

بسمه تعالی

فتوسنتز و تنفس سلولی تغییر یافته بوسیله کمبود آب در تاکستان انگور قرمز (واریته)

چکیده:

بازدهی و کیفیت انگور با کاهش آبیاری منظم در ارتباط است که به انرژی زیستی گیاه دلالت دارد. وقتی کمبود آب به گیاه انگور تحمیل می شود در فتوسنتز و تنفس سلولی تغییراتی مشاهده میشود. هدف این مطالعه ارزیابی تغییرات ایجاد شده در اثر تنش آبی روی فتوسنتز و تنفس برگهای انگور واریته قرمز برای بهتر فهمیدن پاسخ های فیزیولوژیکی مرتبط به تحمل خشکی و بهبود کیفیت انگور در شرایط کمبود آب، می باشد. بدین منظور اندازه گیری بازدهی فتوسنتز، پتانسیل آب برگ، تبادلات گازی و مصرف اکسیژن انجام گردید. پتانسیل آب برگ، فتوسنتز، انتقال روزه ای، تعرق و غلظت داخلی کربن تحت استرس خشکی کاهش پیدا کرد. این حاکی از آن است که انگور قرمز در شرایط تنش دارای بازده مصرف آب بالاتر و ظرفیت کربوکسیلی پایین تری می باشد. به عبارت دیگر میزان تنفس سلولی پس از گذشت 12 روز از محدودیت آبیاری بعلت افزایش مصرف اکسیژن، بیش از 70 درصد میزان برآوردی، افزایش یافت. این تاثیر با 4 برابر شدن فعالیت انزیمهای میتوکندری (AOX) alternative oxidase در ارتباط است. این داده ها بر نقش کلیدی مسیر (جایگزین اکسیداز) AOX در پاسخهای فیزیولوژیکی انگور به تنش آبی اشاره دارد و حاکی از آن است که الگوی فعالیت مسیر جایگزین اکسیداز (AOX) برای تداوم برنامه بهبود تولید میوه و بهبود کیفیت انگور در اثر کاهش منظم آبیاری مفید می باشد.

کلمات کلیدی: انگور *vitis vinifera*، تحمل خشکی، مدیریت آبیاری، تنظیم زنجیره تنفسی، انرژی زیستی گیاه

مقدمه:

در سراسر دنیا مهمترین عامل محیطی محدود کننده رشد و بازده محصولات کمبود آب می باشد (Boyer, 1982; Chaves et al., 2003). خشکی اثر نامطلوبی روی رشد گیاه دارد و اساساً رشد برگ وریشه، انتقال روزه ای و میزان فتوسنتز و ازدیاد بیومس (توده زیستی) را تحت تاثیر قرار می دهد (Blum, 1998). کاهش دسترسی به آب باعث تغییراتی در رشد گیاه می گردد که به صورت تغییرات در متابولیسم کربن سلولهای گیاهی بیان می شود. این تغییرات وابسته به تعادل بین فتوسنتز و تنفس می باشد. اگرچه ممکن است میزان فتوسنتز تا بیشتر از 100 درصد کاهش یافته و تحت خشکی شدید کاملاً تحلیل رود، میزان تنفس ممکن است افزایش یابد (Bartoli et al., 2005; shugaeva et al. 2007) و یا کاهش یابد (Huang and fu, 2000; Galmes et al., 2007). تنفس یک فرایند متابولیکی ضروری است که نه تنها ATP تولید میکند بلکه چندین متابولیت دیگر را که در بسیاری از فرایندهای سنتزی نقش دارند تولید میکند. که این فرایندهای سنتزی در رشد گیاه و رسیدن آن به ثبات فیزیولوژیکی تحت شرایط بروز تنش استفاده می شود (MacCabe et al., 2000; Bartoli et al., 2000). یک ویژگی خاص تنفس سلولی گیاهان حضور یک مسیر جایگزین است که الکترونها را بدون دخالت سیتوکروم از گروه یوبیکینون می گیرد (Brownleader et al., 1997).

آنزیم اکسیداز جایگزین (AOX) طی یک مرحله انتقال الکترون اکسیژن را به اب انتقال می دهد (Day et al., 1991; Moore and Siedow, 1991).

این مسیر جایگزین شامل فسفریلاسیون نیست و به سیانید و آنتی مایسین مقاوم است و توسط سالیسیل هیدروکسامیک اسید (SHAM) وان پروبیل گالات مهار می شود (Siedow and Grivin, 1980; Schonbaum et al., 1971).

در بسیاری از تحقیقات به متابولیسم تنفسی گیاهان تحت چندین تنش شدید محیطی توجه زیادی شده است زیرا اساساً افزایش ظرفیت AOX ممکن است به کنترل ایجاد انواع اکسیژنهای فعال (ROS) کمک نماید (Wagner, 1995; Popov et al., 1997; Maxwell et al., 1999; Umbach et al., 2005).

