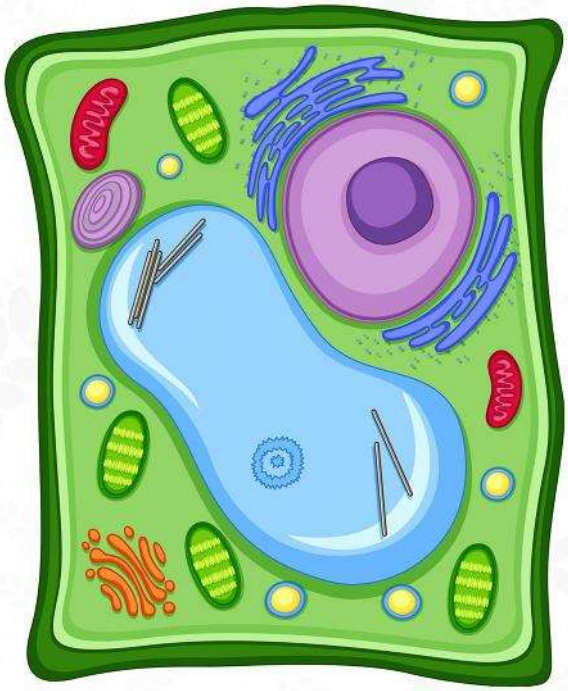
فیزیولوژی گیاهان در شرایط تنش خشکی و شوری

شیرین انصاریان مهابادی[1]

دانشجوی دکترای فیزیولوژی گیاهان زراعی

دانشگاه تهران

تنش یا استرس (Stress) در تعریف عام عبارت است از هر نیرویی که به جسمی وارد شود که بر اثر این نیرو تغییراتی در ابعاد جسم به وجود آید که آن تغییرات را استرین (Strain) گویند. در گیاهان استرس برابر است با تحریکاتی که منجر به برهم خوردن تعادل زیستی گیاه شود. حالت تنش در شرایطی پیش می‌آید که یک عامل محیطی خارج از حد نرمال بر گیاه اثر گذارد. تنش‌ها به دو دسته تقسیم می‌شوند: ۱- زیستی Biotic Stress؛ آللوپاتی، علف‌های هرز، رقابت گیاهان و موجودات، بیماری‌هاوجانوران،۲-غیرزیستی AbioticStress؛شامل استرس‌های فیزیکی یا مکانیکی: شامل تشعشعات خورشیدی، غرقابی، خشکی، سرما، گرما، صدمات مکانیکی، اثرات الکتریسیته و برق و تأثیرات باد و استرس‌های شیمیایی: آلودگی‌های صنعتی در هوا، خاک و آب، pH خاک، Ec خاک سموم و حشره کش‌ها، مواد معدنی و آلی.



تنش‌ها و صدمات اکسیداتیو

زمانی که تنش روی می‌دهد، گیاهان عالی شرایط موجود را تحمل نموده یا چرخه زندگی‌شان را جهت اجتناب از آن تنظیم می‌نمایند. به‌محض وقوع تنش، سلول‌ها تا هنگام استقرار متابولیسم جدید، آن را تحمل می‌کنند که این امر ممکن است به ساعت‌ها و یا روزها زمان نیاز داشته باشد سرنوشت سلول نیز توسط ظرفیت محافظت ذاتی، شدت و دوام تنش رقم می‌خورد. تحقیق در مورد پاسخ سلول به مراحل اولیه تنش‌های محیطی نشان داده است، عوامل درونی و بیرونی میزان تحمل گیاهان به تنش را تعیین می‌کنند. شرایط تنش در سلول‌های گیاه تشکیل گونه‌ها فعال اکسیژن را تشدید می‌کند که ممکن است فرآیندهای مخرب اکسیداتیو همچون اکسید کردن پروتئین و خسارت

