتیون پراکسیداز (GPX)، پراکسیدازها و آنزیم‌های دیگر در چرخه آسکوربات-گلوتاتیون از قبیل آسکوربات پراکسیداز (APX) و گلوتاتیون ردوکتاز (GR) می‌باشند. آنتی اکسیدان‌های محلول در چربی شامل کارتنوئیدها، ویتامین‌ها، ویتامین E، ویتامین A، کوآنزیم Q10 و بعضی فلاونوئیدها می‌باشند (فرهود و عزیزی سلیمان، ۱۳۸۷).

مکانیسم اثر آنتی اکسیدان

از جمله آنتی اکسیدان‌های آنزیمی SOD می‌باشد که جاروگر اولیه رادیکال سوپراکسید بوده و H_2O_2 تولید می‌کند، در مرحله بعد کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز و دیگر پراکسیدازهای عمومی باعث تجزیه آن می‌شوند (آسادا، ۱۹۹۹).

سوپراکسید دیسموتاز (SOD)

آنزیم سوپراکسید دیسموتاز، یکی از آنزیم‌های آنتی اکسیداتیو می‌باشد که تبدیل رادیکال‌های سوپراکسید به پراکسید هیدروژن را برعهده دارد.



این آنزیم‌ها در همه موجودات هوازی در تمام بخش‌های سلولی درگیر تنش اکسیداتیو مشاهده می‌گردد. سه نوع SOD براساس کوفاکتورهای فلزی موجود در ساختارشان طبقه‌بندی می‌گردند. این سوپراکسیدها شامل مس/روی (Cu/Zn-SOD)، در میتوکندری و پراکسی زوم، منگنز (Mn-SOD) در کلروپلاست، میتوکندری و سیتوزول و آهن (Fe-SOD) در کلروپلاست می‌باشند (سایرام و سیریواستاوا، ۲۰۰۲). پراکسید حاصل SOD در محیط سلول به کمک آنزیم‌های کاتالاز و پراکسیداز تجزیه و حذف می‌گردد (سرخره و همکاران، ۲۰۱۱).

آسکوربات پراکسیداز (APX)

آنزیم APX، از دیگر آنزیم‌های مسیر زدایش رادیکال‌های آزاد اکسیژن است. آسکوربات پراکسیداز دارای قرابت زیادی با آسکوربات بوده و از اولین آنزیم‌هایی است که در کلروپلاست و سیتوزول سلول‌های گیاهی نسبت به

زدودن آب اکسیژنه عمل می‌نماید. اگرچه کاتالازها قادر به زدودن مقادیر زیادی آب اکسیژنه هستند، ولی جایگاه آنها در پراکسی زوم‌ها بوده، و داشتن K_m نسبتاً بالا، توانایی آنها را در نگه داشتن غلظت آب اکسیژنه تاحدی که مانع از تخریب کلروپلاست شود، را محدود می‌سازد. اشکال کلروپلاستی و سیتوزولی آسکوربات پراکسیداز در سلول‌های گیاهی شناسایی شده‌اند. این آنزیم‌ها از نظر ویژگی ماده اولیه، اسیدیته مناسب و حساسیت به تخلیه کلروپلاست با یکدیگر تفاوت دارند (سرخه و همکاران، ۲۰۱۱). آسکوربات پراکسیداز سیتوزولی توسط ژن‌های هسته‌ای کد می‌شوند، که cDNA تعدادی از آنها جدا و مشخصات آنها تعیین گردیده است. اما تاکنون هیچ cDNA که آسکوربات پراکسیداز کلروپلاستی را کد کند جدا نشده است.

آنزیم آسکوربات پراکسیداز در تمامی قسمت‌های سلول به دو فرم باند شده به غشاها و آزاد در سیتوزول وجود دارد. فعالیت‌های این آنزیم اولین بار در کلروپلاست‌ها و در چرخه Halliwell-Assada که به چرخه آسکوربات-گلوتاتیون معروف است، شناسایی شده است. در این چرخه دو آنزیم کلیدی که احتمالاً در سمیت زدایی ترکیبات اکسیژن واکنش را در گیاهان نقش دارند، شناخته شده است. اولین آنزین خنثی کننده، آنزیم سوپراکسیددیسموتاز است که سوپراکسید را به پراکسیدهیدروژن تبدیل می‌کند (لیپنر، ۱۹۹۸). حذف این فرآورده سمی SOD (H_2O_2) به وسیله APX انجام می‌شود. در این فرایند APX، آسکوربات را اکسید کرده و به مونودی‌هیدروآسکوربات تبدیل می‌کند. سپس مونودی‌هیدروآسکوربات توسط آنزیم مونودی‌هیدروآسکوربات تبدیل می‌شود و بعد از آن دی‌هیدروآسکوربات توسط گلوتاتیون احیا شده و دوباره به آسکوربات تبدیل می‌شود.

گلوتاتیون در این پرسه اکسید شده و به گلوتاتیون دی سولفید تبدیل می‌شود و سپس توسط آنزیم گلوتاتیون ردوکتاز و با صرف NADPH احیاء شده و به شکل اول خود بر می‌گردد (هالی ول، ۱۹۹۹). این آنزیم دارای ایزوفرم‌های کلروپلاستی و سیتوپلاسمی می‌باشد و بقیه ایزوفرم‌ها در ارتباط با غشاهای پراکسی زومی و گلی اکسی زومی، آپوپلاستی و میتوکندریایی یافت شده‌اند. APX‌های نوع تیلاکوئیدی بیشتر در تیلاکوئیدهای استرومایی یعنی جایی که PSI ها مجتمع شده‌اند، وجود دارند. این مسأله می‌تواند دال بر اهمیت استقرار فعالیت APX در نزدیک‌ترین مکان تولید H_2O_2 باشد (سمیرنوف، ۱۹۹۵).

این آنزیم ها برخلاف بقیه پراکسیدازها یک گلیکوپروتئین نیست و دارای یک اتم آهن و هم می‌باشد. بررسی‌های انجام شده نشان داده که آهن نقش مهمی در بیان ژن APX دارد. در هنگام تنش‌های محیطی سطح بیان ژن و مقدار فعالیت این آنزیم افزایش می‌یابد (ناواری زو و همکاران، ۱۹۹۳).

آنزیم APX بر خلاف CAT یک آنزیم اختصاصی جاروبگر H_2O_2 گیاهی می‌باشد و در سلول‌های جانوری و میکروارگانیسم‌ها گزارش نشده است. میزان مولکول‌های CAT در سلول‌ها بیشتر از APX می‌باشد، اما تمایل CAT به H_2O_2 در حد میلی‌مولار و برای APX در حد میکرومولار و برای H_2O_2 می‌باشد، آنزیم APX قادر است به دلیل تمایل زیاد به H_2O_2 ، پراکسیدهیدروژنی را که نمی‌تواند مورد مصرف CAT قرار بگیرد، خنثی نماید (آسادا، ۱۹۹۹).

آنزیم SOD به عنوان اولین ماده در زنجیره حذف ROS ها عمل می‌کند و رادیکال O_2 را به H_2O_2 تبدیل می‌کند. پس از آن CAT در سیتوزول، میتوکندری، پراکسی زوم و گلی اکسی زوم (ناواری زو و همکاران، ۱۹۹۳) و APX در کلروپلاست، میتوکندری، پراکسی زوم و سیتوزول H_2O_2 را حذف می‌کند (آسادا، ۱۹۹۲).

آسادا (۱۹۹۹) به تشریح سیستم آنتی اکسیدان تیلاکوئیدی و استرومایی در کلروپلاست پرداخته و این دو سیستم را در گیاهان عامل مهمی در جلوگیری از تجمع ROS در اندام هوایی می‌داند. طبق مدل پیشنهادی وی SOD، APX و GR آنزیم‌های کلیدی آنتی اکسیدان در زدودن ROS در گیاهان به حساب می‌آیند.

فعالیت APX و تمایل آن به H_2O_2 بیش از CAT می‌باشد. اگرچه فعالیت آنزیم CAT در حذف H_2O_2 ضروری می‌باشد. اما فعالیت این آنزیم بیشتر منحصر به پراکسی زوم ها و گلی اکسی زوم‌ها می‌باشد و در کلروپلاست‌ها

حضور ندارد، اما جایگاه اصلی آنزیم APX در کلروپلاست بوده و بنابراین اختلال در فتوسنتز و ایجاد ROS در کلروپلاست‌ها بیشتر منجر به فعال شدن APX و به تبع آن GR که جزو سیستم‌های آنزیمی آنتی اکسیدان کلروپلاستی است، می‌گردد. با این نقش APX در حذف H_2O_2 در درجه دوم اهمیت قرار دارد. لذا برای APX نقش‌های دیگری نیز پیشنهاد شده است از جمله نقش آن در جوانه‌زنی و تنظیم مقدار H_2O_2 به عنوان سوبسترا برای سایر آنزیم‌ها را می‌توان نام برد (بروسجم و همکاران، ۲۰۰۱).

کاتالاز (CAT)

کاتالازها آنزیم‌هایی هستند که هیدروژن پراکسید را به آب و اکسیژن تبدیل می‌کنند. در نتیجه این واکنش از اثرات زیان‌بار H_2O_2 جلوگیری می‌شود. گیاهان بر خلاف جانوران ایزوفرم‌های مختلفی از کاتالازها را دارا هستند که در پراکسی‌زوم‌ها و گلی‌اکسی‌زوم‌ها وجود دارند.

کاتالازها اصلی‌ترین آنزیم جاروبگر H_2O_2 در گیاهان می‌باشند که می‌توانند مستقیماً باعث دیسموتاسیون H_2O_2 شده و یا اینکه با اکسیداسیون سوبسترهایی مانند متانول، اتانول، فرمالدهید و اسیدفرمیک موجب تجزیه H_2O_2 شوند. فعالیت این آنزیم به مقادیر جزئی Zn, Cu, Mn وابسته است (بروسجم و همکاران، ۲۰۰۱). کاتالاز تقریباً در تمامی سلول‌های جانوری، سلول‌های گیاهی، مخمرها و میکروارگانیسم‌های هوازی وجود دارد و در سلول‌های گیاهی فعالیت آن تا حدود زیادی به پراکسی‌زوم‌ها محدود شده است (وجویس و جووانیک، ۲۰۰۱).