حداقل قسمتی از تأثیرات خشکی بر فیزیولوژی گیاه به تشکیل ROS مربوط می شود مانند سوپراکسید O_2^- پراکسید هیدروژن H_2O_2 رادیکالهای هیدروژن OH اکسیژن عنصری 1O_2 (Li and Staden, 1998).

ROS ممکن است فرایند اکسید شدگی مخربی را آغاز کند مانند پراکسیداسیون چربی ها، سفید شدن کلروفیل، اکسیداسیون پروتئین و آسیب دیدن نوکلئیک اسیدها (Scandalios, 1993).

تنش آبی بدون استثناء میزان فتوسنتز را کاهش می دهد و شدت این تأثیر به توانایی گونه های مختلف برای مقابله با خشکی مرتبط می باشد و این تأثیرات همچنین به طول دوره تنش و زمینه ژنتیکی گیاه بستگی دارد (Kaiser, 1987; Chaves et al., 2002).

بطور کلی، هنگامی که میزان تنفس تحت شرایط خشکی کاهش می یابد، فتوسنتز و سایر عوامل موثر در رشد بیشتر تحت تأثیر قرار می گیرند. با این حال به نظر می رسد که این رفتار تا حدودی به شرایط گونه های مختلف مرتبط باشد و در برخی موارد میزان تنفس در شرایط خشکی شدید ممکن است افزایش یابد (Gashghaie et al., 2001; Flexas et al., 2005).

علیرغم مدارکی که نشان می دهد که *Vitis vinifera* نه تنها یک گونه متحمل به خشکی است بلکه بازدهی و کیفیت آن می تواند تحت کمبود اب تنظیم شده، افزایش یابد، تنها چند تحقیق اثرات تنش خشکی را بر تنفس در انگور بررسی کرده اند. این موضوع در مقاله کنونی به منظور روشن تر کردن بیو انرژی و تغییرات مبادلات گازی در واریته انگور قرمز در عکس العمل نسبت به کمبود اب مورد بررسی قرار می گیرد.

مواد و روشها:

انگور قرمز یک ساله واریته cabernet sauvignon روی پایه 1103 paulsen (*v. berlandieri*, *v. riparia*) که در گلدانهای پلی اتیلن با چگالی بالا دارای خاک به نسبت مخلوط خاک، ورمیکولیت و ماسه (3:1:1) کاشته شده بود، پیوند زده شد.

گیاهان در گلخانه تحت شرایط نور طبیعی، دمای روز 27 درجه و شب 22 درجه سلسیوس، طول دوره روشنایی 13 ساعت و طول تاریکی 11 ساعت، رطوبت نسبی در روز 78 درصد و در شب 95 درصد کاشته شده بودند.

آزمایش در دو گروه مشابه و در 20 گلدان در هر گروه انجام شد.

در گروه اول (شاهد) به منظور ثابت نگه داشتن رطوبت خاک نزدیک ظرفیت مزرعه روزانه آبیاری انجام گردید. در حالیکه در گروه دوم به مدت 12 روز آبیاری انجام نشد.

همه داده ها با تجزیه اماری واریانس (ANOVA) بررسی شدند.

سنجش تبادل گازی روی برگهای کامل با سیستم تبادل گازی پایا (Li-6200, Licor, usa) در 4 تکرار در تیمارهای 1، 6، 12 روز بعد از فقدان آب انجام شد. اطلاعات مربوط به میزان جذب (A)، انتقال روزانه ای (gs)، میزان تعرق (E) و غلظت درونی CO_2 (Ci) اندازه گیری و محاسبه گردید.

میزان تنفس بر اساس میزان جذب O_2 با استفاده از الکتروود نوع leaf disc electrode Hansatech LD2/3 clark (unit) محاسبه شد.

غلظت مناسب مهارکننده و نیز زمان مناسب کشت، برای کسب حداکثر مهار مسیر مربوطه طی آزمایشات مقدماتی تیتراسیون مشخص گردیدند. سپس برای سنجش میزان تعادل بین سیتوکروم و مسیر جایگزین، مسیر سیتوکروم c

توسط 1mM سیانید پتاسیم مهار گردید در حالیکه مسیر AOX بوسیله 10Mm سالیسیل دیوروکسامیک اسید (SHAM) مهار شد.

تنفس مازاد در حضور 1Mm سیانید پتاسیم و 10Mm سالیسیل دیوروکسامیک اسید اندازه گیری شد و ظرفیت مسیر AOX بر اساس میزان جذب O_2 در حضور 1Mm سیانید پتاسیم بعد از کاهش تنفس مازاد برآورد گردید (Vanlerberghe et al., 1998; Feng et al., 2008).