1. Shirin.ansaryanm@ut.ac.ir

به نوکلئیک‌اسیدها را آغاز کنند. گیاهان برای مقابله با تنش اکسیداتیو ایجاد شده، دارای سیستم دفاعی با کارآیی بالایی هستند که رادیکال‌های آزاد را از بین برده یا خنثی می کنند. این سیستم دفاعی شامل راهکارهای آنزیمی و غیرآنزیمی است. آنزیم‌های این سیستم دفاعی شامل سوپراکسید دیسموتاز (SOD)، کاتالاز (CAT)، آسکوربات پراکسیداز (APX)، دهیدروآسکوربات ردوکتاز (DHAR) و گلوتاتیون ردوکتاز (GR)، است. سیستم غیرآنزیمی شامل آسکوربیک اسید (ASA)، گلوتاتیون، آلفاتوکوفرول (ویتامین E) و کاروتنوئیدها می‌باشد. قبل از بحث در مورد اجزای ویژه‌ای که گیاهان را در مقابل اکسیژن واکنش‌زا محافظت می کند، باید یادآور شد که راهکارهای پیچیده‌ای که انتقال الکترون و فتوسنتز را تنظیم می کنند، در حقیقت موانع اولیه در مقابل تنش اکسیداتیو هستند این سازوکارها عامل واکنش‌های نوری و تاریکی فتوسنتز و سازگاری دستگاه‌های جذب نور به تغییر شرایط هستند. انواع اکسیژن واکنش‌زا به‌طور ثابت در تمام قسمت‌های سلول به‌عنوان یک محصول فرعی متابولیسم طبیعی سلول تولید می‌شوند که بقای سلول وابسته به محافظت کافی در مقابل این ترکیبات واکنش‌زا خواهند بود. تمام اشکال هوازی حیات درگیر در انواع خطوط دفاعی هستند که شامل آنتی‌اکسیدان‌های هوازی و غیرهوازی است. این‌گونه تعدد و کثرت سیستم دفاعی به این خاطر است که انواع گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) در سلول‌ها و بخش‌های مختلف زیرسلولی تولید می‌شوند و همچنین در خاصیت‌هایی چون توانایی انتشار، حلالیت و میل ترکیبی با مولکول‌های بیولوژیک متفاوت هستند، بنابراین به مجموعه‌ای به هم پیوسته از مولکول‌های دفاعی برای عمل در هر دو مرحله الی و غشایی در تمام بخش‌های سلول برای غیرفعال کردن رادیکال‌ها به همان سرعتی که آن‌ها شکل می گیرند، نیاز است. توالی و ترتیب سمیت زدایی بیشتر شامل ممانعت از تبدیل یک نوع اکسیژن واکنش‌زا به یک نوع دیگر که خطرناک‌تر است، می‌باشد. مهم‌ترین مثال قابل ذکر، تبدیل O_2^- (سوپراکسید) به H_2O_2 توسط سوپراکسیددیسموتاز و غیرفعال شدن در مراحل بعدی می‌باشد. رفع سمیت از H_2O_2 ممکن است منجر به تجمع OH^- و غیرفعال شدن سوپراکسیددیسموتاز و شکل‌گیری رادیکال‌های هیدروکسیل $OH^\cdot$ شود. این نکته همچنین اشاره بر این دارد که سیستم‌های دفاعی چندگانه اگر به عدم توازن متمایل شوند، ممکن است متلاشی شده و از کنترل خارج شوند.

تنش خشکی

کاهش یا کمبود آب درون بافت‌ها یا اندام‌های گیاهی در حدی که سوخت‌وساز به‌صورت جز یا کل فرایندهای فیزیولوژی گیاه را مختل کند تنش خشکی گفته می‌شود. تنش خشکی به مدت طولانی با شدت بالا علاوه بر اینکه مورفولوژی و فیزیولوژی گیاه را کاملاً تحت تأثیر قرار می‌دهد می‌تواند منجر به مرگ بخشی از بافت‌ها و یا کل گیاه زنده شود. ازنظر یک هواشناس، خشکی به عنوان یک دوره بدون باران تلقی می‌شود. از دیدگاه کشاورزی، خشکسالی دوره‌ای است که نتیجه‌اش کاهش عملکرد در حد پایین‌تر از شرایط مناسب فراهمی آب است. ازنظر فیزیولوژی گیاهی، خشکی چیزی فراتر از فقدان بارندگی است و از این منظر پاسخ گیاه به تنش در نظر گرفته می‌شود، یعنی زمانی خشکی ظهور کرده که اندام های مختلف گیاه تحت تأثیر قرار گرفته باشند. بررسی‌ها نشان داده که همراه تنش خشکی، دست‌کم هفت تنش ثانویه دیگر ایجاد می‌شود: (الف) کاهش رطوبت قابل دسترس خاک در محیط ریشه، (ب) افزایش تبخیر و تعرق نسبت به جذب آب، (ج) افزایش تنفس سلولی و خسارت به فرایندهای متابولیکی و ساختمانی سلول، (د) بازدارندگی نوری، اکسیداسیون نوری و سرانجام مرگ برگ‌ها، (ه) افزایش سختی خاک ناشی از خشک شدن و اثر بر رشد ریشه، کاهش رشد برگ‌ها و فتوسنتز، (و) غیرقابل‌دسترس شدن مواد غذایی در محیط ریشه، بر هم زدن تعادل تغذیه‌ای در گیاه، (ز) تجمع نمک‌ها در لایه‌های بالایی خاک و اطراف ریشه‌ها و مسمومیت عناصر غذایی

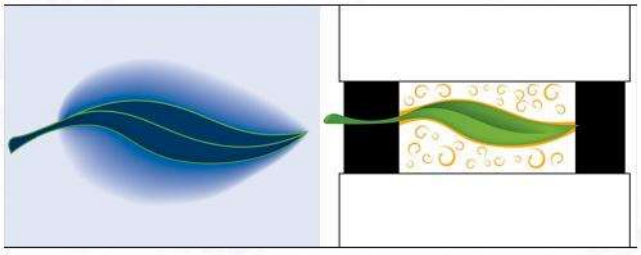
مکانیزم‌های مقاومت گیاهان برای تحمل به خشکی شامل مقاومت کوتیکولی، مقاومت لایه مرزی و مقاومت روزنه‌ای می‌باشد:

مقاومت کوتیکولی:

بخشی از آب تلفشده‌ی گیاه از سطح اپیدرم (۵ تا ۱۵ درصد) خارج می‌شود وجود کرک، موم، کیتین که کوتیکول پوششی برگ و گیاه را تشکیل می‌دهند از تلفات آب از این طریق می‌کاهند که به آن مقاومت کوتیکولی می‌گویند اگر تعداد لایه‌ی اپیدرم و قطر آن‌ها بیشتر باشد مقاومت کوتیکولی بیشتر می‌شود.