محل استقرار CAT بر خلاف APX که تقریباً بیشتر حجره‌های داخل سلولی است عمدتاً اندامک‌های پراکسی‌زومی می‌باشد. اما از آن جا که پراکسید هیدروژن می‌تواند از طریق آکوآپورین‌ها از حجره‌بندی‌های مختلف سلول عبور نماید بنابراین کاتالاز می‌تواند در شرایط تنش به خنثی‌سازی پراکسید هیدروژنی که از کلروپلاست‌ها و سیستوپلاسم به پراکسی‌زوم راه یافته بپردازد. آنزیم CAT مولکولی حساس به شرایط نامطلوب است و می‌تواند نشانگر خوبی برای شرایط تنش باشد. این آنزیم علاوه بر مقاومت به شوری، در به تعویق انداختن پیری نیز نقش دارد (باسزک کونیتا و همکاران، ۲۰۰۶).

آنزیم CAT به دلیل داشتن K_m بالا، وقتی در سلول‌های گیاهی و حیوانی وارد عمل می‌شود که مقدار H_2O_2 در محیط زیاد باشد. کاتالاز یک اکسیدکننده مهم H_2O_2 است و برای عمل نیازی به پیش ماده احیاء کننده ندارد. در چرخه تنفس نوری در برگ، تجمع CAT در برگ، برای پاک‌سازی بافت برگ، از H_2O_2 مشهود است، ولی میزان کاتالاز در کلروپلاست ناچیز یا صفر است (وجویس و جووانیک، ۲۰۰۱).

تنش‌های محیطی سنتز پروتئین را تحت تاثیر قرار می‌دهند (مانند خشکی، سرما و گرما) ممکن است سبب غیرفعال شدن CAT شوند. این اثر ممکن است در جبران کاهش H_2O_2 تولید شده در فتوسیستم ۲ در اثر افزایش جبرانی آسکوربات، گلوتاتیون و APX باشد (وجویس و جووانیک، ۲۰۰۱).

استفاده از آنتی اکسیدان‌ها به صورت مصنوعی

خسارت‌های ناشی از واکنش‌های اکسیداتیو به DNA، پروتئین و سایر ملکول‌ها باعث ایجاد و توسعه بیماری‌هایی نظیر بیماری‌های قلبی - عروقی، سرطان، پیری، خونریزی کبد و غیره شود.

از آنتی اکسیدان‌ها به صورت افزودنی‌های غذایی به منظور محافظت از غذاها در مقابل فساد استفاده می‌کنند. مواجهه با اکسیژن و نور خورشید دو عامل مهم دخیل در اکسایش غذا محسوب می‌شود. اسیدهای چرب غیر اشباع از جمله مولکول‌هایی‌اند که اغلب تحت تاثیر اکسایش قرار می‌گیرند. چربی‌های اکسید شده معمولاً بی‌رنگ‌اند و طعم ناخوشایند فلز یا گوگرد دارند، بنابراین باید از اکسایش غذاهای غنی از چربی جلوگیری شود (فرهود و عزیزی سلیمان، ۱۳۸۷). آنتی اکسیدان‌های سنتزی برای به تأخیر انداختن اکسیداسیون چربی‌ها و پایداری روغن‌ها استفاده می‌شود اما به دلیل اثرات بد تغذیه‌ای، سمیت و سرطان‌زا بودن آنها استفاده وسیع از آنها محدود شده است. بنابراین تحقیق درباره یکسری ترکیبات طبیعی با خاصیت آنتی اکسیدانی جهت پیشگیری از پراکسیداسیون لیپید و در نتیجه پیشگیری از بیماری‌های مربوطه که اثرات سمی آنتی اکسیدان‌های موجود را نداشته باشد لازم به نظر می‌رسد (خان احمدی، ۱۳۸۸). شناخت فعالیت آنتی رادیکالی ترکیبات گیاهی و مشتقات آنها موجب استفاده زیاد آنها به عنوان آنتی اکسیدان در سامانه‌های غذایی و بیولوژی شده است.

آنتی اکسیدان‌های طبیعی

آنتی اکسیدان‌ها با کم کردن اثر رادیکال‌های آزاد می‌توانند موجب پیشگیری از بیماری‌هایی مثل سرطان و حوادث قلبی باشند (هولمن و کاتون، ۱۹۹۷). میوه‌ها و سبزیجات دارای طیف وسیعی از ترکیبات آنتی اکسیدان هستند که از آن جمله می‌توان به ترکیبات فنولی و کاروتنوئیدی اشاره کرد. مشاهده شده است ارتباط شدیدی بین مصرف میوه و سبزی و کاهش ابتلا به بیماری‌های قلبی _ عروقی، سرطان، دیابت، آلزایمر و مشکلات جسمی ناشی از پیری وجود دارد. عسل غنی از آنتی اکسیدان‌های آنزیمی و غیر آنزیمی، از جمله کاتالاز، پراکسیداز، اسید آسکوربیک، فلاونوئیدها و آلکالوئیدها می‌باشد. بطور معمول میزان اسیدآسکوربیک که یک آنتی اکسیدان است ۲/۴ میلی‌گرم در ۱۰۰ گرم عسل می‌باشد. با این وجود برخی از گونه‌های خاص عسل حاوی بیش از ۱۵۰-۷۵ میلی‌گرم اسیدآسکوربیک می‌باشند. به طور کلی عسل‌های تیره‌تر حاوی آنتی اکسیدان‌های بیشتری هستند و قدرت بازدارندگی (ضد باکتریایی) بیشتری دارند. آنتی اکسیدان‌ها به عنوان نگهدارنده مواد غذایی در جلوگیری از فساد و تغییر رنگ غذاها که در اثر نور، حرارت و بعضی فلزات ایجاد می‌شود، بکار می‌روند. آنتی اکسیدان‌ها در مقابل عوامل اکسیدکننده غذایی حایل شده و از ترکیب آنها با اسیدهای چرب غیر اشباع جلوگیری می‌کنند. فلاونوئیدهای جدا شده از گیاه آویشن و بعضی از ترکیبات موجود در زردچوبه، فلفل، پیاز و سیر به شدت اثر آنتی اکسیدانی دارند.

هاینبرگ و همکاران (۲۰۰۶) فعالیت آنتی اکسیدانی برخی از سبزی‌ها و ادویه‌ها (ریحان، برگ بو، جعفری، سروکوهی، رازیانه و زیره سبز) را بررسی کردند. نتایج نشان داد که یک گرم عصاره ریحان قدرت آنتی اکسیدانی برابر با ۱۷۷ میلی گرم تورولوکس (معادل ویتامین E) داشت.

آنتی اکسیدان گیاهی و تغذیه‌های مثل پلی‌فنول‌های چای سبز به عنوان موادی مؤثر در مقابل بیماری‌ها شناخته شده‌اند. مطالعات نشان داده فلاونوئیدهای چای ۲۰ مرتبه اثر آنتی اکسیدانی قوی‌تری نسبت به ویتامین C در اکسیداسیون لیپیدها دارد.

طی تحقیقات جدید مشخص شده که خوردن زیاد چای مقاومت LDL را در مقابل اکسیداسیون افزایش می‌دهد و همچنین عصاره انگور، زنجبیر، لیکوپن موجود در گوجه و بتاکاروتن تغییرات اکسیداسیون LDL را مهار می‌کند.

رتینول (ویتامین A یا بتاکاروتن) گیاهان با رنگدانه‌های زرد و نارنجی و سبزی‌تیره و نیز میوه‌ها را در برابر تشعشعات (یکی از عوامل اکسیدان) محافظت می‌کنند و نیز نقش مشابهی را در انسان ایفا می‌کنند (هالی ول، ۱۹۹۹)

(آسکوربیک اسید (ویتامین C) نیز از طریق حفاظت از باندهای دوگانه، پاک کردن اکسیژن و دیگر رادیکال‌ها ایفای نقش می‌کند (هالی ول، ۱۹۹۹).

آلفا توکوفرول (ویتامین E) نیز به عنوان گیرنده بسیار مؤثر برای رادیکال‌های پراکسیل که در غشا ایجاد می‌شود، عمل می‌نماید (هالی ول، ۱۹۹۹). روغن گلرنگ دارای مقدار زیادی از این ویتامین محلول در چربی می‌باشد که موجب ثبات روغن در اثر اکسیداسیون طی دوران نگهداری می‌شود (خواجه پور، ۱۳۸۳).

اثر آنتی اکسیدانی عصاره مریم گلی و روغن بذر چای، عصاره رازیانه به ترتیب در نگهداری روغن آفتابگردان، روغن بزرک و روغن سویا مؤثر بوده است. انواع توت، کلم بروکلی، گوجه فرنگی، انگور قرمز، سیر و اسفناج، چای، هویج، سویا و غلات سبوس‌دار از منابع غنی آنتی اکسیدان هستند (خان احمدی، ۱۳۸۸).

مسیرهای فرستادن سیگنال در تنش‌های، خشکی و شوری و سرما

واکنش‌های سلولی و مولکولی گیاه در پاسخ به استرس‌های محیطی مثل خشکی و شوری و سرما توسط بسیاری از محققین مطالعه شده است. این مکانیسم‌ها شامل سیگنال‌های محیطی و فرستادن سیگنال‌ها به سلول و پاسخ (سازگاری) است که پایه و اساس بیولوژی سلول است. این مسیرهای فرستادن سیگنال در استرس‌های مختلف تا حد زیادی مشترک است بنابراین مسیرهای مختلف فرستادن سیگنال در همه استرس‌ها به طور خلاصه بررسی می‌شود و سپس به صورت اختصاصی پاسخ‌های مولکولی به تنش خشکی و اعمال مختلف ژل‌های تحریک کننده در تنش خشکی بحث خواهد شد.

سیگنال‌ها

مسیرهای عمومی برای فرستادن سیگنال استرس

عمده‌ترین نوع فرستادن سیگنال، بدین گونه است که با یک سیگنال ابتدایی آغاز می‌شود و در ادامه آن دومین پیام رسان فعال می‌شود. مثل اینوزیتول فسفات و فعال شدن اکسیژن (Ros) و پیام رسان دوم میزان Ca^{2+} را در داخل سلول تغییر می‌دهد و سپس واکنش فسفوریلاسیون پروتئین آغاز می‌شود و در نهایت پروتئین هدف کار محافظت از سلول را انجام می‌دهد و یا موجب بیان فاکتورهایی که در کنترل اختصاصی پاسخ به تنش نقش دارند، می‌شود. تولیدات این ژل‌ها ممکن است با تولید منظم مولکول‌هایی مانند هورمون (ABA) اتیلن و سالیسیک اسید (SA) همراه باشد، این مولکول‌های تنظیمی ممکن است موجب فعال‌سازی دوباره مسیر سیگنال شوند. فرستادن پیام، مستلزم هماهنگی کننده‌های اختصاصی و موقتی برای همه مولکول‌های سیگنالی است.