دمبرگهای دو برگ مجزا را به مدت 4 ساعت در معرض هر دو بازدارنده تنفسی قرار دادند در حالیکه در شدت نور خیلی کم ($PPFDs$ of around $10-20\mu mol m^{-2} s^{-1}$) قرار داشتند. برای گیاهان تحت استرس، محلولهای بازدارنده تنفسی به 500 میلی مول مانیتول اضافه شد تا پتانسیل اب مشابه پتانسیل آب برگهای پیوسته در استرس باشد (داده ها نشان داده نشده است). کل تنفس در برگهای بدون هیچگونه تیمار مهارکننده ای اندازه گیری شد. پتانسیل آب سپیده دم (ΨWPD) در برگهای کامل در 1، 3، 6، 10 و 12 روز بعد از تنش کمبود اب در اتاق فشار اندازه گیری شد (تجهیزات رطوبت خاک، آمریکا).

مقدار MDA همانگونه که توسط Dhindsa و همکاران توصیف گردید، اندازه گیری شد. مختصراً، 0.4 گرم از برگهای تازه توزین شده را خرد میکنیم و پودر ریز شده را در محلول تری کلرواستیک اسید 0.1 درصد افزوده شده به پلی ونیل پلی پیرولیدون (PVPP) می ریزیم. ماده یکنواخت شده در دمای 4 درجه سلسیوس به مدت 5 دقیقه در 20000 دور سانتریفوژ گردید. 0.5 میلی لیتر از عصاره حاصل با 4 میلی لیتر TCA 20 درصد + تیوباربیتوریک اسید 0.5 درصد مخلوط شد. به این مخلوط به مدت 30 دقیقه در 95 درجه سلسیوس گرما داده شد و پس از قرار دادن نمونه در وان یخ واکنش به سرعت متوقف شد. میزان جذب در طول موج 532-600 نانومتر در یک میکروپلیت (Biotec. USA) تعیین گردید. بعد از استن میزان جذب نامشخص در 500 نانومتر، غلظت MDA با استفاده از ضریب تخریب $155 mM^{-1} cm^{-1}$ مشخص گردید.

میزان نشت الکترولیت (EL) با تغییرات اندک نسبت به آنچه که توسط لوتس و همکاران در سال 1996 تشریح شده بود، اندازه گیری شد.

سطح برگها با اب دیونیزه (فاقد نمکهای یونی) شسته شدند. و در لوله های حاوی 15 میلی لیتر اب دیونیزه قرار گرفته و به مدت 12 ساعت در دمای 25 درجه سلسیوس نگهداری شدند. پس از آن رسانایی الکتریکی محلول (L_1) مشخص گردید. سپس نمونه ها جوشانده شدند و پس از سرد شدن در دمای 25 درجه سلسیوس رسانایی نهایی (L_2) اندازه گیری شد. و مقدار EL با استفاده از فرمول $EL(\%) = (L_1/L_2) \times 100$ محاسبه شد.

کلروفیل برگ با خیساندن 0.1 گرم از برگها به مدت 72 ساعت در 20 میلی لیتر دی متیل سولفوکسید در تاریکی استخراج شد. قدرت جذب کلروفیل استخراج شده a در طول موج 665 نانومتر و کلروفیل b در 649 نانومتر با استفاده از میکروپلیت ریدر همانطور که توسط لیچتن سالر و ولبورن در سال 1983 توصیف شد، اندازه گیری و محاسبه گردید.

نتایج:

تنش آب به تدریج در گیاهان واریته cabernet sauvignon بوسیله عدم آبیاری در طول 12 روز القاء می شود. در گیاهان تحت تنش خشکی به تدریج پتانسیل آب برگ در سپیده دم (ΨWPD) از 0.2MPa- در گیاهان خوب آبیاری شده به

1.7MPA - طی پیشرفت تنش کاهش می یابد.

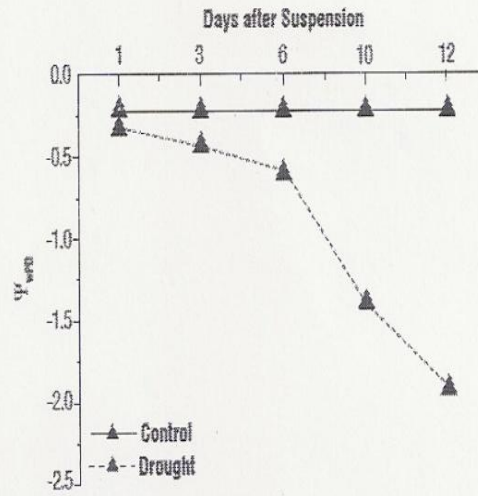


Figure 1. Predawn water potential (Ψ_{wpd}) measured at 1, 3, 6, 10 and 12 days after water depriving in fully expanded leaves of control and drought stressed Cabernet Sauvignon. Values are the means \pm SEM of 4 replicates per treatment (error bars are smaller than symbol size).