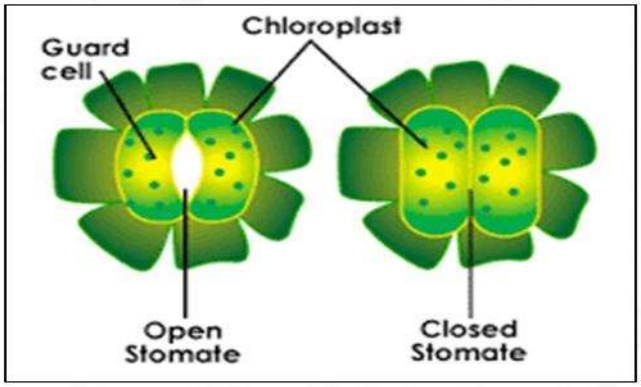
مقاومت لایه‌مرزی:

در اثر خروج آب از سطح پوسته‌ی گیاه یک لایه‌ی بسیار نازک بخار در نزدیکی سطح پوست وجود دارد که به نام لایه‌ی مرزی معروف است این لایه رطوبتی بیشتر از محیط دارد که حدفاصل محیط و بافت گیاه می‌باشد که شیب خروج آب از بافت گیاه و محیط بیرون را کم می‌کند هرچه این لایه ضخیم‌تر باشد تلفات آب کمتر است. باد چون مقاومت لایه‌ی مرزی را از بین می‌برد باعث افزایش شدید تعرق گیاه می‌شود (مخصوصاً اگر باد گرم باشد).



مقاومت روزنه‌ای:

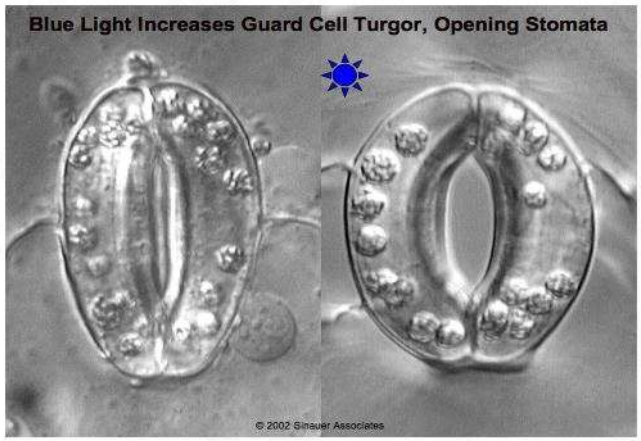
روزنه نقش بسیار زیادی در کنترل آب خروجی گیاه داشته و عامل اساسی خروج آب می‌باشد و در زمان باز بودن کامل مقاومتی در حدود ۲۰ تا ۲۵ ثانیه در هر سانتی‌متر ایجاد می‌کند و در مصرف آب صرفه‌جویی می‌کند به همین دلیل ممکن است در آینده گیاهان با بازده مصرف آب بالا (گیاهان C4 یا CAM) غالب شوند و یا اینکه گیاهان معمولی به‌صورت گیاهان افمرالز (گیاهان زودگذر یعنی گیاهانی که در مدت کوتاهی به تولید بذر می‌رسند) درآیند.

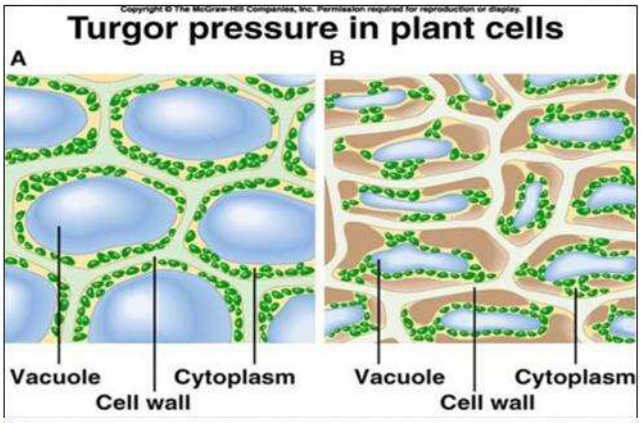


عوامل متعددی در باز و بسته شدن روزنه‌ها مؤثر هستند که از آن ها می‌توان به فشار ترگر، نقش گلوکز با محو شدن نشاسته، نقش پمپ پتاسیم و H، نقش pH، نقش نور و CO2 اشاره کرد؛

فشار ترگر:

هرگاه فشار ترگر سلول‌های گارد (نگهبان روزنه) افزایش یابد روزنه باز و هرگاه این فشار کاهش یابد روزنه بسته می‌شود. برای تغییر فشار ترگر لازم است که آب وارد واکوئل سلول گارد شود و یا از آن خارج شود بنابراین سلول‌های گارد بایستی با سیستم اطراف خود در تعادل باشند لذا اگر تمام اجزای اطراف سلول گارد باهم برابر شوند حرکت آب از نقطه‌ای به نقطه‌ی دیگر وجود نخواهد داشت پس نتیجه می‌گیریم برای باز و بسته شدن روزنه بایستی تعادل بین سلول‌های گارد و محیط اطراف به هم بخورد.