سیگنال‌های مختلفی در زمان ایجاد استرس فرستاده می‌شوند برای واکنش‌های آنزیمی مختلف و پروتئین‌ها تاثیر می‌گذارند. این سیگنال‌ها موجب تغییر در ترکیب پروتئین‌هایی مثل آنزیم‌های مسئول ساخت پروتئین‌ها، لیپیدها، گلیکوسیلیت‌ها و ubiquitination هستند. سیگنال‌های استرس‌های مختلف به سنسورهای متفاوتی نیازمند هستند. تنش‌هایی مانند خشکی، سرما و شوری با همه تفاوتی که دارند به نظر می‌رسد در فرستادن سیگنال مشترک هستند. هر

سیگنال ممکن است یک سوبسترا برای سیگنال دیگر باشد و کنترل این سیگنال‌ها در یک نگاه به غشاء پلاسمایی، پروتئین‌ها و سنسورهای موجود در گیاه بستگی دارد.

۲-دسته دوم سیگنال‌ها (هورمون‌ها و پیام‌رسان‌ها)، موجب تغییراتی در سلول (درون سلول) می‌شود. دسته دوم سیگنال‌ها ممکن است در استرس‌های مختلف، مسیرهای مختلفی داشته باشند. همچنین بین مسیرهای مختلف، سیگنال‌ها و استرس‌های مختلف اثر متقابل وجود دارد. بنابراین استرس اولیه ممکن است مسیرهای متفاوت سیگنال را فعال کند و این مسیرها ممکن است نتایج متفاوتی را در واکنش گیاه به استرس داشته باشند.

سنسورها

پتانسیل سنسورهای مختلف برای سیگنال‌های ناشی از استرس‌های (غیر زیستی)

این سنسورها در استرس‌های مختلف متفاوتند، ولی به نظر می‌رسد در استرس، خشکی و شوری و سرما تا حدی مشترک باشند. در همه این استرس‌ها یون Ca^{+2} ، به درون سیتوپلاسم سلول فرستاده می‌شود. بنابراین کانال‌های پاسخ دهنده برای جریان Ca^{+2} ، یکی از سنسورهای موجود در پاسخ به سیگنال استرس است.

فرستادن Ca^{+2} به درون سیتوپلاسم در استرس سرما موجب تغییر در ساختمان سلولی می‌شود و این واکنش سریع گیاه به کاهش حرارت است. نوع دیگری از سنسورهای غشایی مانند پروتئین‌هایی است که به کاهش درجه حرارت حساس هستند و از نوع کیناز با دو نوع ساختمان هیستیدینی می‌باشند. این سنسورهای کیناز هیستیدینی در سیانوباکترها به نام (Hik33) در باکتری *Bacillus subtilis* به نام (Desk) مطالعه شده‌اند و مشخص شده است که این پروتئین‌های غشایی در هنگام استرس موجب تغییر ساختمان غشاء و مقاومت به استرس می‌شوند.

در گیاهان استرس‌هائی مثل سرما، خشکی و شوری موجب تجمع اسمولیت‌ها و آنتی اکسیدانت‌ها می‌شود. در مخمر و حیوانات نیز سیر پروتئین کینازی معروف به Mitogen-Activatal Protein Kineve که به اختصار MAPK خوانده می‌شود. محلول‌های سازگار کننده اسمزی و آنتی اکسیدان‌ها را در سلول می‌سازند. MAPK گیاهان نیز در استرس خشکی مشاهده شده است.

مسیر MAPK به وسیله سنسورهایی مثل پروتئین‌های تیروزین-کیناز و G-پروتئین‌های متصل شونده به پذیرنده‌ها فعال می‌شوند. در گیاه آرابیدوپسیس این پروتئین MAPK و در مخمر به نام SLN1 شناسایی شده است که در مورد AtHK1 و نحوه عمل آن در مقاومت به خشکی در ادامه این بخش بحث خواهد شد.

سیگنال‌های ثانویه درون سلولی

این سیگنال‌ها موجب انتقال Ca^{+2} به درون سیتوپلاسم و فعال شدن ساخت ترکیباتی مانند اینوزیتول پلی فسفات، ریبوز حلقوی APP و آدنین اسید نوکلئیک می‌شود. این ترکیبات موجب حفاظت سلول از تغییرات اسمزی و کاهش آب سلول می‌شود. همچنین موجب ترشح ABA خواهد شد که تغییرات فیزیولوژیکی متفاوتی را در سلول ایجاد می‌کنند، از این رو به آنها سیگنال‌های ثانویه می‌گویند. (چاوس و همکاران، ۲۰۰۳).

مکانیسم‌ها

مکانیسم ROS

مکانیسم ROS شامل سیگنال‌هایی مثل سوپراکسیداز، هیدروژناز، پروکسیداز و رادیکال‌های هیدروکسیل در پاسخ به تنش‌های مختلف است (هساگوا و همکاران، ۲۰۰۰). این مکانیسم هنگام آسیب دیدگی سلول‌ها مطرح می‌شود و موجب بیان ژل (CaT_1) که مسئول کاتالیز H_2O_2 است می‌شود و در تنظیم بسته شدن روزنه‌ها و فعال‌سازی Ca^{+2} برای محافظت سلول ضروری است. همچنین ROS ممکن است موجب فرستادن سیگنال‌هایی برای ساخت پروتئین‌هایی مثل تیروزین فسفاتاز برای اکسیداسیون باقیمانده‌های سیستئین شود. در گیاهان تراریخت بیان ROS بیشتر از گیاهان نرمال دیده شده است.

مکانیسم SOS

گروه مهمی از سنسورهای گیاهی در پاسخ به استرس‌ها در گیاهان دارای مکانیسم SOS_3 هستند که مسئول ساخت پروتئین‌های متصل شونده به Ca^{+2} است. مشخص شده است که موتانت ژل مسئول SOS_3 در آرابی‌دوپسیس موجب حساس شدن گیاهان به شوری می‌شود. از مکانیسم‌های SOS_1, SOS_2 نیز در تحمل به شوری در گیاهان می‌توان بهره برد. پروتئین‌های SOS_2 به غشاء سلول متصل شده و موجب تحمل گیاه به شوری می‌شود. میزان موتانت‌های SOS_2, SOS_3 در خویشاوندان وحشی بیش از گیاهان زراعی است. تنظیم‌کننده مسیر SOS برای جذب یون‌ها در گیاهان در هنگام تنش الزامی هستند، این تنظیم‌کننده میزان Na^+ را در درون و بیرون سلول تنظیم می‌کنند و سیگنال‌های Ca^{+2} به سیتوپلاسم فرستاده می‌شود. SOS_3 موجب فعال‌سازی SOS_2 و پروتئین‌های سدین-ترئونین کیناز می‌شود که در تحمل به شوری نقش دارند.

تنظیم‌کننده‌های اسمزی مسئول تنظیم سازگاری سلول و غشاء سلول به تنش‌های محیطی و تنظیم رشد گیاه هستند. همچنین سلول‌ها نیازمند جذب بعضی از مواد غذایی مهم و نگهداری برخی یون‌ها در هنگام تنش می‌باشند. سلول‌های گیاهی میزان K^+ را در حد (۲۰۰-۱۰۰ Mm) نگه می‌دارند تا بتوانند متابولیت‌های نرمال را در گیاه انجام دهند و میزان آماس سلولی را حفظ کنند. همچنین میزان Na^+ در گیاه بایستی کمتر از (Mm) در سیتوپلاسم باشد.

روش تحقیق

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی، نواحی جمع آوری و طرح آزمایشی

گونه‌های وحشی بادام مطالعه شده در جنس *Prunus*، زیرجنس *Amygdalus* شامل *P. communis* (L.) Archang، *P. eleagnifolia* (Spach) Fritsch، *P. orientalis* Mil. (syn. *P. argenta* Lam.)، *P. lycioides* Spach، *Euamygdalus* Spach، *P. reuteri* Boiss. et Bush، *P. scoparia* Spach، *P. glauca* (Browicz) A.E. Murray، *P. arabica* (Oliver) Neikle، *Spartioides* Spach. تعداد افراد مورد مطالعه در هر مکان از ۱ تا ۵ بسته به تنوع زیستی دسترسی در زمان نمونه برداری می‌باشد.

در این مطالعه ۸ گونه بادام وحشی (جنس *Prunus* و زیر جنس *Amygdalus*) مورد بررسی قرار گرفت: *P. communis* [L. (Archangeli)], *P. eleagnifolia* (Mill.), *P. orientalis* (Mill.) [syn. *P. argentia* (Lam)], *P. lycioides* (Spach), *P. reuteri* (Boiss & Bushe) [syn. *P. hordia* (Spach)], *P. arabica* (Olivier), *P. glauca* (Browick), and *P. scoparia* (Spach). عملیات صحرایی در سال ۲۰۱۰ با هدف جمع‌آوری گونه‌های وحشی بادام در ایران انجام گرفت (سرخه و همکاران، ۲۰۰۹). گیاهان دو ساله در گلدان‌های متوسط در سپتامبر ۲۰۱۱ کشت گردید و سپس به تدریج برای سه مرتبه به گلدان‌های بزرگ‌تر به منظور تحریک و نمو سیستم ریشه‌ای انتقال داده شدند. خاک مورد استفاده گلدانی شامل ۲۲ درصد خاک سطحی، پرلیت و مالچ گیاهی، ۱۷ درصد ورمی کولیت، ۱۱ درصد کود حیوانی و ۶ درصد شن می‌باشد. متعاقباً گلدان‌ها به اتاقک رشد (۱۲ ساعت روشنایی، ۶۵ درصد رطوبت نسبی و $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ روشنایی) انتقال و سطوح مختلف تیمار تنش سرمایی به صورت ذیل اعمال گردید: الف) کاهش تدریجی درجه حرارت ($0/5 \text{ C d}^{-1}$) از $25/20 \text{ C}^{\circ}$ تا $15/10 \text{ C}^{\circ}$ (روز/شب) برای مدت زمان ۲۴ ساعت به منظور بیان توانایی تجمع دمای سرما.