میزان فتوسنتز (AN)، انتقال روزنه ای (gs)، تعرق (E) و غلظت داخلی CO₂ (ci) در واکنش به کمبود آب کاهش یافتند تا اینکه در روز دوازدهم به پایین ترین مقدار خود رسیدند (شکل 2)

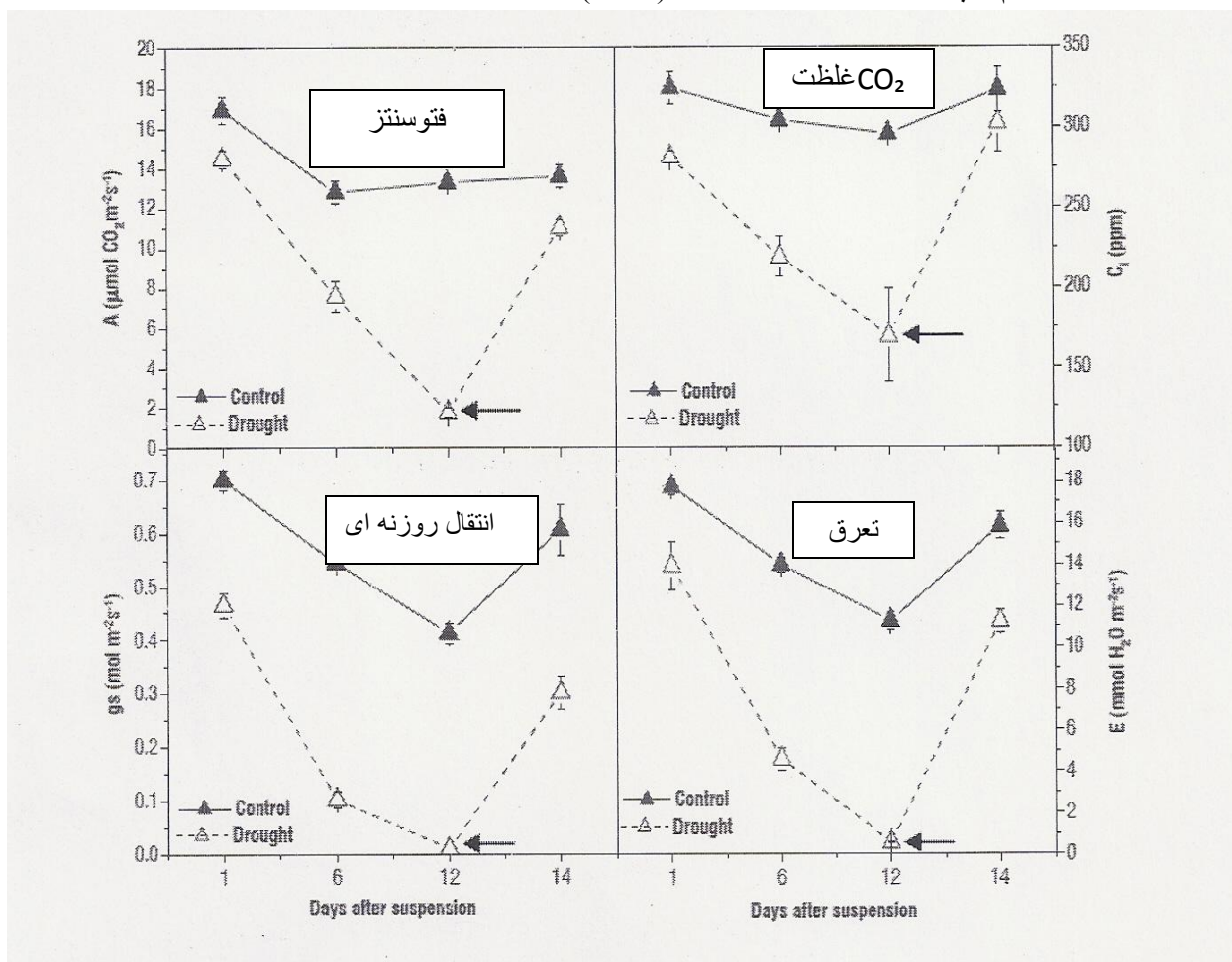


Figure 2. Photosynthetic rate (A_n), internal concentration CO₂ (C_i), stomatal conductance (g_s) and transpiration (E), in leaves of control (\blacktriangle) and drought (\triangle) Cabernet Sauvignon, measured at 1, 6 e 12 days after water depriving. Values are means \pm SEM of four replicates per treatment. The arrows showed the re-irrigation of drought stress plants and the measures was taken 48 h after this.