نقش گلوکز با محو شدن نشاسته:

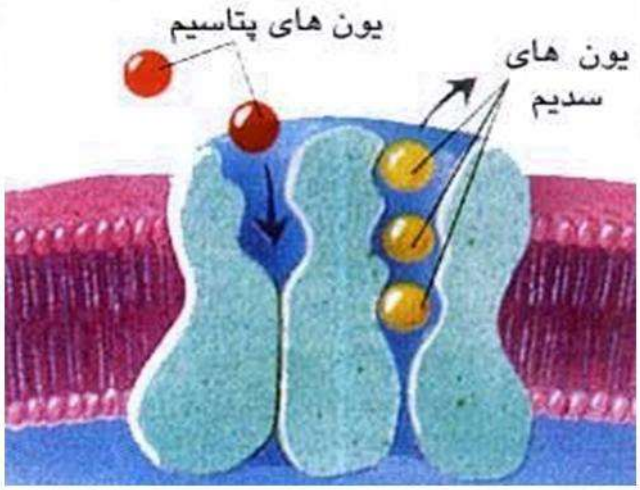
درگذشته تغییرات پتانسیل اسمزی را به مواد فتوسنتزی نسبت می‌دادند و اعتقاد داشتند که چون سلول‌های گارد دارای کلروپلاست هستند و قند تولید می‌کنند درنتیجه باعث افزایش پتانسیل اسمزی می‌شوند. همچنین مشاهده شده بود که زمانی که روزنه باز است نشاسته محو می‌شود؛ که احتمال می‌دادند نشاسته در جهت افزایش پتانسیل اسمزی تبدیل به گلوکز می‌شود اما امروزه با بررسی‌های دقیق علمی به دو واقعیت مسلم زیر رسیده‌ایم:

الف) اندازه‌گیری‌های دقیق نشان می‌دهد که علی‌رغم محو نشاسته در زمان باز بودن روزنه مقدار گلوکز افزایش می‌یابد.

ب) علی‌رغم اینکه سلول‌های گارد کلروپلاست دارند ولی کلروپلاست آن‌ها گرانا و بسیاری از آنزیم‌های فتوسنتزی را ندارند.

نقش پمپ پتاسیم و هیدروژن:

در اواخر دهه‌ی ۱۹۹۶ میلادی مشخص شد که غلظت یون پتاسیم در سلول‌های گارد در شرایط باز بودن روزنه (۴۵/. میلی‌متر) به‌مراتب بیشتر از زمانی است که روزنه بسته است (از ۱/. میلی‌متر) محاسبات بعدی نشان داد با ورود یا خروج k و آنیون همراه آن گرچه می‌تواند باعث باز و بسته شدن روزنه می‌شود. ولی نقش اصلی آن در ورود یا خروج آب به سلول گارد ایفا می‌شود. بعداً مشخص شد که آنیونی که همواره پتاس عمل می‌کند یون کلر است و با ورود k به داخل سلول گارد مقدار پتانسیل اسمزی افزایش و پتانسیل سلول‌های گارد کم می شود. درنتیجه آب از سلول‌های همراه یا اطراف وارد گارد شده و باعث باز شدن روزنه‌ها می‌شود.

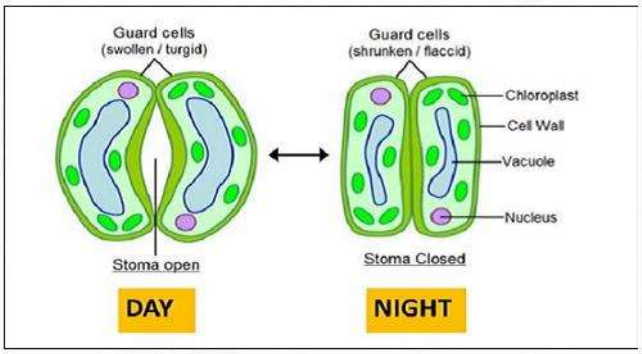


نقش نور و co2:

در فرضیه‌های قبلی یک تئوری افزایش پتانسیل اسمزی را به علت افزایش فتوسنتز و افزایش گلوکز ربط می‌داد ولی تئوری دوم افزایش پتانسیل اسمزی سلول‌های گارد را به دلیل ورود k ذکر نموده بودند. که هیچ‌کدام از این دو تئوری باز بودن روزنه در شب را توجیه نمی‌کردند و تصور می‌شد که نور باعث باز و بسته شدن روزنه‌ها می‌گردد ولی ۲ آزمایش زیر نقش نور به‌صورت مستقیم را رد کرد:

۱.اگر در روز روشن غلظت co2 را افزایش دهیم (بیشتر از ppm ۳۳۰) انتظار می‌رود با افزایش فتوسنتز روزنه‌ها بازتر شوند درحالی‌که روزنه‌ها تنگ‌تر می‌شوند.