ب) سه روز اعمال چرخه سرمازدگی: برای این منظور گیاهان در دمای 4°C در طول شبانه روز و ۴ ساعت در ابتدای صبح به دنبال آن همراه با افزایش تدریجی تا دمای 15°C در خلال باقیمانده روز [$3 \times (15/4^{\circ}\text{C})$].
ج) بازیابی گیاهان در اثر تنش سرما در $20/25^{\circ}\text{C}$ برای مدت ۷ روز.
فعالیت‌های سوپراکسید دسموتاز- SOD (EC 1.15.1.11) و کاتالاز- CAT (EC 1.11.1.6) در برگ براساس روش سوفو و همکاران (۲۰۰۴) و آسکوربات پراکسیداز- APX (EC 1.11.1.11) مطابق با روش سوفو و همکاران (۲۰۰۵) و سرخه و همکاران (۲۰۱۱) اندازه گیری گردید. محتوای پروتئین محلول توسط روش رنگ‌آمیزی کوماسی بلو تعیین گردید.
استخراج و سنجش کل ASA برگ گونه‌های وحشی مورد مطالعه، براساس روش سوفو و همکاران (۲۰۰۵) و سرخه و همکاران (۲۰۱۱) انجام گردید. میزان α -توکوفرل برگ، H_2O_2 و رادیکال هیدروکسیل ($\text{OH}^{\bullet}$) مطابق با روش ارائه شده توسط موراتا و همکاران (۲۰۱۲) اندازه گیری گردید.

تجزیه آماری

طرح آزمایش مورد استفاده در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با ۱۰ تکرار ($n=10$) پیاده گردید. داده‌های آماری با استفاده از نرم افزار آماری SAS version 9.1 (Institute Inc.; Cary, NC, USA) تجزیه و تحلیل گردیدند. تفاوت بین صفات مورد مطالعه با استفاده از جدول تجزیه واریانس (ANOVA) و آزمون مقایسات میانگین توکی ($P<0.05$) تعیین گردید.

فصل دوم:

داده ها و نتایج تحقیق

داده ها و نتایج تحقیق

در این تحقیق فعالیت، SOD بعد از $[15/10^{\circ}C]$ در گونه *P. communis* (+۷۹ درصد در مقایسه با کنترل)، *P. eleagnifolia* (+۵۹ درصد)، *P. reuteri* (+۲۷ درصد) و -۷۱ درصد در گونه *P. scoparia* اختلاف معنی داری از خود نشان دادند (جدول ۱). تحت تیمار $[3 \times (15/4^{\circ}C)]$ گونه های *P. Arabica*، *P. reuteri*، *P. communis* و *P. glauca* به ترتیب +۳۱۱ درصد، +۲۵۵ درصد، +۲۱۳ درصد و +۵۷ درصد افزایش معنی داری را نشان دادند. گونه *P. eleagnifolia* فعالیت آن تغییری نشان نداده در حالی که گونه های *P. lycioides*، *P. orientalis* و *P. scoparia* کاهش معنی داری به بیش از نصف تیمار کنترل یافتند (جدول ۱). در اثر بازیابی گونه های تحت تنش $[3 \times (15/4^{\circ}C)]$ گونه *P. eleagnifolia* و *P. glauca* نزدیک به کنترل بوده اند. در حالی که *P. communis*، *P. reuteri* و *P. arabica* به ترتیب +۱۶۴ درصد، +۲۶۷ درصد و +۱۴۳ درصد فعالیت بالاتری از SOD را از خود بروز دادند (جدول ۱). در مقابل، گونه های *P. orientalis*، *P. lycioides* و *P. scoparia* در شرایط بازیابی روند متفاوتی نسبت به کنترل از خود نشان دادند (تقریباً $1/3$ کنترل) (جدول ۱).

فعالیت APX نیز در بین گونه های وحشی مورد مطالعه بعد از تیمار سرما تغییرات معنی داری از خود نشان دادند (جدول ۱). به ویژه پتانسیل حذف H_2O_2 توسط APX به طور پیوسته در گونه های *P. arabica*، *P. eleagnifolia* و *P. glauca* در انتهای تیمار $15/10^{\circ}C$ افزایش یافته است و در سطوح مشابهی بعد از $[3 \times (15/4^{\circ}C)]$ قرار گرفته اند (جدول ۱). با بازیابی گیاهان ژنوتیپ های بادام افزایش کمی نسبت به کنترل از خود نشان دادند. جالب توجه این است که گونه *P. arabica* و *P. glauca* افزایش معنی داری به موازات هم از نظر فعالیت SOD و APX بعد از تیمار سرما از خود نشان دادند. این موضوع پیشنهاد کننده این است که APX می تواند نقش حفاظتی بسیار مهمی در فرایند جارو نمودن (Scavenging) زمانی که با همدیگر مورد مقایسه قرار می گیرند، داشته باشد.

کاتالاز قادر است H_2O_2 را به آب و O_2 تبدیل نماید در صورتی که APX اسکوربات (AsA) را به عنوان دهنده الکترون جهت خنثی نمودن H_2O_2 مورد استفاده قرار می‌دهد. در خلال $15/10^\circ C$ فعالیت CAT با استثنای گونه‌های *P. lycioides* و *P. scoparia* افزایش یافته به طوری که این افزایش بیشتر از فعالیت CAT در گونه *P. communis* (۱۰۷+ درصد) مشاهده شده است. هرچند که بعد از اعمال تیمار [$3 \times (15/4^\circ C)$] همه گونه‌ها فعالیت کاتالاز کاهش یافته‌ای را نسبت به تیمار کنترل، نشان دادند. در صورتی که از بین گونه‌های مورد مطالعه *P. eleagnifolia* و *P. communis* تنها کاهش معنی‌داری به ترتیب ۳۸- درصد و ۵۶- درصد داشتند (جدول ۱). بر اثر بازیابی همه گونه‌های وحشی مورد مطالعه از نظر فعالیت CAT افزایش نشان دادند به طوری که افزایش خصوصی (۲۶۹+ درصد) در گونه *P. communis* مشاهده گردید (جدول ۱). بنابراین مشاهده می‌شود که تنظیم بیشینه‌ای (Up regulation) از فعالیت CAT بخش بسیار مهمی از پاسخ گونه‌های وحشی *Prunus* به سرما می‌باشد. نتایج مشابهی نیز در برخی از گونه‌های مقائم به سرمازدگی نیز مشاهده شده است (شانگ و همکاران، ۲۰۰۳). کاتالاز دارای قدرت برگشت‌پذیری بالایی بوده و توسط نور و O_2 ممانعت می‌شود. بنابراین، نیازمند شرایطی می‌باشد تا به طور پیوسته سنتز گردیده تا بتوان در شرایط تنش، فائق آمد. افزایش CAT بعد از $15/10^\circ C$ مقاومت بسیار بالایی نسبت به سرما در مرحله تجمع سرما در گیاهان را پیشنهاد می‌نماید. به طوری که کاتالاز برگ در مقابل غیرفعال شدن نوری بهتر محافظت گشته و به میزان کمی از سنتز آن در زمانی که درجه حرارت به طور ناگهانی کاهش می‌یابد، ممانعت می‌گردد (شانگ و همکاران، ۲۰۰۳).

جدول ۱. فعالیت‌های سوپراکسیددسموتاز (SOD)، آسکوربات پراکسیداز (APX) و کاتالاز (CAT) در برگ‌های ۸ گونه بادام وحشی

Treatment	SOD activity (units mg ⁻¹ protein)							
	<i>P. communis</i>	<i>P. eleagnifolia</i>	<i>P. orientalis</i>	<i>P. lycioides</i>	<i>P. reuteri</i>	<i>P. arabica</i>	<i>P. glauca</i>	<i>P. scoparia</i>
25/20°C (control)	11.7 ± 0.25 c	13.1 ± 0.26 c	29.7 ± 0.31 a	32.6 ± 0.25 a	28.6 ± 0.19 b	9.1 ± 0.38 b	18.6 ± 0.26 b	96.6 ± 0.42 a
[15/10°C]	20.9 ± 0.22 b	20.8 ± 0.28 a	21.2 ± 0.28 a	23.6 ± 0.28 a	32.3 ± 0.33 a	11.7 ± 0.40 b	20.4 ± 0.25 b	28.3 ± 0.38 b
[3 × (15°C/ 4°C)]	48.1 ± 0.24 a	11.5 ± 0.21 c	8.9 ± 0.19 b	14.5 ± 0.31 b	30.5 ± 0.30 a	28.5 ± 0.31 a	29.2 ± 0.31 a	30.1 ± 0.32 b
25/20°C (recovery)	30.9 ± 0.32 b	10.7 ± 0.30 c	8.6 ± 0.18 b	9.7 ± 0.24 c	31.6 ± 0.29 a	22.1 ± 0.40 a	19.9 ± 0.28 b	30.5 ± 0.27 b
Treatment	APX activity (units mg ⁻¹ protein)							
	<i>P. communis</i>	<i>P. eleagnifolia</i>	<i>P. orientalis</i>	<i>P. lycioides</i>	<i>P. reuteri</i>	<i>P. arabica</i>	<i>P. glauca</i>	<i>P. scoparia</i>
25/20°C (control)	7.6 ± 1.45 a	7.5 ± 0.89 a	7.7 ± 1.15 b	8.5 ± 1.77 b	8.1 ± 1.23 b	7.3 ± 1.74 b	10.2 ± 1.47 b	12.6 ± 1.47 c
[15/10°C]	8.5 ± 1.22 a	17 ± 1.14 b	8.1 ± 1.65 a	7.6 ± 1.35 b	7.5 ± 0.96 b	14.5 ± 1.10 a	20.6 ± 2.44 a	34.5 ± 2.17 a
[3 × (15°C/ 4°C)]	9.1 ± 1.12 a	14.5 ± 0.72 b	9.3 ± 1.22 a	10.1 ± 1.19 a	11.2 ± 1.08 a	19.7 ± 1.28 a	27.6 ± 2.14 a	31.7 ± 2.10 a
25/20°C (recovery)	9.4 ± 1.34 a	12.5 ± 1.33 b	8.6 ± 1.44 a	7.6 ± 0.98 b	8.4 ± 0.84 b	8.2 ± 1.87 b	22.1 ± 1.87 a	22.4 ± 1.88 b
Treatment	CAT activity (units mg ⁻¹ protein)							
	<i>P. communis</i>	<i>P. eleagnifolia</i>	<i>P. orientalis</i>	<i>P. lycioides</i>	<i>P. reuteri</i>	<i>P. arabica</i>	<i>P. glauca</i>	<i>P. scoparia</i>
25/20°C (control)	18.5 ± 0.02 b	48.5 ± 0.44 c	70.6 ± 0.35 c	42.5 ± 0.87 b	34.4 ± 0.47 c	60.4 ± 1.22 c	71.3 ± 1.20 c	89.4 ± 0.65 b
[15/10°C]	17.6 ± 0.23 b	84.3 ± 0.38 b	103.4 ± 1.25 b	32.8 ± 0.97 b	51.6 ± 1.12 b	90.4 ± 1.77 b	108.7 ± 1.07 b	81.5 ± 0.45 b
[3 × (15°C/ 4°C)]	5.3 ± 0.48 d	21.5 ± 0.25 d	56.7 ± 1.44 c	34.3 ± 1.58 b	32.7 ± 0.85 c	52.7 ± 2.14 c	63.2 ± 0.87 c	72.3 ± 0.38 b
25/20°C (recovery)	31.4 ± 0.35 a	134.8 ± 0.74 a	189.6 ± 1.42 a	51.4 ± 1.87 a	58.8 ± 1.75 a	118.6 ± 2.44 a	201.3 ± 1.25 a	178.5 ± 0.84 a