در روز دوازدهم میزان فتوسنتز $1.78 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ و میزان انتقال روزنه ای به $0.012 \mu\text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ و میزان تعرق به 0.55 میلی مول آب بر m^2 و میزان غلظت CO₂ به 194.5 پی پی ام رسید

راندمان مصرف آب فتوسنتز (WUE) بوسیله اندازه گیری تبادل گازی لحظه ای یک برگ ارزیابی شد. گیاهان تحت استرس خشکی راندمان مصرف آب 38% نشان دادند و 175% در صد بالاتر از شاهد به ترتیب در ششمین روز و دوازدهمین روز بعد از استرس خشکی نشان دادند.

نسبت A_N/C_1 که نشان دهنده راندمان کربوکسیلاسیون است ، با افزایش استرس به شدت کاهش یافت (جدول 1)

Table 1. Water use efficiency (photosynthesis/transpiration rate, A/E) and carboxilative efficiency (photosynthesis/internal CO_2 concentration, A/Ci), recovered at 1, 6 and 12 days after water depriving control and drought plants. The 14th day presents the values recorded 48 hours after re-irrigation of drought plants. Values are means \pm SEM of four replicates per treatment.

		Control	Drought
A/E ($\mu\text{mol } CO_2/\text{mmol } H_2O$)	1	1.02 \pm 0.02	0.89 \pm 0.03
	6	0.92 \pm 0.03	1.27 \pm 0.07
	12	1.2 \pm 0.1	3.3 \pm 0.4
	14	0.86 \pm 0.04	0.99 \pm 0.06
A/Ci ($\mu\text{mol } CO_2/\text{ppm } CO_2$)	1	0.055 \pm 0.002	0.047 \pm 0.001
	6	0.04 \pm 0.002	0.029 \pm 0.001
	12	0.045 \pm 0.001	0.012 \pm 0.003
	14	0.042 \pm 0.003	0.037 \pm 0.002

میزان تنفس برگهای cabernet sauvignon در حدود 74 درصد در واکنش به خشکی افزایش یافت (شکل 3) این افزایش تنفسی عمدتاً ناشی از افزایش فعالیت مسیر جایگزین می باشد همانطور که در برگهای تیمار شده با یک میلی مول سیانید پتاسیم مشاهده گردید.