۲.در تاریکی مطلق چنانچه هوای بدون co2 وارد محفظه‌ی رشد کنیم باوجود عدم انجام فتوسنتز روزنه‌ها بازتر می‌شوند بنابراین در پایان نتیجه‌گیری شد که نور نقش غیرمستقیم داشته و علت تأثیر آن بر روزنه به دلیل کاهش co2 و مصرف آن در حضور نور توسط فرآیند فتوسنتز می‌باشد. بنابراین هرگاه غلظت co2 فضای بین سلولی با co2 موجود در محفظه‌ی زیر روزنه بازتر می‌شود و لذا پی بردند عامل اصلی در باز و بسته شدن روزنه‌ها co2 است.



راه‌های تشخیص تشنگی و کم‌آبی در گیاه:

۱. پژمردگی برگ‌ها

۲. متمایل شدن رنگ گیاه به سبز تیره

۳. لوله شدن برگ‌ها

۴. تغییر در دمای برگ (دمای پایین وجود آب و بلعکس)

۵. تغییر در هدایت روزنه‌ای (اندازه‌گیری توسط دستگاه پرومتر هرچقدر هدایت روزنه‌ای بیشتر باشد مقدار آب برگ بالاست و بلعکس)

۶. تراوایی غشای برگ

۷. شاخص‌های مقاومت به خشکی:

۱- شاخص مقاومت به خشکی (S)

۲- شاخص تنش (CWSI)

راه‌های اندازه‌گیری تنش خشکی در گیاهان:

۱- روش‌های مستقیم (تخریبی): در این روش بخشی از گیاه یا کل اندام گیاه کنده شده و دچار صدمه می‌شود این روش‌ها دقیق‌تر بوده و اغلب در پژوهش‌های بین‌المللی از این روش ها استفاده می‌شود. بمب فشاری، ترموکوپل پسیکرومتر، محتوای رطوبت نسبی ازجمله این روش‌ها هستند.

۲- روش‌های غیرمستقیم (غیر تخریبی): در این روش گیاه از بین نمی‌رود و از طرفی روشی سریع و ارزان می‌باشد. پژمردگی برگ، لوله‌ای‌شدن برگ، دمای برگ، هدایت روزنه‌ای، تراوایی غشای برگ، تغییر رنگ برگ، شاخص‌های خشکی (S،CWSI)

تنش شوری

حضور املاح به غلظت‌های بالا در محلول خاک به‌گونه‌ای که به‌صورت جزئی و کلی به گیاه صدمه بزند تنش شوری گفته می‌شود و مقدار آن را با EC نشان می‌دهند. مهم‌ترین و سخت‌ترین تنش‌ها شوری است به دو دلیل یک اینکه می‌آید و برنمی‌گردد و دوم اینکه چراغ خاموش می‌آید.

گیاهان ازنظر مقاومت به شوری به ۲ گروه زیر تقسیم می‌شوند:

۱- هالوفیت ها (نمک دوست‌ها)

۲- گلیکوفیت ها (قند دوست‌ها)

هالوفیت‌ها (نمک دوست‌ها):

این گروه به غلظت بالای نمک مقاوم‌اند این‌ها از نمک به عنوان یک ابزار استفاده کرده و ضمن زندانی‌کردن آن داخل واکوئل اجازه‌ی صدمه‌دیدن اندامک‌های داخلی سیتوپلاسم را نمی دهند و از طرفی با کم‌کردن پتانسیل سلول خود توان خود را در جذب آب از سایر سلول‌ها و بافت خاک را افزایش می‌دهند گیاهان هالوفیت اغلب با چاره‌اندیشی و مدیریت نمک درون خود مقاومت نشان می‌دهند؛ مثل علف شور-تاغ-گز-قیاق.

گلیکوفیت‌ها (قند دوست‌ها):

این گروه نسبتاً به شوری و حضور نمک حساس هستند قادر نیستند مثل هالوفیت‌ها برای تنظیم اسمزی خود از نمک کمک بگیرند بنابراین در صورت تنظیم اسمزی بخشی از ذخایر فتوسنتزی خود را تبدیل به قندهایی محلول کرده و از آن برای تنظیم اسمزی خود استفاده می‌کنند و باعث کاهش رشد عملکرد آن‌ها خواهد شد بعضی از گیاهان این گروه با فرار از نمک به‌طور نسبی یک مقاومت در خود ایجاد می‌کنند مثل گل دادن ارقام جو، خاکشیر، کلزای پاییزه، قبل از گرم شدن شدید هوا و تجمع نمک در درون خاک.