آسکوربات یک عامل قوی و فعال جاروب نمودن گونه‌های اکسیژن فعال (ROS) می‌باشد که با H_2O_2 واکنش داده و در یک واکنش توسط APX و یا به طور غیرآنزیمی با $O_2^{\cdot -}$ ، $OH^{\cdot}$ و هیدرو پرواکسیداز چربی تجزیه

می‌گردد. شرایط تیمار سرما [15/10 °C] اثرات متفاوتی بر روی محتوای آسکوربات (AsA) ژنوتیپ‌های بادام وحشی دارد. به طوری که، در گونه‌های *P. communis*, *P. oleagnifolia*, *P. glauca* و *P. scoparia* افزایش معنی‌داری از خود نشان دادند (جدول ۱). به ویژه بعد از [15/10 °C]، سطح AsA در گونه *P. communis* دوبرابر افزایش یافت (جدول ۱). بعد از [15/4 °C] × 3 گونه‌های *P. oleagnifolia*, *P. lycioides* و *P. reuteri* به ترتیب ۸۱+ درصد، ۹۴+ درصد و ۱۳۹+ درصد بیشترین افزایش در محتوای AsA را از خود نشان دادند (جدول ۱). در اثر بازیابی همه ژنوتیپ‌های بادام به استثنای *P. communis*, *P. orientalis*, *P. arabica* و *P. scoparia* سطوح معنی‌دار بالاتری را از نظر سطوح AsA مشاهده گردید. قابل توجه است که سطوح بالای AsA بعد از تیمار [15/4 °C] × 3 در همه گونه‌های وحشی بادام همبستگی مثبتی با مقادیر بالای فعالیت APX را نشان دادند. این مورد در گونه *P. oleagnifolia* که بالاترین سطح AsA را دارد به خوبی مشهود بوده به طوری که به موازات افزایش دو برابری میزان فعالیت APX می‌باشد. افزایش محتوای α-توکوفرول یکی از خصوصیات گونه‌های متحمل به تنش بوده به طوری که $OH^{\bullet}$, $O_2^{\bullet -}$, 1O_2 و بخشی از H_2O_2 و محدود نمودن پراکسیداسیون چربی از طریق کاهش رادیکال‌های پروکسیل چربی، غیرفعال می‌نماید. همچنین در حفظ وضعیت احیاء مناسب در کلروپلاست و پایداری ساختار غشا بوسیله اثرمتقابل با زنجیره آسیل چربی‌های غیراشباع نقش حائز اهمیتی دارد. از این رو گونه‌های *P. communis* و *P. orientalis* افزایش چشم‌گیری را از نظر محتوای α-توکوفرول بعد از [15/10 °C] به ترتیب ۱۱۶+ درصد و ۶۷+ درصد را از خود نشان دادند (جدول ۱). در تیمار [15/4 °C] × 3 همه گونه‌های بادام مقادیر بالایی از α-توکوفرول به استثنای گونه *P. scoparia* (۳۳- درصد) از خود بروز دادند (جدول ۱). گونه‌های *P. communis*, *P. reuteri* و *P. lycioides* در شرایط تیمار بازیابی بیشترین افزایش معنی‌دار را از خود نشان دادند (جدول ۲).

جدول ۲. سطوح آسکوربات و آلفا-توکوفرول در برگ ۸ گونه بادام وحشی

Treatment	Ascorbate (mmol g ⁻¹ fw)							
	<i>P. communis</i>	<i>P. oleagnifolia</i>	<i>P. orientalis</i>	<i>P. lycioides</i>	<i>P. reuteri</i>	<i>P. arabica</i>	<i>P. glauca</i>	<i>P. scoparia</i>
25/20°C (control)	152.2 ± 2.33 c	232.4 ± 1.68 c	183.7 ± 1.25 b	283.5 ± 2.15 c	215.3 ± 1.18 c	156.6 ± 1.08 b	164.1 ± 1.14 b	235.7 ± 1.12 b
[15/10°C]	320.2 ± 2.47 a	357.3 ± 2.14 b	192.3 ± 1.74 b	332 ± 1.88 c	247.5 ± 2.44 c	182.8 ± 0.85 b	234.5 ± 2.01 a	348.5 ± 0.85 a
[3 × (15°C/4°C)]	256.8 ± 1.72 b	421.2 ± 2.17 a	274.4 ± 0.98 a	551.2 ± 2.84 a	514.9 ± 2.36 a	238.8 ± 1.48 a	259.6 ± 1.47 a	257.0 ± 0.57 b
25/20°C (recovery)	160.8 ± 1.35 c	453.8 ± 2.38 a	152.7 ± 1.44 b	424.1 ± 2.44 b	355.6 ± 1.28 b	184.9 ± 0.98 b	254.1 ± 2.33 a	191.9 ± 1.17 c
Treatment	α-tocopherol (mmol g ⁻¹ fw)							
	<i>P. communis</i>	<i>P. oleagnifolia</i>	<i>P. orientalis</i>	<i>P. lycioides</i>	<i>P. reuteri</i>	<i>P. arabica</i>	<i>P. glauca</i>	<i>P. scoparia</i>
25/20°C (control)	25.2 ± 0.05 c	21.3 ± 0.43 c	28.6 ± 0.68 c	24.2 ± 0.06 c	17.1 ± 0.14 c	34 ± 1.20 b	44.3 ± 0.02 b	54.3 ± 0.04 a
[15/10°C]	54.5 ± 0.04 a	30.0 ± 0.31 b	47.9 ± 0.85 a	25.6 ± 0.08 c	23.7 ± 0.34 b	25.6 ± 0.87 c	35.5 ± 0.35 c	32.8 ± 0.35 b
[3 × (15°C/4°C)]	36.8 ± 0.02 b	44.7 ± 0.02 a	35.4 ± 1.02 b	51.9 ± 0.05 b	43.4 ± 0.05 a	44.8 ± 0.57 a	53.9 ± 0.05 a	41.8 ± 0.06 a
25/20°C (recovery)	55.2 ± 0.48 a	36.0 ± 0.35 b	55.3 ± 0.65 a	61.5 ± 1.04 a	36.5 ± 0.04 a	23.5 ± 0.65 c	34.1 ± 0.14 c	21.6 ± 0.47 c

جدول ۳. سطوح پراکسید هیدروژن (H_2O_2) و رادیکال هیدروکسیل ($OH^\bullet$) در برگ ۸ گونه بادام وحشی

Treatment	H_2O_2 ($\mu\text{mol g}^{-1} \text{fw}$)							
	<i>P. communis</i>	<i>P. eleagnifolia</i>	<i>P. orientalis</i>	<i>P. lycioides</i>	<i>P. reuteri</i>	<i>P. arabica</i>	<i>P. glauca</i>	<i>P. scoparia</i>
25/20°C (control)	413.2 ± 1.02 a	376.3 ± 0.54 b	356.6 ± 1.84 b	267.8 ± 1.04 a	364.9 ± 0.67 b	320.5 ± 0.68 b	310.5 ± 1.20 b	406.4 ± 0.54 a
[15/10°C]	312.6 ± 1.25 b	480.5 ± 0.48 a	436.5 ± 1.02 a	94.6 ± 0.57 c	435.5 ± 0.54 a	408.6 ± 0.47 a	385.6 ± 1.32 a	273.5 ± 0.68 b
[3 × (15°C/4°C)]	331.3 ± 2.01 b	348.3 ± 0.68 b	237.3 ± 0.85 c	125.5 ± 0.68 b	434 ± 0.45 a	404.8 ± 1.02 a	248.4 ± 0.85 c	201.6 ± 0.35 c
25/20°C (recovery)	475.8 ± 0.65 a	327.4 ± 1.02 b	298.2 ± 0.25 b	262.3 ± 1.84 a	310.5 ± 0.86 b	329.6 ± 1.84 b	283.8 ± 0.42 b	176.4 ± 0.24 d
Treatment	$OH^\bullet$ ($\mu\text{mol g}^{-1} \text{fw}$)							
	<i>P. communis</i>	<i>P. eleagnifolia</i>	<i>P. orientalis</i>	<i>P. lycioides</i>	<i>P. reuteri</i>	<i>P. arabica</i>	<i>P. glauca</i>	<i>P. scoparia</i>
25/20°C (control)	20.3 ± 0.05 c	121.2 ± 1.05 a	89.3 ± 0.32 b	38.4 ± 0.25 b	49.35 ± 0.38 b	108.6 ± 0.48 b	111.3 ± 0.65 b	148.3 ± 0.68 a
[15/10°C]	21.6 ± 0.04 c	107.5 ± 1.04 a	110.5 ± 0.25 b	40.8 ± 0.84 b	35.14 ± 0.52 b	90.6 ± 0.05 b	102.2 ± 1.02 b	132.6 ± 0.85 a
[3 × (15°C/4°C)]	125.8 ± 0.52 a	71.4 ± 0.87 c	117.3 ± 0.47 a	104.5 ± 0.35 a	92.35 ± 0.35 a	163.6 ± 0.06 a	147.3 ± 1.04 a	86.4 ± 0.04 b
25/20°C (recovery)	48.9 ± 0.07 b	100.8 ± 0.48 a	88.4 ± 0.35 b	102.3 ± 0.65 a	107.63 ± 0.48 a	143.2 ± 0.57 a	129.8 ± 0.04 a	130.2 ± 0.03 a

گونه‌های بادام وحشی گرایش متفاوتی را از نظر محتوای H_2O_2 در خلال [15/10°C] را از خود نشان دادند. به طوری که گونه‌های *P. scoparia* و *P. lycioides* سطوح H_2O_2 کاهش یافته معنی‌داری به ترتیب ۶۵- درصد و ۳۳- درصد در مقایسه با کنترل مشاهده گردید. در حالی که سایر گونه‌های مورد مطالعه افزایش معنی‌داری را نشان دادند (جدول ۲). سطوح کم H_2O_2 در گونه‌های *P. lycioides* و *P. scoparia* همچنین بعد از تیمار [15/4°C] ($3 \times$) بدون تغییر باقی ماند. در مقابل برای گونه‌های *P. reuteri* و *P. arabica* مقادیر معنی‌دار بالای مشاهده گردید (جدول ۲). بعد از تیمار بازیابی *P. scoparia* محتوای معنی‌دار کمی از نظر H_2O_2 مشاهده شد در حالی که هیچ یک از گونه‌های وحشی بادام تفاوتی با کنترل برای سایر گونه‌های وحشی مورد مطالعه نمایان نشد (جدول ۲). تیمار [15/10°C] هیچ‌گونه اثرات محرکی بر روی محتوای $OH^\bullet$ نداشته در صورتی که تیمار [15/4°C] ($3 \times$) سبب کاهش معنی‌داری در گونه‌های *P. eleagnifolia* و *P. scoparia* به ترتیب ۴۱- درصد و ۴۲- درصد شده است. این امر احتمالاً ناشی از افزایش در اجزاء آنتی اکسیداتیو گونه‌های مذکور بوده باشد (جدول ۱). مطابق با زین و همکاران (۲۰۰۰) نیز افزایش معنی‌داری از نظر $OH^\bullet$ در سایر گونه‌های وحشی بادام مشاهده گردید (جدول ۳).