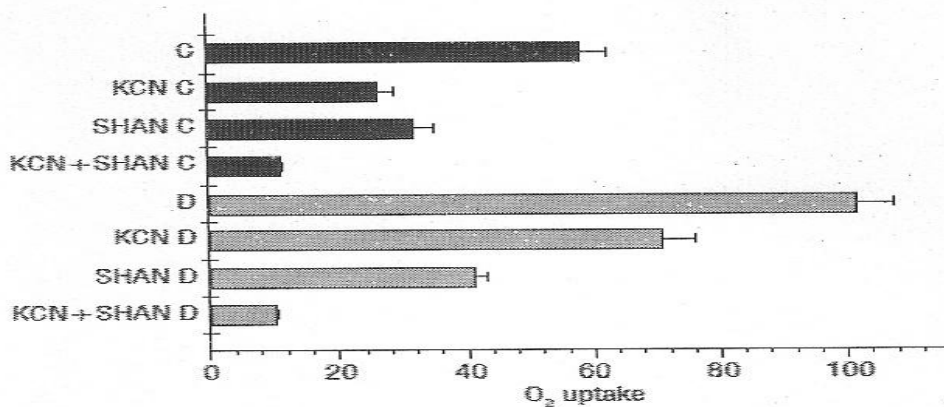
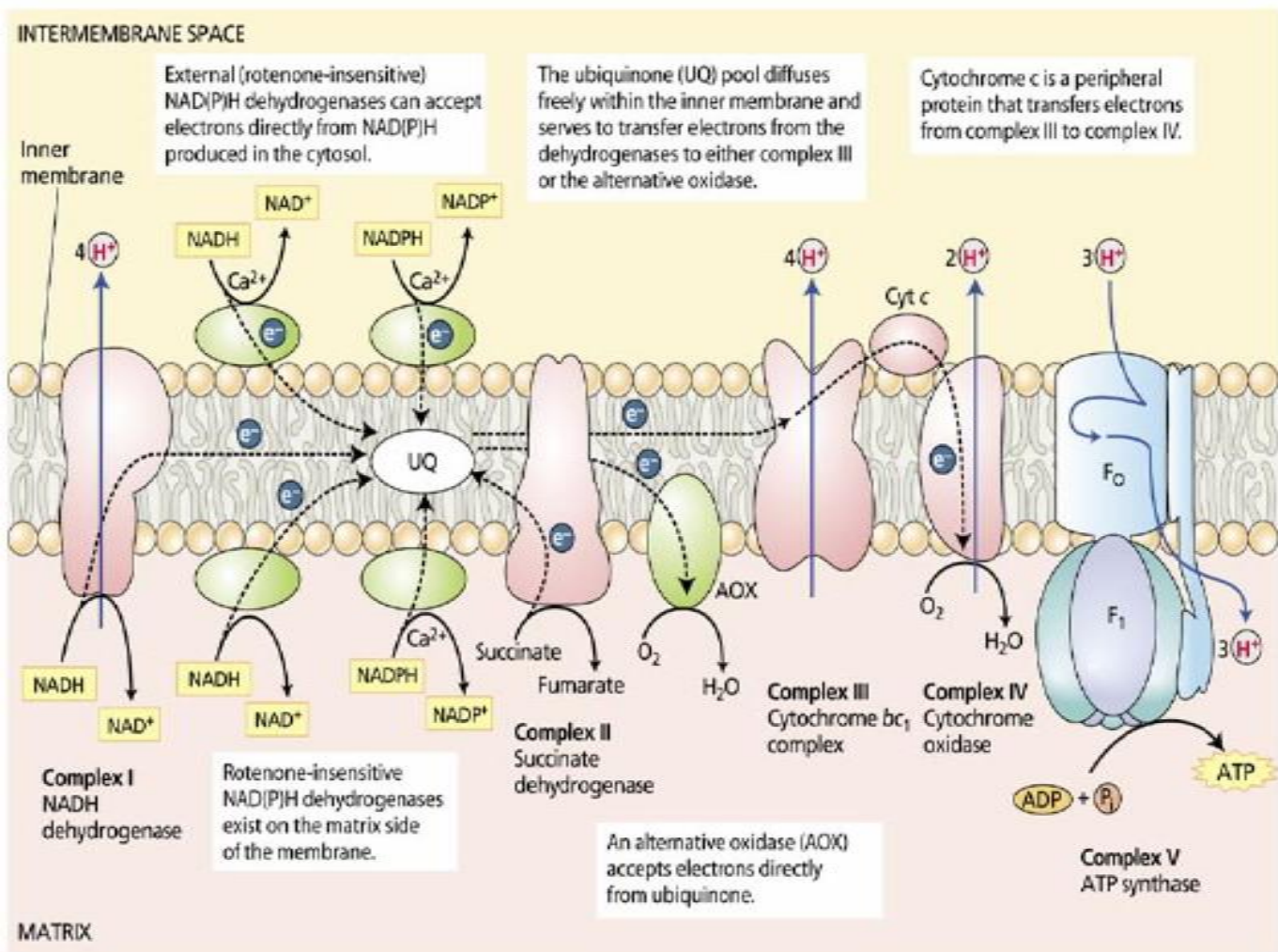


Figure 3. Respiratory activity of Cabernet Sauvignon leaves. Oxygen consumption was monitored in young leaves of plants either irrigated (C) or exposed to drought treatment (D) and following the addition of 1 mM KCN, 10 mM SHAM or both 1 mM KCN + 10 mM SHAM.



هنگامی که تنفس مازاد (میزان جذب O_2 در حضور SHAM و KCN) از مقادیر شکل 3 کسر گردد این مطلب آشکار می شود که مصرف اکسیژن در بوگهای تحت تنش 4 برابر افزایش یافته است (جدول 2) برعکس مسیر سیتوکروم تنها تا حدودی با کمبود اب فعال شد و سهمش در ظرفیت کل تنفسی تا 3 برابر نسبت به ظرفیت AOX کاهش یافت. همان گونه که بوسیله تیمار برگها با 10 میلی مول SHAM که یک مهارکننده موثر است، مشاهده گردید.

Table 2. Estimation of the Capacities of Respiration Pathways in Grapevine Leaves. Rates were calculated from data of Figure 3. Residual respiration (O_2 uptake in the presence of 1 mM KCN + 10 mM SHAM) was subtracted from all values. V_t is the rate of O_2 uptake in the absence of inhibitors. V_{cyt} is the capacity of the cytochrome pathway, estimated as inhibition in the presence of 10 mM SHAM. V_{aox} is the capacity of the AOX pathway, estimated as inhibition in the presence of 1 mM KCN. All measurements were made in the fully expanded leaf. Values are means \pm SEM of three to four replicates.

Treatment	V_t	Respiratory Capacities				
		V_{cyt}	V_{aox}	V_{cyt}/V_{aox}	V_{cyt}/V_t	V_{aox}/V_t
		($\mu\text{moles } O_2 \cdot g^{-1} \text{ DW } h^{-1}$)		(ratio)	(%)	(%)
Control	46.9 ± 4.6	23.1 ± 2.9	15.2 ± 2.1	1.5	49	32
Drought	90.8 ± 5.7	31.3 ± 1.8	60.7 ± 5.3	0.5	34	67

DA یکی از محصولات نهایی می باشد که در نتیجه آسیب پراکسیداسیون چربی توسط رادیکالهای آزاد تولید می شود.