به‌طورکلی محققین اثرات بارز شوری بر گیاهان را به ۳ دسته ی مهم و به شرح زیر تقسیم‌بندی می‌کنند؛ فیزیولوژیک، مسمومیت یونی، تخریب دیواره‌ی سلولی

خشکی فیزیولوژیک

با ورود نمک به درون خاک قدرت جذب آب ریشه کاهش می‌یابد زیرا انرژی آزاد آب موجود در خاک کاهش یافته و توان ریشه در جذب آب پایین آمده و گیاه دچار تنش خشکی می‌شود که نهایتاً پژمردگی برگ‌ها را به دنبال دارد.

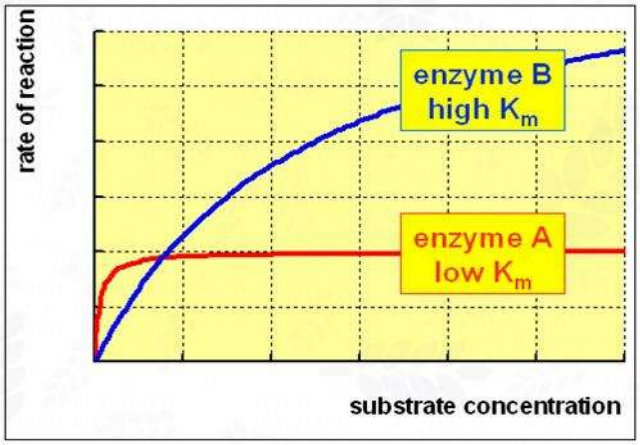
مسمومیت یونی

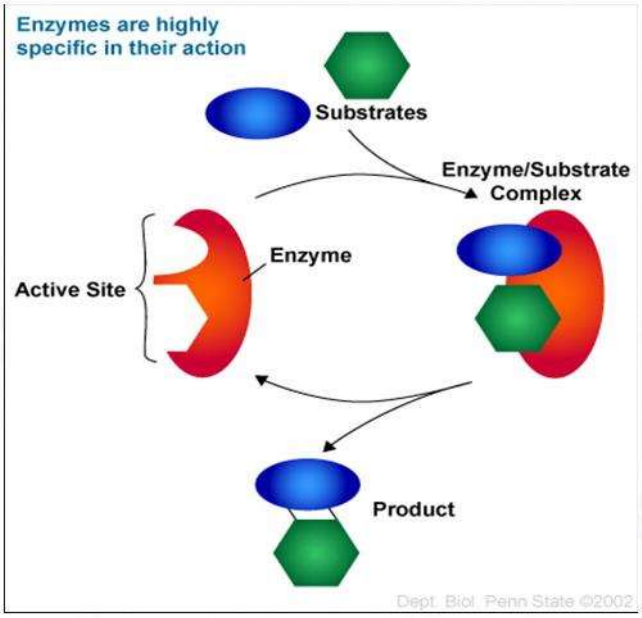
تجمع یون در سیتوسل همواره خطرآفرین است چنانچه غلظت یک یا چند یون افزایش یابد

۱- سلول آن‌ها را در واکوئل نگهداری می‌کند

۲- فعایت آنزیم‌های درون سلول کاهش یافته و Km آنزیم افزایش یافته

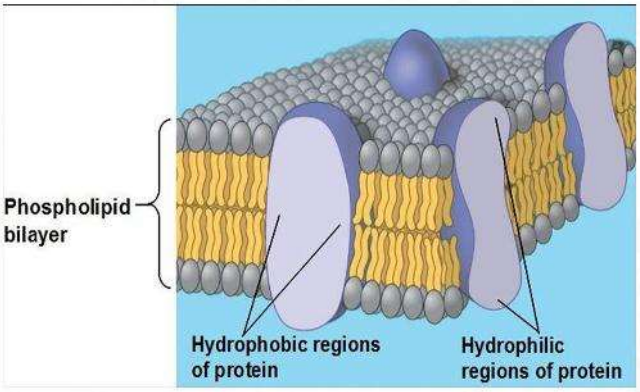
۳- تغییر فرم آنزیم‌ها و از دست دادن ساختمان خود



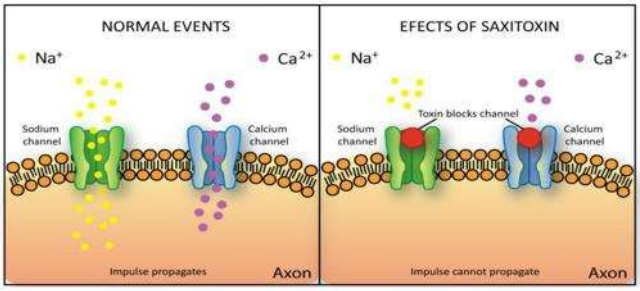


اثر شوری بر دیواره‌ی سلولی و غشاء

ساختمان غشاء از دو لایه‌ی چربی تشکیل شده است که نوع چربی در غشاهای مختلف متفاوت است ممکن است فسفولیپید یا گلیکولیپید باشد در حدفاصل لایه های چربی پروتئین وجود دارند به‌طوری‌که ازنظر وزنی ۵۰ درصد دیواره را پروتئین و ۵۰ درصد دیگر را چربی تشکیل داده است.