فصل سوم :

بحث و مقایسه داده ها و نتایج

به طور کلی به محض مواجهه گیاه با شرایط تنش، اولین فاز یعنی فاز اعلام خطر در گیاه نمود پیدا می‌کند. طی این مرحله برخی از فعالیت‌های گیاه کاهش پیدا می‌کند (واکنش به تنش) و برخی از اعمال گیاه از طریق وقوع واکنش‌هایی در جهت مخالف جبران می‌شود (جبران). همچنین ممکن است در فاز بعدی که فاز مقاومت است، تنش موجب اعمال هزینه زیادی برای گیاه شود (سخت شدن). در این مرحله اگر رویارویی گیاه با تنش کوتاه مدت باشد و از حد آستانه گیاه بالا فراتر نرود خسارت وارده شده به گیاه ممکن است قابل ترمیم و برگشت‌پذیر باشد و تنها باعث تغییرات وقت در فرایندهای فیزیولوژیک گیاه شود. اما اگر گیاه در مدتی معین توسط یک تنش حاد یا مزمن تحت فشار قرار گیرد، باعث بروز آثار خستگی در آن شده، آسیب‌های غیرقابل برگشت در گیاه را به وقوع می‌پیوندد. به همین دلیل رویارویی طولانی مدت با تنش باعث اختلالات دائمی در گیاه می‌شود (میرمحمدی میبدی و قره یاضی، ۱۳۸۱).

وقتی گیاهان در مقابل تنش سرمائی قرار می‌گیرند. به دلیل اختلال در متابولیسم گیاه تولید رادیکال‌های اکسیژن مانند سوپراکسید (O_2^-) هیدروژن پراکسید (H_2O_2) هیدروکسیل ($-OH$) افزایش پیدا می‌کند. این رادیکال‌های بسیار فعال با اکسیداسیون انواع مولکول‌های زیستی مانند لیپیدها، پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک ضمن تأثیر مخرب بر گیاه نوعی تنش ثانوی را در گیاه ایجاد می‌نمایند که به تنش اکسیداتیو معروف است. جهت مقابله با این گونه اکسیژن‌های کنشگر، گیاهان مجهز به سیستم‌های آنتی اکسیدانتی شده‌اند که به دو دسته آنزیمی و غیر آنزیمی تقسیم می‌شوند. سیستم آنزیمی آنتی اکسیدانتی شامل آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز (SOD)، دیسموتاز سوپراکسید به هیدروژن پراکسید را کاتالیز می‌کند. کاتالاز (CAT) و آسکوربات پراکسیداز (APX) (در تجزیه هیدروژن پراکسید به آب و اکسیژن نقش دارند) می‌باشد. همچنین آنزیم‌های فرعی مانند مونودئیدرو آسکوربات ردوکتاز ($MDAR$)، دئیدرو آسکوربات ردوکتاز ($DHAR$) و گلوکاتیون ردوکتاز (GR) که در بازیافت آسکوربیک اسید اکسیدشده توسط APX نقش دارند.

تنش سرما در گیاهان به خصوص همراه با سطوح بالایی از تشعشع با افزایش میزان بالایی از گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) مرتبط بوده است و بوسیله فراورده‌های متابولیسم هوازی با قطع سیستم انتقال الکترون و فعالیت‌های متابولیتی اکسیداز، تولید می‌گردند (سمیرنوف و همکاران، ۲۰۰۵). افزایش سطوح ROS برای سلول‌های گیاهی به علت خسارت اکسیداتیو آنها به ساختار سلولی و ماکرومولکول‌ها، سمی بوده و منجر به ممانعت نوری دستگاه فتوسنتزی می‌گردد (ورانوا و همکاران، ۲۰۰۲). همچنین، ROS ممکن است به صورت مثبت عمل نموده؛ زیرا بعضی از آنها بخصوص O_2^- و H_2O_2 به عنوان سیگنال‌های مولکولی در خلال واکنش به تنش خشکی عمل نموده و منجر به فعال‌سازی سیستم دفاعی گیاه می‌گردند (ورانوا و همکاران، ۲۰۰۵). در گیاهان تحت شرایط مناسب (آبیاری) کارایی ROS بوسیله چندین ترکیب آنتی اکسیدان کاهش یافته و یا به طور کلی حذف می‌گردد در صورتی که تحت شرایط خشکی تولید ROS ظرفیت سیستم‌های آنتی اکسیدان جهت حذف آنها را افزایش می‌دهد (سمیرنوف و همکاران، ۲۰۰۵).

اکسیژن عنصری ضروری در فرایندهای متابولیسمی هوازی می‌باشد اما وقتی به صورت ناقص احیا شود تولید گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) می‌نماید که سمی هستند. طبق برآوردهای انجام شده حدود ۱ درصد مصرف کل O_2 یک بافت گیاهی صرف تولید ROS می‌شود. رادیکال‌های آزاد معمولاً اکسیژن فعال یا گونه‌های نیتروژن است. مهمترین رادیکال‌های آزاد عبارتند از: سوپراکسید O_2^- ، هیدروژن پراکسید H_2O_2 ، هیدروکسیل OH^- ، آلکوکسیل RO ، اسید نیتریک NO_3 و اکسیژن یکتایی O^- . این رادیکال‌ها که به نهایت واکنش‌پذیر هستند، در غشاء خارجی الکترون‌های جفت نشده دارند. عمل اکسیداسیون ممکن است باعث انتقال الکترون از یک اتم به اتم دیگر شود. این روند به طور نرمال در هنگام متابولیسم و سیکل انتقال الکترون انجام می‌گیرد. انتقال الکترون به صورت تک الکترون، ایجاد رادیکال

آزاد کرده که باعث آسیب به مولکول‌های زیستی مانند DNA، پروتئین‌ها، آنزیم‌ها و لیپیدهای موجود در غشاء می‌شوند (ایمالی، ۲۰۰۳).

کاتالاز قادر است H_2O_2 را به آب و O_2 تبدیل نماید در صورتی که APX اسکوریات (AsA) را به عنوان دهنده الکترون جهت خنثی نمودن H_2O_2 مورد استفاده قرار می‌دهد. در خلال $15/10^\circ C$ فعالیت CAT با استثنای گونه‌های *P. lycioides* و *P. scoparia* افزایش یافته به طوری که این افزایش بیشتر از فعالیت CAT در گونه *P. communis* (۱۰۷+ درصد) مشاهده شده است. هرچند که بعد از اعمال تیمار [$3 \times (15/4^\circ C)$] همه گونه‌ها فعالیت کاتالاز کاهش یافته‌ای را نسبت به تیمار کنترل، نشان دادند. در صورتی که از بین گونه‌های مورد مطالعه *P. communis* و *P. eleagnifolia* تنها کاهش معنی‌داری به ترتیب ۳۸- درصد و ۵۶- درصد داشتند (جدول ۱). بر اثر بازیابی همه گونه‌های وحشی مورد مطالعه از نظر فعالیت CAT افزایش نشان دادند به طوری که افزایش بخصوصی (۲۶۹+ درصد) در گونه *P. communis* مشاهده گردید (جدول ۱). بنابراین مشاهده می‌شود که تنظیم بیشینه‌ای (Up regulation) از فعالیت CAT بخش بسیار مهمی از پاسخ گونه‌های وحشی *Prunus* به سرما می‌باشد.

نتایج مشابهی نیز در برخی از گونه‌های مقائم به سرمازدگی نیز مشاهده شده است (شانگ و همکاران، ۲۰۰۳). کاتالاز دارای قدرت برگشت‌پذیری بالایی بوده و توسط نور و O_2 ممانعت می‌شود. بنابراین، نیازمند شرایطی می‌باشد تا به طور پیوسته سنتز گردیده تا بتوان در شرایط تنش، فائق آمد. افزایش CAT بعد از $15/10^\circ C$ مقاومت بسیار بالایی نسبت به سرما در مرحله تجمع سرما در گیاهان را پیشنهاد می‌نماید. به طوری که کاتالاز برگ در مقابل غیرفعال شدن نوری بهتر محافظت گشته و به میزان کمی از سنتز آن در زمانی که درجه حرارت به طور ناگهانی کاهش می‌یابد، ممانعت می‌گردد (شانگ و همکاران، ۲۰۰۳).