MDA در برگهای تحت استرس خشکی ($6.9 \mu\text{mol g}^{-1} \text{FW}$) نسبت به برگهای شاهد ($2.93 \mu\text{mol g}^{-1} \text{FW}$) بیشتر بود (جدول 3).

افزایش در پراکسیداسیون چربی یک علامت احتمالی آسیب اکسید شونده است. تحت استرسهای محیطی غشاء گیاهی دچار تغییراتی در افزایش یا کاهش تراوایی می شود. بنابراین توانایی غشاء سلولی در کنترل میزان حرکات یون در داخل و بیرون سلول به عنوان محکی برای تعیین میزان آسیب برای طیف وسیعی از بافتها استفاده می شود. باین حال در برگهای تحت استرس خشکی علیرغم پراکسیداسیون چربی نسبتا بالا و آسیب غشایی، نشت الکترولیت مشاهده نشد (جدول 3).
میزان کلروفیل a و b در هر قسمت برگ 28 درصد پایین تر بود درحالیکه نسبت کلروفیل a به کلروفیل b تغییری نکرده بود.

Table 3. Malondialdehyde content (MDA), electrolyte leakage (EL), chlorophyll total ($\text{Chl}_{(a+b)}$) and chlorophylla/chlorophyllb ($\text{Chl}_a/\text{Chl}_b$) ratio in leaves of control and drought-stressed Cabernet Sauvignon plants. Values are means \pm SEM of three replicate per treatment.

	MDA ($\text{mmol g}^{-1} \text{FW}$)	EL (%)	$\text{Chl}_{(a+b)}$	$\text{Chl}_a/\text{Chl}_b$
Control	2.9 ± 0.3	3.5 ± 0.5	14.7 ± 0.4	3.3 ± 0.1
Drought	6.2 ± 0.8	4.2 ± 0.6	10.6 ± 1.1	3.4 ± 0.1

بحث:

تنش آبی در اکسیدشدگی سلولی ناشی از افزایش ROS و تولید O_2^- و H_2O_2 در کلروپلاست، میتوکندری و پراکسی زوم ها نقش دارند (Asada, 1999; Pastore et al., 2002; Foyer and Noctor, 2003). تغییرات فیزیولوژیکی مربوط به تنش خشکی، مانند کاهش میزان آب برگ و انسداد روزنه باعث محدودیت دسترسی به CO_2 می شود و بجای تثبیت دی اکسید کربن به تولید اسیژن فعال می پردازد (Osmond, 1981 Krause and cornic, 1987).

در مطالعه حاضر همراه با افزایش تیمار تنش آبی هدایت روزنه ای، میزان جذب و غظت داخلی CO_2 در برگهای گیاهان تحت تنش به ترتیب 98 درصد، 83 درصد و 21 درصد کاهش یافت (شکل 3). در این شرایط راندمان مصرف آب تا 207 برابر افزایش یافت. درحالیکه راندمان کربوکسیلاسیون 5 برابر کاهش یافت. باین حال بعد از 48 ساعت از آبیاری دوباره (در روز چهاردهم) 80 درصد از راندمان کربوکسیلاسیون جبران گردید (به وضع عادی برگشت) (جدول 2). این نتایج نشان می دهد که سیستم فتوسنتزی انگور با فقدان آب آسیب ندیده است. طبق تئوری رفتار مصرف آب گیاه پاسیورا (1982)، انگور قرمز تحت تنش باکارایی مصرف آب بالا به نظر می رسد یک استراتژی محافظه کارانه در استفاده از آب به کار می گیرد. اگر کاهش فتوسنتز توسط انسداد روزنه ای بیشتر شود، انتظار می رود که کارایی مصرف آب افزایش یابد. این رفتار درجه بالای سازگاری انگور نسبت به خشکی را منعکس می کند که در Ψ_{WPD} کنترل شدیدی برانسداد

روزنه ای جهت تثبیت وضعیت اب در گیاه ایجاد می کند. این کنترل به رشد انگور کمک می کند و حتی باعث می شود که از این استرس اب بهره ببرد همان گونه که در مورد انگور قرمز گزارش شد باعث افزایش محصول، اسید مالیک و اسیدیتته کل و زود رسیدن محصول می شود (Nadal and Arola, 1995).