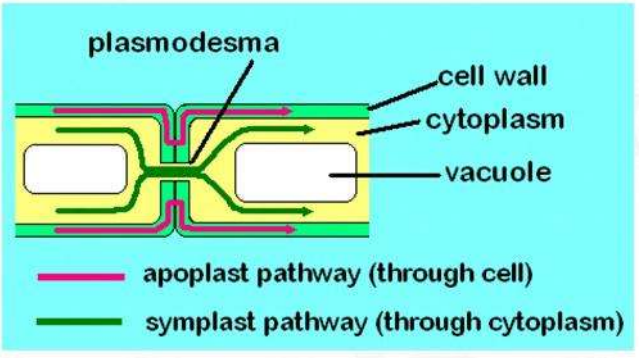


کلسیم به‌عنوان پلی ۲ بخش هیدروفیل چربی‌ها را به هم وصل می‌کند که این عمل باعث ارتباط بیشتر یا نزدیک‌تر شدن به چربی‌ها می‌شود در اثر ورود نمک یون Na جانشین کلسیم شده بدون اینکه بتواند نقش کلسیم را در حفظ تراوایی غشاء ایفا کند درنتیجه تراوایی غشاء به‌هم‌خورده که این مسئله به‌خصوص در سلول‌های ریشه از اهمیت بالاتری برخوردار است.

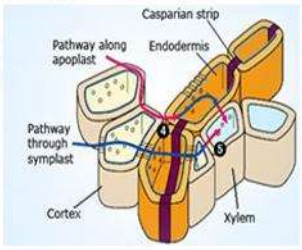


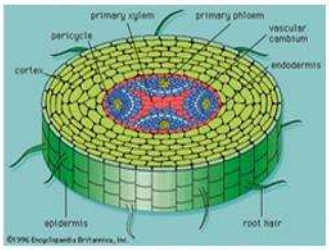
مکانیسم‌های مقاومت گیاهان در مقابل شوری:

مکانیسم آندودرمی گیاهان هالوفیت نسبت به گیاهان گلیکوفیت فعال‌تر است، این مکانیسم شامل دو بخش می‌باشد اول اینکه هالوفیت‌ها انتقال یون را به‌صورت سیمپلاستی از نوک تارهای کشنده تا آوند چوبی انجام می‌دهند درحالی که گلیکوفیت‌ها این عمل را به‌صورت آپوپلاستی انجام می‌دهند.



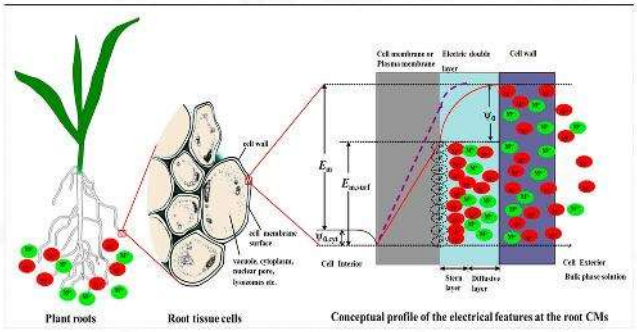
دوم اینکه کنترل اندودرمی گیاهان هالوفیت که از ورود نمک ها با حجم زیاد در مسیر تارهای کشنده‌ی ریشه‌های فرعی با توجه به ویژگی‌های خاص آناتومیکی جلوگیری می‌کند بنابراین در هالوفیت‌ها نه‌تنها اندودرم بلکه تمام سلول‌های مسیر نقش کنترلی خود را دارند.





تجمع نمک در سلول‌های ریشه (گیاهان تجمع دهنده‌ی نمک)، یکی دیگر از مکانیسم‌های مقاومت به شوری می‌باشد؛ این گیاهان به دو طریق عمل می‌کنند:

اول اینکه از انتقال نمک به اندام‌های حساس فتوسنتزکننده جلوگیری کرده و عمدتاً در واکوئل سلول های ریشه تجمع می‌دهند، دوم با تجمع و ذخیره‌کردن نمک در سلول‌های ریشه پتانسیل ریشه را کاهش داده (منفی‌تر) و به این شکل توان جذب آب توسط ریشه را افزایش می‌دهند.

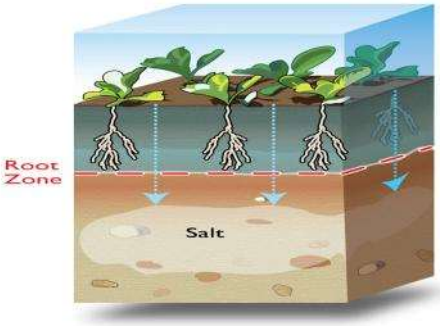


خارج کردن نمک در سطح برگ و دفع آن نیز یکی دیگر از مکانیسم‌های مقاومت در تنش شوری است. زمانی‌که غلظت نمک در آپوپلاست برگ به یک حد معین برسد گیاه به کمک آبکش‌های خاص که به همین منظور توسعه یافته‌اند یون‌های ناخواسته و نمک را در سطح برگ و بر روی کرک‌های ترشحی هدایت می‌کنند تا ازاین طریق به سه هدف برسند.