گیاهان متحمل به خشکی همچنین می‌بایست یکپارچگی سلولی خود را در زمانی که در معرض تنش قرار می‌گیرند، حفظ نمایند. از آنجائیکه مالون‌دی‌آلدئید به عنوان آخرین فراورده پراکسیداسیون غشا لیپوزم‌ها محسوب می‌گردد، محتوی آن به عنوان یک پارامتری از درجه پراکسیداسیون اتصال لیپوزوم و محتوای بالای مالون‌دی‌آلدئید بوده و این خود به عنوان میزان آسیب دیدگی غشا سلول در اثر تنش به حساب می‌آید (لو و ژانگ، ۱۹۹۴؛ جیانگ و هوانگ، ۲۰۰۱؛ لو و همکاران، ۲۰۰۵). فعالیت کاتالاز در ارتباط با حذف اکسیژن فعال بوده که در اثر تنش خشکی ایجاد می‌گردد. کاتالاز همراه با سوپراکسید دیسموتاز سلول‌های گیاهی را از طریق جارو نمودن رادیکال‌های سوپراکسید، H_2O_2 و دیگر ترکیبات سوپراکسید محافظت نموده و در این راستا تولید رادیکال‌های آزاد هیدروکسیل را کاهش داده و یا از تولید آنها ممانعت بعمل می‌آورد (لو و ژانگ، ۱۹۹۴؛ سرخه و همکاران، ۲۰۱۱). گونه‌های جنس *Prunus* متحمل به تنش خشکی تغییرات ناچیزی در عکس‌العمل‌های بیوشیمیایی نسبت به گونه‌های حساس به خشکی از نظر محتوای مالون‌دی‌آلدئید، فعالیت کاتالاز، پایداری نسبی غشا پرتوپلاست و میزان فتوسنتز خالص از خود نشان می‌دهند. این نتایج نشان می‌دهند که گونه‌های متحمل به تنش خشکی نسبت به گونه‌های حساس یکپارچگی سلول را هنگامی که در معرض تنش خشکی قرارگیرند، بهتر حفظ می‌کنند. میزان فتوسنتز خالص و ذخیره کربن همه این فرایندهای بیوشیمیایی و بیولوژیکی در حد اعلی می‌باشد.

در خاتمه گونه‌های جنس *Prunus* به طور معمول متحمل به تنش‌های غیرزیستی بوده اما تفاوت‌های معنی‌داری در تحمل به سرما گونه‌های وحشی بادام وجود دارد. نتایج حاصله به عنوان وسیله‌ای مؤثر و کارآمد جهت غربال نمودن تعداد وسیعی از گونه‌های جنس *Prunus* L. spp. مورد استفاده قرار گرفته را تأیید می‌نماید.

فصل چہارم:

نتیجہ گیری وپیشنہاد

نتیجه گیری و پیشنهادات:

گونه‌های وحشی بادام (*Punus spp.*) مقاومت بالایی به درجات حرارت پائین از خود نشان دادند که این امر ناشی از سیستم‌های دفاعی آنتی اکسیدان بوده، از این رو به عنوان منابع ژرم پلاسما قابل قبول جهت به‌نژادی پایه‌های درختان میوه به حساب می‌آیند. تفاوت در میزان فعالیت آنتی‌اکسیداتیو در بین گونه‌های وحشی بادام تحمل به سرما را در این قبیل گونه‌ها افزایش داده است از این رو می‌توانند جهت شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل در برنامه‌های به‌نژادی سودمند واقع گردند. بنابراین می‌توان از خصوصیات آنتی‌اکسیدان‌های غیر آنزیمی جهت شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل به سرما در برنامه‌های به‌نژادی استفاده نمود

منابع

منابع فارسی و انگلیسی

- آمارنامه وزارت کشاورزی. ۱۳۷۲. نشریه شماره ۱۶ کل آمار و اطلاعات کشاورزی معاونت باغبانی طرح و برنامه.
- ایمانی ع. ۱۳۷۹. اصلاح بادام. نشر آموزش کشاورزی.
- ایمانی ع. ۱۳۷۹. بررسی تاثیر برخی از صفات بیولوژی و فیزیولوژی بر روی عملکرد ارقام بادام انتخابی. رساله دکتری باغبانی دانشکده کشاورزی تربیت مدرس.
- ایمانی ع. قاسمی ا. مرادی ح. مظفری م. عدلی م. وظیفه‌شناس م. دولتی‌بانه ح. ۱۳۸۵. گزارش نهایی طرح تحقیقاتی شناسایی، جمع‌آوری و ارزیابی ارقام و گونه‌های بادام به منظور حفاظت و بهره‌برداری. نشریه شماره ۲۵۰/۶۳. ۸۵ صفحه/
- جوادی خ. ۱۳۴۴. بررسی بادام ایران. رساله کارشناسی ارشد باغبانی. دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران.
- خان احمدی، ز (۱۳۸۸) ارزیابی تحمل به شوری لاین‌های آلپالاسم گندم نان. پایان نامه کارشناسی ارشد دانشگاه شهرکرد.
- خواجه پور م. ر. ۱۳۸۳. تولید نباتات صنعتی، انتشارات جهاد دانشگاهی اصفهان.
- سرخه ک. ۱۳۸۴. بررسی تنوع ژنتیکی گونه‌های وحشی و ژنوتیپ‌های کاشته شده بادام با استفاده از نشانگر مولکولی AFLP و برخی از صفات مورفولوژیکی. پایان نامه کارشناسی ارشد اصلاح نباتات دانشکده کشاورزی دانشگاه شهرکرد.
- سرخه ک. امینی ف. ۱۳۸۸. اصول و روش‌های تجزیه و تحلیل‌های آماری چند متغیره. انتشارات دانش پرور تهران.
- سرخه ک. ۱۳۹۰. بررسی فیزیو-بیوشیمیایی و مولکولی مهمترین گونه‌های وحشی و ژنوتیپ‌های اهلی بادام ایران. رساله دکتری دانشکده کشاورزی دانشگاه شهرکرد.
- کافی، م. مهدوی دامغانی، ع. م. مکانیسم‌های مقاومت به تنش‌های محیطی در گیاهان (ترجمه). مشهد: دانشگاه فردوسی مشهد، ۱۳۷۹.
- فرهود د. و عزیزی سلیمان ف. ۱۳۸۷. آنتی اکسیدان چیست؟ مجله بهداشت جهانی. ۳: ۹-۲
- میر محمدی میبدی س. ع. م. و قره یاضی ب. ۱۳۸۱. جنبه‌های فیزیولوژی و به‌زادی تنش شوری گیاهان زراعی. انتشارات دانشگاه صنعتی اصفهان.
- رهنما، ح. سازش فیزیولوژیکی و مولکولی گیاهان به سرما: راهکارهای مهندسی ژنتیک برای تحمل سرما، مجموعه مقالات همایش علمی کاربردی راههای مقابله با سرمازدگی، آذر ۱۳۸۴.

- Asada K. 1999. The water-water cycle in chloroplasts: Scavenging of active oxygen and dissipation of excess photon. *Plant Physiology* 50: 601-639.
- Ashraf M. 1994. Breeding for salinity tolerance in plants. *CRC Crit Rev Plant Sci* 13:17-42
- Atokple I.D.K. Singh B.B. Emechebe A.M. 1993. Independent inheritance of Striga and Alectra resistance in cowpea genotype B301. *Crop Sci* 33:714-715
- Barbera G. Bazzi M. Monstra F. and Motisi A. 1988. "Remark on shell hardness and shelling percentage relationship in almond" in: Commission des Communates Europenness C. Grasslly (ed). *Agriculture: programme de research Agrimed*. 7Coll.

- GREMPA Eroupe de recherche d'etude Mediterranean pour le pistachier et l'amandier. 1719 June Luxembourg Report
- Bernhard R. 1949. The peach, almond and its utilization. *Rev Horticole* 121:97–101
- Breusegem F.V. Viranone E. Dat J.F. Inze D. 2001. The role of active oxygen species in plant signal transduction. *Plant Science* 161:405–414.
- Browicz K. 1969. *Amygdalus* L. In: Rechinger KH (ed). *Flora Iranica* 66:166–168
- Browicz, K. and Zohary, D., The Genus *Amygdalus* L. (Rosaceae): Species Relationships, Distribution and Evolution under Domestication, *Genet. Res. Crop Evol.*, 1996, vol. 43, pp. 229–247.
- Carlberg, I. and Mannervik, B., Glutathione Reductase, *Methods Enzymol.*, 1985, vol. 113, pp. 484–490.
- Denisov V.P. 1988. Almond Genetic Resources in the USSR and their use in production and breeding. *Acta Horti* 224:299–306
- Esparza, G., DeJong, T.M., Weinbaum, S.A., and Klein, I., Effects of Irrigation Deprivation during the Harvest Period on Yield Determinants in Mature Almond Trees, *Tree Physiol.*, 2001, vol. 21, pp. 1073–1079.
- Evreinoff V.A. 1952. Quelques observations biologiques sur l'amandier. *Rev Int Bot App Agr Trop* 32: 442–459
- FAOSTAT. 2011. <http://faostat.org/economic/ess>
- Foyer, C.H., Gomez, L.D., and van Heerden, P.D.R., Glutathione, Antioxidants and Reactive Oxygen Species in Plants, Smirnoff, N., Ed., Oxford: Blackwell Sci., 2005, pp. 53–66.
- Foyer, C.H., Rowell, J., and Walker, D.A., Measurement of the Ascorbate Content of Spinach Leaf Protoplasts and Chloroplasts during Illumination, *Planta*, 1983, vol. 157, pp. 239–244.
- Gomes_Laranjo, J., Coutinho, J.P., Galhano, V., and Cordeiro, V., Responses of Five Almond Cultivars to Irrigation: Photosynthesis and Leaf Water Potential, *Agricult. Water Management*, 2006, vol. 83, pp. 261–265.
- Goudriaan, J. and van Laar, H.H., *Modeling Potential Crop Growth Processes*, Dordrecht: Kluwer, 1994.
- Gradziel T.M. 1997. "Almond" In: *The books and Olmo register of fruit and nut varieties*. 3rd ed. ASHS Press. Alexandria Va. 112
- Grasselly C. 1976. "Origine et evolution de l'amandier cultivar Options Mediterraneennes" 32: 45–49
- Grasselly C. 1976. Origine et evolution de l'amandier cultive. *Options Mediterr* 32:45–49
- Grasselly C. CrossaRaynaud P. 1980. L'amandier. *Maisonneuve et Larose Paris* p. 446p.
- Griffith, O.W., Determination of Glutathione and Glutathione Disulfide using Glutathione Reductase and 2-Vinylpyridine, *Anal. Biochem.*, 1989, vol. 106, pp. 207–212.
- Grigorian V. 1976. Description de la situation de l'amandier en Iran. *Options Mediterraneennes* 60: 77–79
- Halliwell B. 1999. Antioxidant defense mechanism from the beginning to the end of the beginning. *Free Radical Research* 31 (4): 261–272.
- Hinneburg I. H. J. Danien D. and Hiltunen R. 2006. Antioxidant activities of extracts from selected culinary herbs and species. *Food Chemistry* 97:122–129