تطابق فیزیولوژیکی انگور قرمز متحمل به خشکی همچنین شامل کنترل شدید متابولیسم میتوکندری می گردد. همانطور که مصرف اکسیژن برگها به نحو چشمگیری تحت استرس خشکی افزایش یافت و ثابت شده است که این تاثیر به علت فعال سازی شدید مسیر AOX می باشد. همچنین یک افزایش قابل ملاحظه در تقسیم بندی الکترون از طریق مسیر AOX مشاهده گردیده است همانگونه که قبلا برای سویا تحت استرس شدید آب گزارش شد (Ribas-carbo et al., 2005). باین حال افزایش AOX سویا بیشتر از 40 درصد نبود در حالیکه ظرفیت AOX انگور تا 4 برابر تحریک شد در حالیکه سهمس نسبت به فعالیت تنفس کل در حدود 3 برابر افزایش یافت.

ذکر این نکته ضروری است که فتوسنتز برای رسیدن به میزان بهینه به همکاری متقابل کلروپلاست و میتوکندری نیازمند است (Hoefnagel et al., 1998; Padmasree and Raghavendra, 199; Dutilleul et al., 2003; Noctor et al., 2008). احتمال می رود که برانگیختن مسیر AOX که در انگور قرمز مشاهده شد نمایانگر یک واکنش مهم باشد که از سیستم فتوسنتزی تحت شرایط کمبود اب محافظت می کند. درحقیقت کاهش فتوسنتز تحت استرس خشکی یک نیروی کاهشی اضافی است که مکررا تولید می شود و این کاهش بیش از حد زنجیره الکترونی فتوسنتز منجر به تشکیل ROS می شود که این خود با کاهش 27 درصد در کلروفیل (a+b) کل برگ باعث آسیب اکسایشی می گردد (جدول 3). کاهش میزان کلروفیل نشانه ویژه استرس اکسایشی است و ممکن است منجر به تجزیه کلروفیل یا ایجاد اختلال در سنتز شود و ساختو تیلاکوئید را تغییر دهد.

مدرک دیگر دال بر ارتباط استرس اکسایشی بر برگهای انگور قرمز افزایش سطح MDA (2.7 برابر) می باشد (جدول 3). پراکسیداسیون چربی یک فرایند متابولیکی طبیعی تحت شرایط هوای نرمال است و بیشترین تحقیقات مرتبط با فعالیت ROS روی ساختار و کارکرد ان انجام گرفته است (Blokhina et al. 2003; Taylor et al. 2004). به طور فراوان گزارش شده است که ROS باعث پراکسیداسیون چربیهای غشایی می گردد که این خود از طریق افزایش تراوایی و از دست رفتن انسجام منجر به آسیب غشاء می گردد (Kumar and Knowles, 1993; Bolu and polle, 2004).

باین حال وارپته انگور قرمز توانایی غشاء سلولی اش را برای کنترل میزان حرکات یون در داخل و خارج سلول حفظ می کند از این رو هیچ ترشح مواد الکترولیتی در برگهای گیاهان تحت استرس مشاهده نگردید.

بقاء تحت شرایط تنش خشکی بطور محسوسی به توانایی گیاه در به تاخیر انداختن یا جلوگیری از اکسیداسیون عناصر سلولی و متابولیتها بستگی دارد (Singh and Rajini, 2004). تحت چندین شرایط محیطی نامطلوب AOX ضمن افزایش تنظیم می شود (Rizhsky et al., 2002; Bartoli et al., 2005; Yoshida et al., 2007). و تقویت مسیر جایگزین تحت استرس خشکی تولید ROS را محدود می کند (Fung et al., 2008). در حقیقت احتمال دارد که تغییر نوع مسیر جایگزین حداقل تا حدودی به دلیل متحمل بودن *vitis vinifera* به خشکی باشد زیرا به نظر می رسد که AOX بطور اساسی در این گونه فعال می شود ($15/2 \mu\text{molO}_2\text{g}^{-1}\text{DWh}^{-1}$) و تحمل این گیاه در برابر افزایش شرایط تنش ($60/7 \mu\text{molO}_2\text{g}^{-1}\text{DWh}^{-1}$) بسیار بالاتر از میزانی است که در گندم (Bartoli et al. 2005) و آرابیدوپسیس مشاهده گردید (Yoshida et al., 2007).

در پایان، نتایج کنونی این نکته را تایید می کند که انگور قرمز قادر است فرایند فتوسنتزی خود را به شرایط کمبود اب وفق دهد نتایج همچنین نشان می دهد که فعال سازی AOX یک مکانیسم درونی این گونه را تکمیل می کند که باعث می شود تا انرجام و کارایی سلولی خود را تحت استرس خشکی حفظ نمایند.

برای فهم بهتر جزئیات مکانیکی کنترل AOX به منظور توسعه استراتژیهای نوین بیوتکنولوژی باید تحقیقات بیشتری صورت گیرد تا تحمل به خشکی، باروری و کیفیت میوه این گونه های مهم گیاهی افزایش یابد.

ترجمه و تنظيم: حسين ساراني