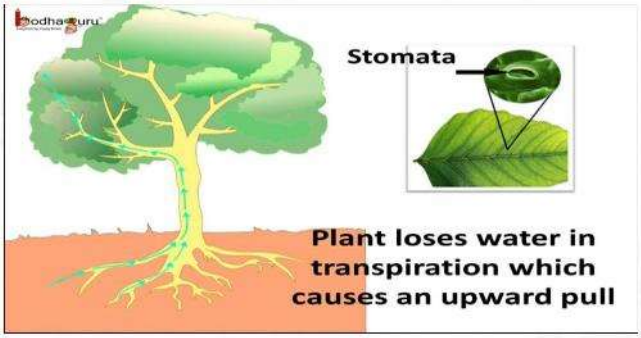
- از خشکی فیزیولوژیک سیمپلاست جلوگیری کنند
- تشعشعات پرانرژی و نورهای شدید را در طول روز منعکس کرده و از گرم شدن شدید بافت‌ها بکاهند
- شبنم و بخار شب جمع‌آوری شده و باعث خنک‌تر کردن گیاه می‌شود.

ریزش دادن برگ‌ها نیز از مکانیسم‌های مقاومت است؛ زمانی که غلظت نمک در برگ‌های بالغ به حد معینی برسد با ریزش‌دادن این برگ‌ها نمک دفع می‌گردد این عمل زمانی مفید است که برگ ها کاملاً سن اقتصادی خود را سپری کرده و دوم اینکه گیاه مکانیسمی داشته باشد که از طریق انتقال یون‌ها به وسیله برگه‌ای در حال ریزش از شوری بیش‌ازحد جلوگیری کند.

انتقال نمک‌ها از اندام هوایی به ریشه و ترشح آن از ریشه به خاک مکانیسم دیگر مقاومت به شوری است؛ اعتقاد بر این است که این عمل از طریق آوند آبکش انجام شود ولی هنوز مکانیسم کامل آن مشخص نیست و از طرفی به دلیل شور کردن دوباره‌ی خاک اهمیت آن مورد سوال است.

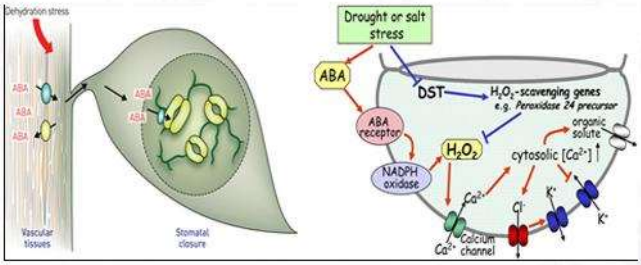


کاهش تعرق به روش‌های مختلف از مکانیسم‌های مقاومت به شوری است؛ چون نمک از طریق آوند چوبی ریشه به سمت بالا می‌رود کاهش تعرق، کاهش ورود نمک را موجب می‌شود لذا گیاهان هالوفیت با بستن روزنه‌ها در طول روز تولید کرک تبدیل برگ‌ها به خار ضخیم‌تر کردن کوتیکول تراکم بیشتر سلول‌های مزوفیل برگ افزایش مقاومت‌های ساقه و برگ تغییر زاویه‌ی برگ تعرق را تا حد ممکن کاهش می‌دهد.



یکی دیگر از مکانیسم‌های مقاومت بزرگ‌گردن سلول‌ها و واکوئل‌ها در شرایط شور است؛ هالوفیت‌ها با بزرگ کردن سلول‌ها و بافت‌های گوشتی نمک را در سطح وسیع‌تری تقسیم و بدین‌وسیله غلظت نمک را کاهش می‌دهند. علف شور و کاکتوس از این مکانیسم استفاده می‌کنند.

همچنین مکانیسم‌های بیوشیمیایی خاصی در گیاهان وجود دارد که پروتئین‌های کم وزنی را برای حفظ طبیعی غشا در حضور نمک سنتز می‌کنند که اخیراً ترکیب پروتئینی به نام اسموتین (Osmotin) کشف شده است که در هنگام شوری سنتز شده و محافظت از غشا را بر عهده دارد؛ که عامل القای سنتز این پروتئین هورمون ABA است.



منابع:

۱. محمد کافی و همکاران، فیزیولوژی تنش‌های محیطی در گیاهان، چاپ اول ۱۳۸۸، انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد.

2. www.crop.blogsky.com

3. textdanlowd.blogfa.com

4. Complexity of the heat stress response in plants,Sachin Kotak1, Jane Larkindale2, Ung Lee2, Pascal von Koskull-Do¨ ring1,Elizabeth Vierling2 and Klaus-Dieter Scharf