- Holman P.C. and Katon M.B. 1997. Absorption, metabolism and health effects of dietary flavonoid in man. *Biomed. Pharmacother* 305-310.
- Horemans, N., Foyer, C.H., and Asard, H., Transport and Action of Ascorbate at the Plant Plasma Membrane, *Trends Plant Sci.*, 2000, vol. 5, pp. 263–267.
- Imaly J. A. 2003. Pathways of oxidative damage. *Microbiology* 57: 395-418.
- Kester D.E. and Assay R. 1975. "Almond" In: *Advance in fruit breeding* (ed. Janick J. and J. N. Moore) Purdu Univ. Press West Lafayette Indiana 387-419
- Kester D.E. Gradziel T.M. 1996. Almonds. In: Janick J Moore JN (eds) *Fruit breeding*. Wiley New York USA pp 1–97
- Kester D.E. Gradziel T.M. Grasselly Ch. 1991. Almonds (*Prunus*). In: Moore JM Ballington JR (eds) *Genetic resources of temperate fruit and nut crops published by the internat. Society for Horticultural Science Wageningen* pp 701–758
- Khrais T. Leclerc Y. Donnelly D.J. 1998. Relative salinity tolerance of potato cultivars assessed by in vitro screening. *Am J Potato Res* 75:207–210
- Klein, I., Esparza, G., Weinbaum, S.A., and DeJong, T.M., Effects of Irrigation Deprivation during the Harvest Period on Leaf Persistence and Function in Mature Almond Trees, *Tree Physiol.*, 2001, vol. 21, pp. 1063–1072.
- Layne, D.R. and Flore, J.A., Physiological Response of *Prunus cerasus* to Whole Plant Source Manipulation.
- Lee, D.H. and Lee, C.B., Chilling Stress Induced Changes of Antioxidant Enzymes in the Leaves of Cucumber: In Gel Enzyme Activity Assays, *Plant Sci.*, 2000, vol. 159, pp. 75–85.
- Length Polymorphism as a Tool for Molecular Characterization of Almond Germplasm: Genetic Diversity among Cultivated Genotypes and Related Wild Species of Almond, and Its Relationships with Agronomic Traits, *Euphytica*, 2007, vol. 156, pp. 327–344.
- Platt (Bud) H.W. 1992a. Cultivar response to fusarium storage rot as affected by two methods of seed origin propagation; clonal selections and in vitro culture. *Am J Potato Res* 69:179–186
- Punia M.S. Jain A. 2002. In vitro selection for drought tolerance in sunflower (*Helianthus annus* L.). *Nat J Plant Improv* 4:27–30
- Rattigon, K. Hill S. L. 1986. Relationship between temperature and flowering in almond effect location. *Aust. J. Exp. Agric.* 27: 905-908
- Reina A. Giorgia V. and Godini A. V. 1985. Autres types autocompatibles parmi la population d'amandiers des poutilles. *Option Medditerr.* 85:25-29
- Rickter A.A. 1972. L'amandier. *Academie Sciences Agricoles Jardin Botanique de Nikits Yalta*
- Rouhi, V., Samson, R., Lemeur, R., and van Damme, P., Photosynthetic Gas Exchange Characteristics in Three Different Almond Species during Drought Stress and Subsequent Recovery, *Environ. Exp. Bot.*, 2007, vol. 59, pp. 117–129.
- Ruiz Sánchez, M.C., Domingo, R., Torrecillas, A., and Pérez_Pastor, A., Water Stress Preconditioning to Improve Drought Resistance in Young Apricot Plants, *Plant Sci.*, 2000, vol. 156, pp. 245–251.
- Sairam R.K. and Saxena D.C. 2000. Oxidative stress and antioxidant in wheat genotypes possible mechanism of water stress tolerance. *Agronomy and Crop Science* 184: 55-67.

- Sathe, S.K., Wolf, W.J., Roux, K.H., Teuber, S.S., Venkatachalam, M., and Sze Tao, K.W.C., Biochemical Characterization of Amandin, the Major Storage Protein in Almond (*Prunus dulcis* L.), J. Agric. Food Chem., 2002, vol. 50, pp. 4333–4341.
- Scebba, F., Sebastiani, L., and Vitagliano, C., Activities of Antioxidant Enzymes during Senescence of *Prunus armeniaca* Leaves, Biol. Plant., 2001, vol. 44, pp. 41–46.
- Serafinov S. 1971. A spontaneous hybrid of *Amygdalus kuramica* Korsh. and *A. spinosissima* Bge. from Afghanistan. Compt Rend Acad Sci Agric Bulgaricae 4:349–351
- Sharma D.P. Rao K.V.G.K. 1998. Strategy for long term use of saline drainage water for irrigation in semiarid regions. Soil Till Res 48:287–295
- Sharma N. Gupta N.K. Gupta S. and Hasegawa H. 2005. Effect of NaCl salinity on photosynthetic rate, transpiration rate, and oxidative stress tolerance in wheat genotypes. Photosynthetica 43: 609-613.
- Smirnoff N. 1995. Environmental and plant metabolism. In: Environment and Plant Metabolism: Flexibility and Acclimation. Bios. Scientific. Oxford. PP: 217-243.
- Smirnoff N. 2005. Ascorbate tocopherol and carotenoids: Metabolism pathway engineering and functions. In: Smirnoff N [Ed.] antioxidants and reactive oxygen species in plants. Blackwell Publishing Oxford Uk pp. 53–66
- Smirnoff, N., Ascorbate, Tocopherol and Carotenoids: Metabolism, Pathway Engineering and Functions, Antioxidants and Reactive Oxygen Species in Plants,
- Smith, P.K., Krohn, R.I., Hermanson, G.T., Mallia, A.K., Gartner, F.H., Provenzano, M.D., Fujimoto, E.K., Goeke, N.M., Olson, B.J., and Klenk, D.C., Measurement of Protein Using Bicinchoninic Acid, Anal. Biochem., 1985, vol. 150, pp. 76–85.
- Socias I company R. 1983. Flower sterility in almond. Acta. Hort. 139: 6971-1983
- Sorkheh K, Shiran B, Gradziel TM, Epperson NK, Martínez-Gómez P, Asadi E (2007) Amplified fragment length polymorphism as a tool for molecular characterization of almond germplasm: genetic diversity among cultivated genotypes and related wild species of almond, and relationships with agronomic traits. Euphytica 156:327–344
- Sorkheh, K., B. Shiran, M. Khodambashi, H. Moradi, T.M. Gradziel, P. Martinez-Gomez (2010) Correlations between quantitative tree and fruit almond traits and their implications for breeding. Scientia Horticulture 125: 323-331.
- Sorkheh, K., B. Shiran, M. Khodambashi, V. Rouhi, S. Mosavei, A. Sofo. (2011) Exogenous praline affect the antioxidant system of wild almond species (*Prunus* spp.) subjected to oxidative stress. Acta Botanica, accepted for publication.
- Sorkheh, K., B. Shiran, V. Rouhi, M. khodambashi, A. Sofo. (2011) Regulation of the Ascorbate – Glutathione cycle in wild almond during drought stress. Russain Journal of Plant Physiology. 58 (1)76-84.
- Sorkheh, K., B. Shiran, V. Rouhi, M. Khodambashi, A. Sofo. (2011). Salt stress induction of some key antioxidant enzymes and metabolites in eight Iranian wild species. Acta Physiol Plant, DOI 10.1007/s11738-011-0819-4.
- Sorkheh, K., Shiran, B., Rouhi, V., Asadi, E., Jahanbazi, H., Moradi, H., Gradziel, T.M., and MartínezGómez, P., Phenotypic Diversity within Native Iranian Almond Species and Their Breeding Potential, Genet. Res. Crop Evol., 2009, vol. 56, pp. 947–961.

- Sorkheh, K., Shiran, B., Rouhi, V., Asadi, E., Jahanbazi, H., Moradi, H., Gradziel, T.M., Martinez-Gomez, P. (2009) Phenotypic diversity within native Iranian almond (*Prunus* spp.) species and their breeding potential. *Genet Resour Crop Evol*, DOI 10.1007/s10722-009-9413-7
- SpiegelRoy P. and Weinbaum S.A. 1983. Increasing productivity in sweet almond using selected clones of bitter almond. *Euphytica* 34: 213-217
- Stylianides D.C. 1977. New almond varieties created by breeding in Greece In: 3d Coll GREMPA CIHEAM Bari Italy, pp 140-149
- Tewary P.K. Sharma A. Raghunath M.K. Sarkar A. 2000. In vitro response of promising mulberry (*Morus* sp.) genotypes for tolerance to salt and osmotic stresses. *Plant Growth Regul* 30:17–21
- Uyenoyama M.K. Zhang Y. and Newbigin E. 2001. On the origin of self-incompatibility haplotypes: transition through self-compatible intermediates. *Genetics* 157: 1805–1817
- Vavilov N.I. 1930. Wild progenitors of the fruit trees of Turkistan and Caucasus and the problem of the origin of fruit trees. In: IX International Horticultural Congress report and proceedings London 27: 1286- 1930
- Vejovic-Jovanovic S.D. Pignocchi C. Noctor G. and Foyer C. H. 2001. Low ascorbic acid in the Vtcl mutant of *Arabidopsis* is associated with decreased growth and intracellular redistribution of the antioxidant system. *Plant Physiology*. 127: 426-435.
- Vlasic A. 1977. *L'amygdalus webbi* Spach ed I suolsi ibridi col pesco com portaninnesto del mandorlo. 3d Colloque GREMPA Bari Italy. pp 80–81
- Vranová, E., Inzé, D., and van Breusegem, F., Signal Transduction during Oxidative Stress, *J. Exp. Bot.*, 2002, vol. 53, pp. 1227–1236.
- Weinbaum S.A. 1985. Role of natural self-pollination in self-fruitfulness in almond. *Sci Hortic (Amsterdam)* 27:295–302
- Wright L.N. Jordan G.L. 1970. Artificial selection for seedling drought tolerance in Boer Love grass (*Eragrostis curvula* Nees). *Crop Sci* 10:99–102
- Zhang Y. Donnelly D.J. 1997. In vitro bio-assays for salinity tolerance screening of potato. *Potato Res* 40:285–295
- Zhao X. Tan H.J. Liu Y.B. Li X.R. Chen G.X. 2009. Effect of salt stress on growth and osmotic regulation in *Thellungiella* and *Arabidopsis* callus. *Plant Cell Tiss Organ Cult* 98:97–103
- Zohary M. and SepagelRoy P. 1975. Beginning of fruit growing in the old word. *Science* 187:319-327